



HAL
open science

ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DU POLYMORPHISME CHEZ QUELQUES ECTOCARPALES (FELDMANNIA ET ACINETOSPORA)

Michèle Knoepffler-Péguy

► **To cite this version:**

Michèle Knoepffler-Péguy. ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DU POLYMORPHISME CHEZ QUELQUES ECTOCARPALES (FELDMANNIA ET ACINETOSPORA). *Vie et Milieu*, 1973, pp.171-189. hal-02982238

HAL Id: hal-02982238

<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-02982238v1>

Submitted on 28 Oct 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.

ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DU POLYMORPHISME CHEZ QUELQUES ECTOCARPALES (*FELDMANNIA* ET *ACINETOSPORA*)

I — MÉTHODES D'ÉTUDE EXPÉRIMENTALE

par M. KNOEPFFLER-PÉGUY

Laboratoire Arago, 66 - Banyuls-sur-Mer

SOMMAIRE

Exposé des conditions expérimentales auxquelles furent soumises quelques espèces scandinaves et méditerranéennes de *Feldmannia* et de *Acinetospora* (Ectocarpaceae) en vue de préciser les relations qui unissent les deux genres.

La revue systématique de certaines espèces européennes de *Feldmannia* (KNOEPFFLER-PÉGUY, 1970) et les quelques réflexions faites à propos du genre voisin *Acinetospora* (KNOEPFFLER-PÉGUY, sous presse) ont mis en évidence l'influence importante qu'exercent dans la nature, les conditions écologiques sur « l'alternance de générations » chez ces Algues et sur leur polymorphisme. Quelques auteurs ont entrepris à plusieurs reprises l'action de certains facteurs sur la croissance et le développement d'autres Ectocarpaceae, ou sur l'alternance de leurs générations mais peu se sont penchés sur leur comportement en présence de conditions variables (facteurs liés) sur une longue période. C'est ce que ce travail a tenté de réaliser malgré de nombreuses difficultés matérielles.

Etant donné la diversité des conditions de cultures auxquelles furent soumises ces Algues et la complexité des résultats obtenus

avec des espèces septentrionales et des espèces méditerranéennes, il convient d'exposer en détail, dans une première partie, les méthodes utilisées. La seconde partie de cette étude expérimentale, consacrée aux genres *Feldmannia* et *Acinetospora*, traitera du comportement de deux *Feldmannia* de Scandinavie tandis que seront présentés, dans une troisième partie, les résultats relatifs à des espèces méditerranéennes appartenant aux deux genres.

Dès 1920, SAUVAGEAU émettait l'hypothèse de l'appartenance à un même cycle des espèces *Ectocarpus padinae* (Buff.) Sauv. (= actuellement *Feldmannia padinae* (Buff.) Hamel, 1939) et *Acinetospora pusilla* (Griff.) Bornet (= *A. crinita* (Carm.) Kornmann, 1953). Un peu plus tard, HAMEL (1939), tout en conservant la famille des Acinétosporacées, soulignait à son tour les ressemblances entre les *Acinetospora* et les *Ectocarpus caespituli* (Bornet, 1891) qui regroupent la majeure partie des *Feldmannia*.

KORNMANN, en 1951, s'intéressa à la brusque apparition et au développement subit, sur les côtes danoises, d'*Acinetospora crinita*. Les ayant cultivées, il estima que ces Algues correspondaient à la génération sporophytique diploïde d'un cycle dont le gamétophyte haploïde serait *Feldmannia lebelii* (Aresch.) Hamel, 1939.

Ce travail de KORNMANN, d'une part, et les problèmes que posent, d'autre part, le polymorphisme des *Feldmannia* et leur parenté indiscutable avec les *Acinetospora* furent le point de départ de la présente étude. Il est incontestable que les *Feldmannia* présentent, en cultures aussi bien que dans la nature, des caractères « acinétosporiens » tels que ERCEGOVIC (1955) n'avait pas hésité à créer des formes « *acinetoformis* ».

Ces caractères sont-ils la manifestation d'un simple phénomène de convergences ? Sont-ils étroitement liés à des conditions particulières de l'environnement ? Ou bien encore, faut-il, avec KORNMANN, les considérer comme représentant une partie définie du cycle biologique de ces plantes ? Autrement dit, *Acinetospora* et *Feldmannia* ne sont-ils qu'un seul et même genre ou au contraire correspondent-ils à deux entités distinctes ?

Le problème de la validité de l'un ou l'autre genre est ainsi posé et la solution ne peut être fournie que par l'expérimentation et par une étude caryologique précise.

En ce qui concerne cette dernière (que KORNMANN n'avait pas envisagée), les tentatives effectuées n'ont malheureusement pas donné les résultats escomptés. Les noyaux de ces Algues sont généralement très petits (diam. \approx 5-6 μ) masqués par les physodes et rarement en division. D'autre part, les mitoses se présentent de profil, sauf dans les zoïdocystes (dont les noyaux sont encore plus petits), et les chromosomes punctiformes sont facilement confondus avec des grains de chromatine. Leur comptage direct est donc malaisé et il aurait

certainement été plus rentable d'utiliser la méthode cytophotométrique après coloration au Feulgen, méthode permettant d'évaluer les teneurs en DNA.

Du point de vue de l'étude expérimentale, après un essai de cultures classiques à température constante, il a paru préférable de suivre le développement des Algues et des diverses générations successives en faisant varier la température au cours des saisons et en utilisant des milieux de salinités différentes. Il a paru également intéressant de comparer la morphologie des jeunes plantules fixées à leur substrat dès le début de leur développement à celle des plantes flottant librement à la surface du milieu.

Malheureusement, au cours des premières années d'expériences, parmi les facteurs écologiques envisagés, l'un d'eux, l'éclairement, ne put être contrôlé, faute de matériel adéquat. Par la suite, ce facteur put être déterminé mais les quantités d'énergie fournies aux Algues furent de beaucoup inférieures à celles reçues par ces mêmes plantes dans la nature, comme il sera vu plus loin.

C'est ainsi que purent être étudiées et comparées des espèces méditerranéennes et des espèces scandinaves placées dans diverses conditions de température et de salinité correspondant à peu près aux conditions naturelles (à Banyuls, « B »; à Roscoff, « R »; à Kristineberg, « K »).

A. — MÉTHODES DE CULTURE

MILIEUX DE CULTURE.

Trois milieux, tous à base d'eau de mer naturelle enrichie de constituants divers, ont été employés. Chacun a été préparé avec trois salinités différentes :

- 1) Milieu de base « A » de G.T. BOALCH (1961) : « A »;
- 2) Solution de SCHREIBER (1924) modifiée par FOYN (1934) : « B »;
- 3) Milieu de von STOSCH (1963) : « C ».

Le pH de ces milieux (du moins celui de « A » et « C ») est voisin de 7,2. BOALCH, 1961, a montré que le rapport N/P le plus favorable aux Ectocarpaceae était de 5/1 contre 20/1 pour les autres Algues marines.

Le milieu « B » (Erdschreiber) favorise le développement des Diatomées, alors que les cultures effectuées en milieu « A » (BOALCH) en sont pratiquement dépourvues. Par contre, les Cyano-

TABLEAU I

Constituants		«A»	«B»	«C»
eau de mer vieillie ⁽¹⁾				
3 salinités	31 ⁰ /00 K 34 ⁰ /00 R 37 ⁰ /00 B	1 000 cc	1 000 cc	1 000 cc
Extrait de terre			50 cc	
S E L S	NaNO ₃		100 mg	(500 μmol) 42,5 mg
	Na ₂ HPO ₄ ·12 H ₂ O ⁽²⁾ Na ₂ HPO ₄ anhydre		20 mg	(30 μmol) 10,75 mg 4,26 mg
	KNO ₃	(2,0 μmol) 202 mg		
	K ₂ HPO ₄ ⁽²⁾	(0,2 μmol) 34,8 mg		
	Fe Cl ₃ · 6 H ₂ O	(0,01 μmol) 2,7 mg		
	Fe SO ₄ · 7 H ₂ O			(1 μmol) 278 mg
	Mn Cl ₂ · 4 H ₂ O	(0,001 μmol) 0,2 mg		(0,1 μmol) 19,8 mg
	Na ₂ EDTA · 2 H ₂ O ⁽³⁾			(10 μmol) (10 μmol) 3,72 mg
V I T A M I N E S	Cobalamine (B ₁₂)			(0,0005 μmol) 0,7 μg
	Chlorhydrate de Thiamine (Aneurine HCl)			(0,025 μmol) 8,65 μg
	Biotine			(0,025 μmol) 6,1 μg

⁽¹⁾ e.d.m. vieillie durant 1 à plusieurs mois à l'obscurité (Harvey, 1941)

⁽²⁾ à stériliser séparément pour éviter toute précipitation (Kain, Fogg, 1958)

⁽³⁾ solution à préparer le jour du repiquage

phyceae (en particulier certaines espèces de *Plectonema*) trouvent en « A » un terrain favorable. L'inconvénient n'est pas très grave : le thalle de ces Algues, aisément reconnaissable, ne risque pas d'être confondu avec celui des jeunes Ectocarpaceae; d'autre part, leur présence semble inhiber à la fois le développement des bactéries et celui des Diatomées (PÉGUY, 1965). C'est pourquoi, tout en limitant leur expansion par des repiquages, il n'a pas semblé utile de les éliminer totalement.

Dès la seconde année, le milieu de BOALCH a donc été préféré à l'Erdschreiber même pour les cultures primitivement réalisées avec ce dernier.

BOALCH a également démontré l'inefficacité d'une exposition (même longue) aux U.V. dans la lutte contre les Bactéries. Aussi, afin d'éviter la contamination bactérienne, une certaine quantité d'antibiotiques (0,5 g/l de Streptomycine et de Chloramphénicol) fut rajoutée aux milieux de cultures des premières expériences. Il apparut très vite que l'obtention de cultures pures, au sens strict du terme, n'était guère indispensable et le procédé fut abandonné. La présence de bactéries en quantité modérée non seulement n'est pas nuisible mais joue un rôle important dans l'équilibre biologique du milieu marin (PROVASOLI, 1958). Toutefois, les précautions nécessaires furent prises au cours des manipulations, pour restreindre la contamination. Dans la mesure du possible, toutes les opérations eurent lieu dans une salle de culture stérile.

PRÉPARATION DU MATÉRIEL ET DES MILIEUX.

Toute la verrerie est stérilisée au four Pasteur, y compris les chambres humides de Van Tieghem qui sont placées à l'avance dans des boîtes de Pétri. Le fond de certaines autres petites boîtes de Pétri (diam. 60 mm, plus maniables que les grandes) est préalablement tapissé de papier filtre sur lequel se fixeront facilement les jeunes plantules. Au contraire, le développement des Diatomées, gênées dans leur extension par la rugosité du papier sera freiné. Cette méthode permettra éventuellement de répartir, dans les différents milieux, par simple découpage du papier et sans les léser, les plantes d'une même génération.

Les instruments (1) sont également stérilisés soit au four, soit par flambage à l'alcool.

En ce qui concerne les milieux, les solutions mères sont préparées à l'avance et réparties dans des ampoules scellées de 2 ml (quantité nécessaire pour 2 l de milieu). Cette technique présente un double avantage : elle évite les phénomènes de précipitation au cours de la stérilisation et, dans le cas de voyages, permet d'une part de ne pas

(1) Ce sont essentiellement des aiguilles de tungstène montées sur verre et des instruments de chirurgie oculaire.

être tributaire de balances plus ou moins précises et d'autre part de fabriquer la quantité exacte de liquide désirée.

Au départ, de l'eau de mer d'origine (Banyuls, « B » ; Roscoff « R » ; Kristineberg, « K ») fut utilisée, mais ce procédé fut vite abandonné : outre le fait qu'il ne dispensait ni de mesurer la salinité ni de faire des réajustements, il posait des problèmes de transport difficiles à résoudre (notamment en ce qui concerne l'eau de Kristineberg). Aussi, très vite, seule l'eau de mer de Banyuls, prélevée au large et vieillie à l'obscurité, puis diluée au taux de salinité désiré, fut employée.

La stérilisation se fait soit par simple filtration sur millipores (0,45 μ), soit par chauffage à 70-80°, soit encore, classiquement, à l'autoclave.

RÉCOLTES.

C'est au cours de l'été 1962 à Banyuls-sur-Mer (Pyrénées-Orientales) que furent établies les premières cultures de *Feldmannia*. Les plantes mères furent prélevées sur les extrémités des rameaux de *Cystoseira mediterranea* Sauvageau, 1912 et les récoltes effectuées au cap du Troc ou à l'île Grosse, de part et d'autre de la jetée qui relie cette dernière au Laboratoire Arago. Il s'agissait de l'espèce *Feldmannia caespitula* (J.Ag.) Knoepf., 1970. L'année suivante, le cap de l'Abeille, moins pollué que les abords de la ville, fut choisi de préférence comme lieu de récoltes.

Une seconde espèce, rapportée au groupe de *F. globifera*, fut également cultivée. Elle se trouvait sur des *Codium fragile* (Sur.) Hariot qui abondaient au pied du Laboratoire à l'emplacement de l'actuel vivier et ont entièrement disparu depuis la construction du port.

En 1966, au cours d'une mission en Scandinavie, deux espèces trouvées sur des coquilles en Suède, *F. kjellmani* Kylin, 1947 et *F. sp.* Waern inéd., furent rapportées en France et suivies en culture au cours de l'hiver et du printemps 1966-67 (KNOEPFFLER-PÉGUY, 1972).

Enfin, dans le but de contrôler les résultats obtenus, une nouvelle série de cultures de *F. caespitula* fut entreprise en 1968, et poursuivie jusqu'en 1970, avec des techniques différentes. Parallèlement, la germination et le développement de monospores d'*Acinetospora vidovichii* (Menegh.) Sauv. 1899, furent observés au Laboratoire, dans les mêmes conditions. Les *Acinetospora* recherchent de préférence les endroits relativement calmes et sont abondants en fin d'hiver et au printemps (rochers et flaques plus ou moins abrités de l'île Grosse, du cap du Troc ou de l'Abeille; sur *Cystoseira fimbriata* (Desf.) Bory, 1838, ou sur d'autres Algues, notamment les *Corallina*).

Il est assez difficile (pour ne pas dire impossible) de se débarrasser entièrement des Diatomées. Ces Algues prolifèrent si rapidement qu'elles envahissent les cultures et finissent par étouffer totalement les jeunes plantules. Cependant, il est possible d'en limiter le développement, et même, en effectuant de nombreux repiquages, de les éliminer en grande partie. Il faut tremper puis « traîner » les filaments que l'on désire « nettoyer » sur un gel d'agar à 1,5 %. Cette méthode permet également de supprimer quelques Bactéries mais doit être employée avec précaution lorsque le matériel est fragile. La membrane relativement épaisse des Ectocarpaceae en question leur permet de subir sans grand dommage ce traitement. Cependant, il faut surtout, au départ, récolter les échantillons dans les zones pauvres en matières organiques azotées, et par conséquent, éviter les ports et surtout la proximité des égouts, ainsi que les lieux fréquentés par les touristes. Enfin, comme il a été dit plus haut, les milieux contenant des extraits de terre favorisent la prolifération des Diatomées et mieux vaut ne pas les utiliser.

EMISSION DES ZOÏDES ET MISE EN CULTURE.

L'émission des zoïdes est facilitée par le stockage durant quelques heures, au froid et à l'obscurité, des plantes mères maintenues au sec. Le dépôt d'un zoïdocyste, ainsi traité, dans une goutte d'eau à température de la pièce suffit généralement à provoquer sa déhiscence.

Les *Cystoseira* et les autres Algues portant des *Feldmannia* ou des *Acinetospora* épiphytes, les cailloux ou les coquilles, recouverts par des espèces susceptibles d'être intéressantes, étaient rapportés à sec au Laboratoire dans des sacs de plastique individuels, et vérifiés.

Lorsqu'il s'agissait de *Cystoseira*, les extrémités étaient coupées sur 2 cm, rincées à l'eau de mer courante, brossées au pinceau et placées dans de l'eau de mer filtrée.

A l'aide d'un stéréomicroscope, de petites touffes de *Feldmannia* étaient alors détachées, passées dans plusieurs bains d'eau de mer stérile, puis, éventuellement, « traînées » par fragment dans l'agar (cf. plus haut). Après un nouveau rinçage, un zoïdocyste et le filament qui le portait (ou un fragment) étaient choisis, délicatement prélevés et déposés dans une goutte d'eau également stérile sur une lamelle couvre-objet (2) (elle-même préalablement stérilisée ou flambée à l'alcool). Suivant les circonstances, cette lamelle était soit placée sur le fond d'une petite boîte de Pétri, tapissée de papier filtre humidifié, soit retournée au-dessus d'une chambre humide lorsqu'il s'avérait nécessaire d'observer l'émission des zoïdes et les premiers stades de leur germination en

(2) Les lamelles couvre-objet sont préférées aux lames porte-objet (habituellement utilisées) pour des raisons de manipulations. Elles se fragmentent plus facilement lorsque l'on veut soumettre le même « clone » aux diverses conditions de milieu. Elles permettent, en outre, après passage dans un fixateur et un colorant éventuel, de monter directement des préparations permanentes

goutte pendante. Dans ce dernier cas, les observations désirées étant faites, et les jeunes plantules fixées au substrat (c'est-à-dire sur la lamelle), celui-ci était soigneusement essuyé sur sa face externe et maintenu en position oblique (au moyen de courtes baguettes de verre) dans une petite boîte de Pétri remplie du milieu choisi, parfois additionné d'antibiotique. Dans le premier cas, la lamelle était directement transférée et les risques de contamination bactérienne étaient moins grands.

Le lendemain, ces lamelles étaient adossées une à une à une lame porte-objet dans un tube de Borel plein tandis que les plantules flottantes étaient repiquées dans d'autres boîtes de Pétri. Cela permettait de repérer la descendance de telle ou telle plante, mais pas toujours malheureusement la nature de leur origine (zoïdocystes uniloculaires, pluriloculaires sexués ou non, monospores, boutures...).

Cette méthode, qui a toujours été efficace dans le cas de plantes provenant de la nature, s'est par contre révélée inopérante chaque fois que des tentatives ont été faites pour obtenir (en goutte pendante) des émissions de spores à partir de sporocystes uniloculaires développés en culture.

REPIQUAGES ET CODIFICATION.

Les repiquages étant faits régulièrement toutes les semaines, au début, puis tous les 15 ou 21 jours, par la suite, il était facile de suivre l'évolution morphologique des diverses générations G_1 , G_2 et même G_3 , G_4 , G_5 . De chacun des récipients contenant une génération, étaient prélevées une ou plusieurs plantes (ou portions de plante) qui étaient fixées à l'eau de mer formolée à 4 %, destinées à l'étude morphologique proprement dite. Les autres, après vérification sous une loupe (ou au microscope) étaient réparties dans les différents milieux, puis placées dans l'enceinte adéquate. Chaque récipient de cultures contenant une lamelle vierge, tout ce qui s'était fixé sur ce nouveau substrat entre le moment du dernier repiquage et le nouveau pouvait être considéré comme étant des descendants de la plante ou du fragment repiqué. En ce qui concernait les individus flottants, il pouvait y avoir un mélange de « boutures » de la plante mère et de plantules issues de spores : il était relativement aisé de les distinguer.

Cette méthode (contrôlée par des observations en goutte pendante) avait l'avantage de permettre l'étude de l'évolution des Algues en fonction de la tendance qu'avaient les zoïdes qui leur donnaient naissance à se fixer au substrat dès les premiers stades de leur germination ou au contraire à vivre librement. Une troisième tendance d'ailleurs, se manifestait également : la germination *in situ* des zoïdes à l'intérieur des zoïdocystes (3).

(3) Dans ce dernier cas, l'analyse des résultats s'est avérée beaucoup plus difficile dans la mesure où il n'était très rapidement plus possible de faire la distinction entre les rameaux adventifs se développant sur la plante-mère et les ramifications des plantes-filles épiphytes.

Autre avantage du procédé, celui de permettre à ces Ectocarpacees qui avaient coutume de vivre en touffes ou en gazon dans la nature, de rester groupées sur leur substrat (soit le fond de papier filtre, soit la lamelle elle-même que l'on peut facilement fragmenter si le besoin se fait sentir de placer les individus d'une même génération dans les diverses conditions). L'équilibre biologique était ainsi mieux respecté que dans le cas où n'étaient cultivées que des plantes isolées (surtout en goutte pendante où l'infestation bactérienne est particulièrement intense et peut influencer sur le comportement des Algues).

La diversité des conditions d'expérience et le fait de tenir compte, à chaque repiquage, des différents types de germinations ont posé un problème ardu de numérotation d'abord, de place, ensuite, dans les enceintes : toutes les plantes et leurs descendants à tous les échelons étaient en effet, non seulement suivis toute l'année, mais aussi multipliés par six ou par neuf en fonction des trois taux de salinité (B, R, K) et des trois types de températures (K I, B II, R III).

Les diverses générations furent notées G₁, G₂, G₃ ou G₄ suivies de la lettre indiquant le mois de naissance puis des lettres « a », « b », « c » ou « d » correspondant au mode de vie : fixée sur substrat horizontal ou oblique (« a »), verticale (« b »), libre à la surface ou entre deux eaux (« c ») ou enfin épiphyte sur la plante-mère (« d ») (4).

B. — CONDITIONS DE CULTURES

Plusieurs séries successives de cultures furent entreprises en fonction des moyens de travail existants (5). La troisième et dernière série permit, en reprenant la plupart des expériences, de contrôler et de préciser les résultats obtenus « de manière plus artisanale » les années précédentes. De façon générale, chaque espèce fut suivie durant un an environ.

PREMIÈRES SÉRIES.

Les premières cultures (été 1962), commencées à Banyuls dans une stalle de Laboratoire, furent transportées à Orsay au mois d'octobre.

(4) Je tiens à remercier vivement ici, M.F. DUMAZERT pour l'aide efficace qu'il m'a apportée au cours de ce travail.

(5) A la Faculté des Sciences d'Orsay (91) d'une part et au Laboratoire Arago de Banyuls-sur-Mer (66).

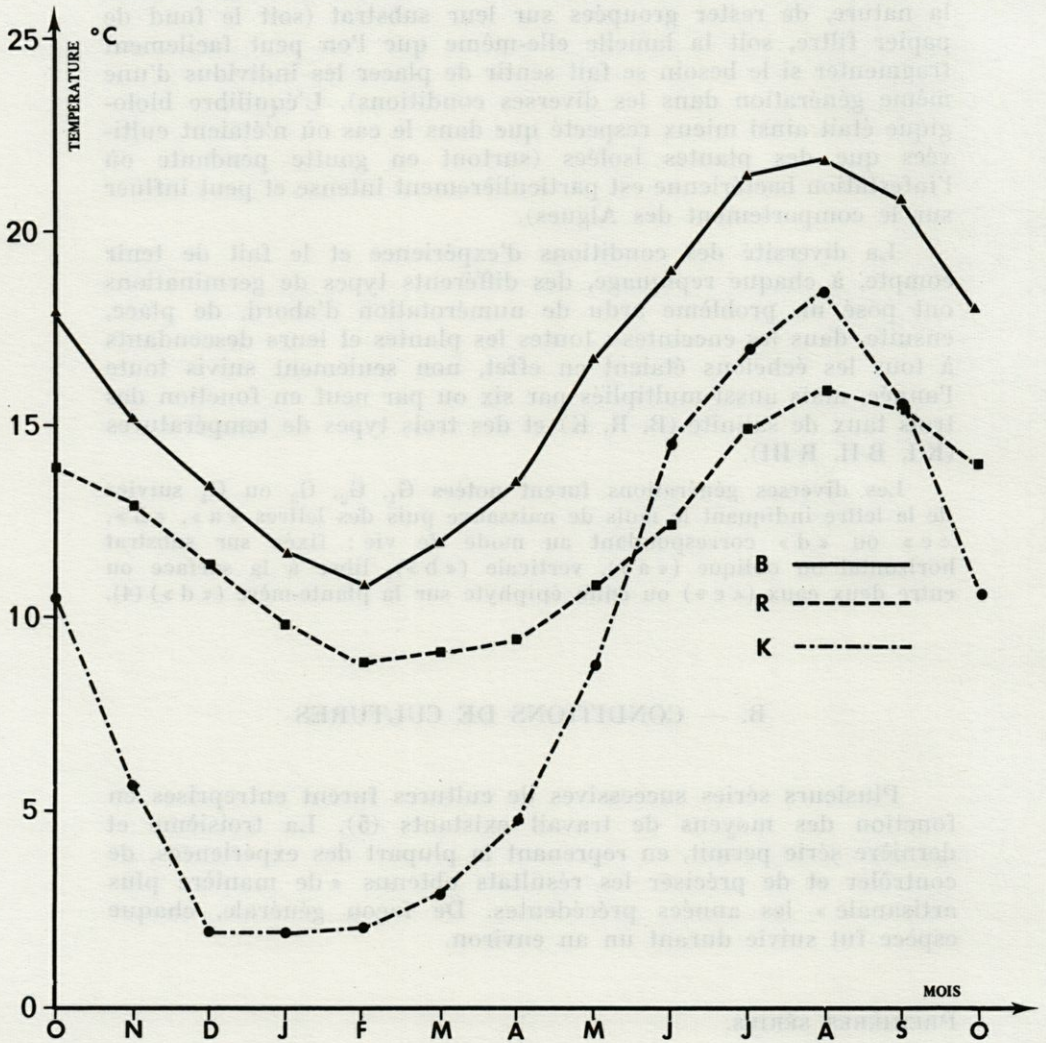


PLANCHE I

Variations des températures à Kristineberg (« K ») et à Roscoff (« R »)
 (d'après M. SWEDMARK, 1957) et à Banyuls-sur-Mer (« B »)
 (d'après JACQUES, RAZOULS et THIRIOT, 1969).

A Banyuls, les boîtes de Pétri étaient exposées au sud-ouest et recevaient l'éclairage solaire durant la majeure partie de la journée. La température ambiante y était très élevée (30° environ).

A Orsay, les cultures furent entreposées à une température relativement constante (15-17°), dans un incubateur équipé de tubes fluorescents (Mazda « lumière du jour »). La durée de l'éclairage (12 h à 14 h) était réglée par une horloge de type Cotna.

DEUXIÈME SÉRIE (Automne 1963 - automne 1968).

En 1963, l'incubateur d'Orsay, ayant subi quelques transformations, permit d'obtenir les températures désirées de manière plus précise.

C'est à partir de cette époque que toutes les cultures furent soumises à un régime de température variable selon les saisons : les Algues subissaient le même type de variations hebdomadaires de température que l'eau de mer en surface à Banyuls-sur-Mer, à Roscoff ou à Kristineberg (Suède) (Pl. I).

Malheureusement, l'amplitude des variations entre la « nuit » et le « jour », dues aux effets calorifiques des tubes d'éclairage, atteignait 2 à 3°. La courbe A de la planche II indique ainsi par quinzaine les températures obtenues dans l'incubateur (6).

Les conditions de culture dans lesquelles furent placées les espèces scandinaves seront exposées un peu plus tard dans le chapitre qui concerne les plantes (KNOEPFFLER-PEGUY, 1972).

TROISIÈME SÉRIE (Automne 1968 - automne 1970).

Enfin, de 1968 à 1970, toutes les expériences purent être refaites (7). Il devint possible de soumettre les Algues méditerranéennes et scandinaves à trois types de température [nordique (KI), atlantique (RII), méditerranéenne (BIII) (Pl. I (8) et II B)] tout en les cultivant dans des milieux à taux de salinité différents (K : 31 ‰; R : 34 ‰; B : 37 ‰).

(6) Les chiffres supérieurs indiqués sous la courbe correspondent aux températures maxima relevées quotidiennement à Banyuls, au cours de chaque mois durant les années 1962 et 1963. Les chiffres inférieurs correspondent aux températures minima (températures relevées par M.M. GALANGAU).

(7) L'acquisition d'une enceinte climatique à deux compartiments indépendants au Laboratoire de Banyuls-sur-Mer permit d'entreprendre une nouvelle série de cultures de *Feldmannia caespitula* puis d'*Acinetospora vidovichii* dans des conditions de température et d'éclairage réellement contrôlables. En même temps étaient reprises de vieilles cultures abandonnées (mais vivaces) de *F. kjellmani*.

(8) D'après SWEDMARK, 1957; JACQUES, RAZOULS et THIRIOT, 1969.

La planche II B rend compte des conditions expérimentales correspondant aux programmes RII et BIII (9).

— l'amplitude des variations de température entre la nuit et le jour (1°) correspondait à la réalité dans la nature, du moins dans la région de Banyuls;

— l'éclairement était fourni par 9 tubes (Mazda Ts 20, lumière « jour » de luxe) produisant environ 7 200 lux par enceinte : la quantité d'énergie ainsi reçue (93 J/cm² pour 12 h d'éclairement quotidien et environ 78 J/cm² pour 10 h) était de 11 à 35 fois (selon les saisons) inférieure à celle reçue par les Algues de surface dans la nature (Banyuls) (10), ce qui paraît évidemment faible. Cependant, il semblerait que cela n'ait pas eu une importance considérable sur la morphologie des plantes. Par contre, si cette quantité s'est avérée suffisante et même optimale (BOALCH, 1961) pour provoquer la formation de zoïdocystes pluriloculaires, il n'est pas dit qu'elle n'ait pas été responsable de la faible proportion de sporocystes uniloculaires observés.

C. — DISCUSSION

Les articles qui vont suivre s'efforceront de rendre compte des résultats comparés des diverses expériences, mais auparavant il convient de faire quelques remarques et de noter quelques observations d'ordre général.

Le but primitif de ce travail était d'étudier classiquement le cycle biologique d'alternance de générations chez les *Feldmannia* et les *Acinetospora* et de rechercher dans quelle mesure leurs cycles étaient liés. Les premiers résultats obtenus d'une part, et d'autre part, les difficultés rencontrées dans l'étude caryologique ont eu pour effet de faire dévier les recherches. Une plus grande importance a donc été accordée aux problèmes posés par le polymorphisme de ces Ectocarpaceae aussi bien dans la nature que dans les cultures, et il a semblé intéressant de rechercher dans quelle mesure les facteurs écologiques influaient sur la morphologie de ces Algues. L'idée n'est certes pas nouvelle, et plusieurs auteurs se sont penchés sur la question mais en l'abordant différemment.

(9) Le programme KI dut être abandonné en raison du fait que les espèces méridionales n'en supportaient pas les basses températures hivernales. La brusque élévation de température en juin (RII) a été accidentelle mais a eu des conséquences.

(10) Dans la région de Banyuls (42 lat.N), la surface de la mer reçoit environ : en février (par un ciel moyennement nuageux) 880 J/cm²; fin juin (par un ciel moyennement nuageux) 3300 J/cm² (LAEVASTU, 1969).

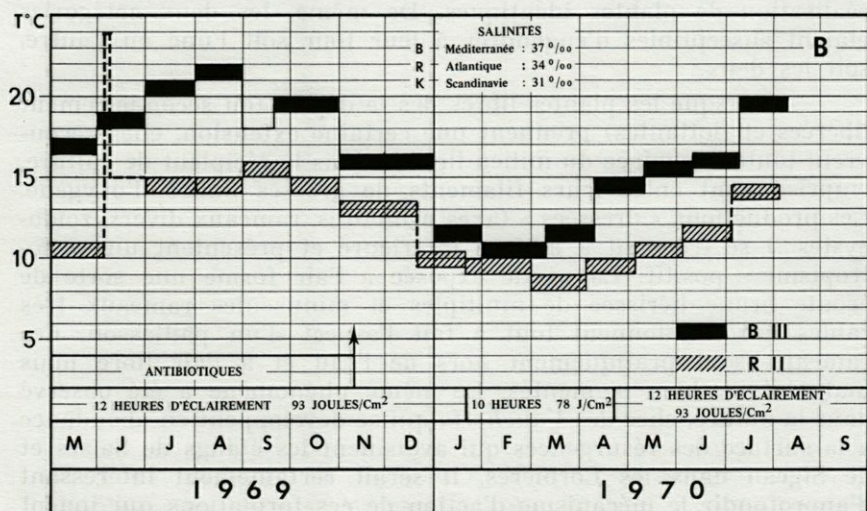
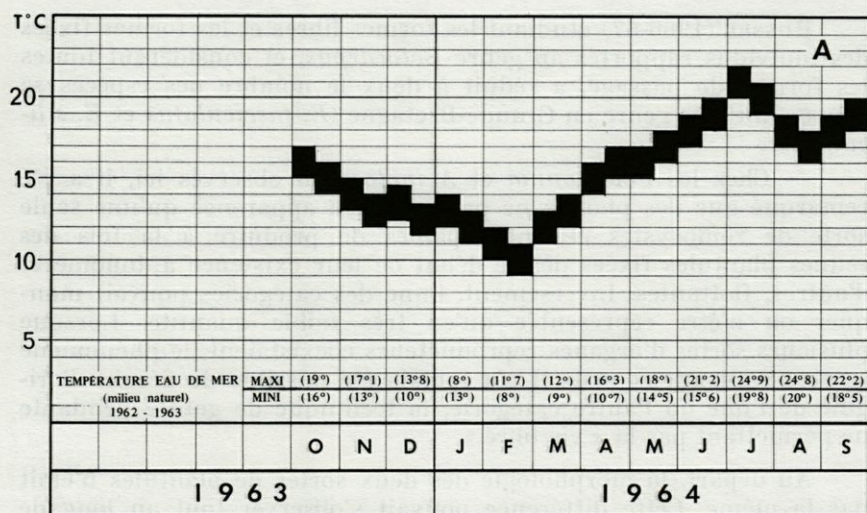


PLANCHE II

Conditions expérimentales des cultures.

A. — Premières séries de cultures (*Feldmannia caespitula* et *F. globifera*) effectuées dans un incubateur (températures modifiées tous les 15 jours en fonction des relevés effectués quotidiennement en surface à Banyuls-sur-Mer en 1962 et 1963) (12 à 14 h d'éclairement).

B. — Cultures de divers *Feldmannia* et *Acinetospora* réalisées dans une enceinte climatique (programme RII : atlantique et BIII : méditerranéenne avec addition d'antibiotiques aux milieux durant les six premiers mois).

Amplitude des variations entre la nuit et le jour : 2-3° (A); 1° (B).

RUSSEL (1966-67) étudiant les formes libres et les formes fixées des individus rapportés au genre *Ectocarpus*, et considérant toutes les formes de passage, a réduit à deux le nombre des espèces se rapportant à ce genre en Grande-Bretagne (*E. fasciculatus* et *E. siliculosus*).

— Chez les *Feldmannia* et *Acinetospora* observés ici, il a été remarqué que des plantes ne possédant en apparence qu'une seule sorte de zoïdocystes étaient capables de produire à la fois des jeunes plantules fixées dès le début de leur existence autonome et d'autres, flottantes. Inversement, l'une des catégories pouvait manquer ou n'être représentée qu'en très faible quantité. Lorsque plusieurs sortes d'organes reproducteurs coexistaient, le phénomène se concevait mieux mais il n'a jamais été possible de déceler l'origine de l'une ou l'autre catégorie, la technique de goutte pendante ne permettant pas la « vie libre ».

Au départ, la morphologie des deux sortes de plantules n'était pas la même. Cette différence pouvait s'observer tout au long de l'année ou au contraire s'atténuer pour finalement aboutir à la réalisation de plantes identiques. De même, les deux catégories étaient susceptibles d'engendrer à leur tour soit l'une ou l'autre, soit les deux.

— Lorsque les plantes libres dès le départ (ou secondairement libérées et flottantes) prennent une certaine extension, elles recouvrent toute la surface du milieu liquide dans le récipient de culture, emprisonnant entre leurs filaments de grosses bulles d'oxygène. Les productions « dressées » (axes primaires, rameaux divers, zoïdocystes...) se trouvent à la face inférieure et présentent un « géotropisme » positif. La partie exposée à l'air forme une sorte de croûte brune hérissée de multiples et minuscules rameaux très raides qui lui donnent tout à fait l'aspect d'un paillason. Ces rameaux sont pratiquement hors de l'eau et à l'air libre mais malgré tout, bien pigmentés. Le même phénomène a été observé dans la nature, chez des *Vaucheria* qui se développent en abondance à la surface des résurgences qui avoisinent les étangs de Salses et de Sigean dans les Corbières. Il serait certainement intéressant d'approfondir le mécanisme d'action de ces formations qui jouent vraisemblablement un rôle dans l'oxygénation du milieu. Dans le cas de cultures, il semblerait aussi qu'elles interviennent dans la lutte contre une évaporation trop intense.

Des cultures de la seconde série, destinées à être jetées, oubliées et abandonnées à elles-mêmes durant un an, dans de très mauvaises conditions, ont non seulement survécu mais ont continué à se développer; mieux, elles continuaient à émettre des zoïdes. Le niveau du liquide avait relativement peu baissé dans les tubes de Borel (2 cm environ) et il est donc à supposer que le mécanisme en question a joué.

Le milieu s'était d'autre part enrichi naturellement grâce au développement de champignons levuriformes qui se sont éliminés d'eux-mêmes lorsque ces cultures ont été reprises et que les conditions se sont améliorées. Il s'agissait des espèces scandinaves dont le comportement a été à nouveau suivi durant 9 mois. Ces Algues ont parfaitement repris et ont donné lieu à des observations intéressantes. Des *Acinetospora* de la région de Banyuls, volontairement négligés, se sont comportés de façon semblable. Par contre, les *Feldmannia* de Méditerranée, épiphytes sur *Cystoseira mediterranea*, supportaient très mal l'abandon et de façon générale les mauvaises conditions. L'absence de leur hôte habituel en était peut-être la cause.

— Le facteur salinité, lié aux variations de température, conditionne également la morphologie (en agissant sur le diamètre des rameaux ou des axes, et sur la capacité d'un article à produire une ramification), et la vigueur des plantes; le temps de maturation, les potentialités reproductrices et même la pigmentation dépendent également de manière plus ou moins directe de la liaison de ces facteurs.

— En ce qui concerne les organes de reproduction, ce sont toujours les zoïdocystes pluriloculaires qui apparaissent les premiers et se trouvent en plus grand nombre. Le même phénomène a été décrit chez *Giffordia* (CHURCHILL, 1969). D'autre part, toutes les espèces cultivées ont montré une nette tendance à former, sous certaines conditions, des organes sub-sphériques, qui se sont révélés être soit des monosporocystes, soit des propagules selon que le contenu cellulaire était libéré du cyste ou que, au contraire, ces éléments se détachaient simplement de l'Algue, avec leur enveloppe cellulaire. Cela se produit également dans la nature, et l'on sait depuis longtemps que les monospores ne sont pas l'apanage exclusif des « Tiloptéridales » parmi lesquelles furent placées longtemps et pour cette seule raison, les *Acinetospora*. Pratiquement, toutes les Ectocarpaceae sont susceptibles d'en présenter.

Enfin, les sporocystes uniloculaires étaient rares, difficiles à distinguer, et n'ont jamais rien donné au cours des multiples tentatives faites pour les amener à émettre leurs spores et pour cultiver celles-ci. Dans les cultures, des émissions ont été observées mais il n'a pas été possible de suivre le développement ultérieur des spores.

MÜLLER (1966-67) a mis en évidence chez l'*Ectocarpus siliculosus* l'importance des conditions écologiques et particulièrement du facteur température pour la formation des sporocystes uniloculaires. En même temps, il a démontré que la présence de ce type d'organes ne peut être considéré comme une preuve de diploïdie.

Chez *Giffordia*, CHURCHILL (1969) a également observé que si la sporulation n'est pas directement contrôlée par les différents facteurs écologiques, ces derniers jouent un rôle important dans la régulation du type de zoïdocystes produits. D'autre part, les conditions nécessaires à l'induction des sporocystes uniloculaires, sont beaucoup plus spécifiques que celles requises pour la croissance végétative ou pour la production des zoïdocystes pluriloculaires.

Chez les *Feldmannia* et les *Acinetospora* qui font l'objet de cette étude, les résultats obtenus, malgré quelques petites différences, recourent en grande partie ceux que CHURCHILL a obtenus en étudiant l'influence de certains facteurs sur la croissance et la reproduction des *Giffordia*.

La suite de ce travail sera donc consacrée à l'exposé du comportement respectif des espèces scandinaves et méditerranéennes en présence de conditions écologiques particulières et à l'incidence de ces réactions sur le cycle biologique.

RÉSUMÉ

Les conditions écologiques exercent, dans la nature, une influence importante sur le polymorphisme de la plupart des espèces de *Feldmannia* et de *Acinetospora*, genres liés par une parenté certaine mais mal définie. L'auteur a tenté de reconstituer tout au long de l'année les conditions de température des eaux côtières de Méditerranée occidentale, dans la Manche et en Scandinavie. Des espèces septentrionales et d'autres méditerranéennes ont ainsi été cultivées, en séries parallèles, dans des milieux de salinités différentes. L'évolution morphologique des diverses générations successives placées dans les différentes conditions a été suivie durant des périodes de plusieurs mois. La première partie du travail expose les méthodes utilisées.

SUMMARY

In nature the ecological conditions exert a strong influence on the polymorphism of most species of *Feldmannia* and *Acinetospora* which are no doubt related to each other, although this relationship is not well defined. The author tried to reconstitute

the year round temperature conditions of the coastal waters of the Western Mediterranean, the English Channel and of Scandinavia. Northern and mediterranean species have been cultivated in parallel series at different salinities. The morphological evolution of several successive generations placed in different conditions has been followed during periods of several months. The first part of this work describes the methods used.

ZUSAMMENFASSUNG

Die ökologischen Bedingungen üben einen wichtigen Einfluss auf den Polymorphismus der meisten *Feldmannia*- und *Acinetospora*-arten aus, die durch sichere, aber schlecht definierte Beziehungen miteinander verbunden sind. Der Autor versuchte ganzjährig die Temperaturbedingungen der Küstengewässer des Mittelmeers, des Aermelkanals und von Skandinavien zu rekonstruieren. Nördliche und mediterrane Arten wurden so in parallelen Serien und bei verschiedenen Salzgehalten kultiviert. Die morphologische Entwicklung verschiedener aufeinanderfolgender Generationen, bei verschiedenen Bedingungen, konnte während mehreren Monaten verfolgt werden. Der erste Teil der Arbeit beschreibt die angewandten Methoden.

BIBLIOGRAPHIE

- BOALCH, G.T., 1961. Studies on *Ectocarpus* in culture : I Introduction and methods of obtaining uni-algal and bacteria-free cultures. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **41** : 279-286.
- BOLD, H.C., 1942. The cultivation of Algae. *Bot. rev.*, **8** : 69-138.
- CHURCHILL, A.C., 1969. The influence of selected environmental factors on growth and reproduction in the brown alga *Giffordia sandriana* (Zanardini) Hamel. *Ph. D. Thesis* (n.p.), Univ. of Oregon, 1968, 90 p. Dissertation Abstr., 29, 2314B (1969).
- DROOP, M.R., 1954. A note on the isolation of small marine algae and flagellates for pure cultures. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **33** : 511-514.
- ERCEGOVIC, A., 1934. Température, salinité, oxygène et phosphates dans les eaux côtières de l'Adriatique orientale moyenne. *Acta Adriat.*, **5** : 1-41.
- ERCEGOVIC, A., 1955. Contribution à la connaissance des Ectocarpes (*Ectocarpus*) de l'Adriatique moyenne. *Acta Adriat.*, **7** (5) : 1-74.

- FOGG, G.E., 1942. Studies on nitrogen fixation by *Anabaena cylindrica* Lemm. *J. exp. Biol.*, 19 : 78-87.
- FOGG, G.E., 1951. Studies on nitrogen fixation by blue-green algae. II. Nitrogen fixation by *Mastigocladus laminosus*, Cohn. *J. exp. Bot.*, 2 : 117-120.
- FOGG, G.E., W.E.E. SMITH & J.D.A. MILLER, 1959. An apparatus for the culture of algae under controlled conditions. *J. biochem. microbiol. Technol. Engng.*, 1 : 59-76.
- FOYN, B., 1934. Lebenszyklus, Cytologie und Sexualität der Chlorophyceen *Cladophora suhriana*. *Arch. Protistenk.*, 83 : 1-56.
- HAMEL, G., 1931-1939. Phéophycées de France, Paris : 1-431 (1931), I-XLVII (1939).
- HARVEY, H.W., 1941. On changes taking place in sea water during storage. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 25 : 225-233.
- JACQUES, G., C. RAZOULS, A. THIRIOT, 1969. Climat et Hydrologie à Banyuls-sur-Mer (Golfe du Lion). *Vie Milieu*, 20 (2B) : 279-316.
- KAIN, J.M. & G.E. FOGG, 1958. Studies on the growth of marine phytoplankton. I. *Asterionella japonica* Gran. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 37 : 397-413.
- KNOEPFFLER-PEGUY, M., 1970. Quelques *Feldmannia* Hamel, 1939 (Phaeophyceae-Ectocarpales) des côtes d'Europe. *Vie Milieu*, 21 (1A) 187-188.
- KNOEPFFLER-PEGUY, M., 1972. Comportement de deux espèces suédoises de *Feldmannia* cultivées en diverses conditions de température et de salinité. *Soc. bot. Fr. Mémoires* : 101-104.
- KORNMANN, P., 1951. Der Formenkreis von *Acinetospora crinita* (Carm.) nov. comb. *Helgoländer. Wiss. Meeresunters.*, 4 : 205-224.
- KYLIN, H., 1947. Die Phaeophyceen der schwedischen Westküste. *Lunds Univ. Arsskr.*, 43 : 99.
- LAEVASTU, T., 1969. Factors affecting the temperature of the surface layer of the sea. *Commentat. physico-math.*, 25 (1-8) : 1-136.
- MULLER, D., 1966. Untersuchungen zur Entwicklungsgechichte der Braunalge *Ectocarpus siliculosus* aus Neapel. *Planta*, 68 : 57-68.
- MULLER, D., 1967. Generationswechsel, Kernphasenwechsel und Sexualität der Braunalge *Ectocarpus siliculosus*. *Planta*, 75 : 39-54.
- PEGUY, M., 1965. Sur la croissance en culture de quelques individus de *Cystoseira mediterranea* (J. Ag.) Sauv. en vue de l'étude du cycle de reproduction d'une Ectocarpacée épiphyte. *Vie Milieu*, 16 (2A) : 811-819.
- PRINGSHEIM, E.G., 1946. Pure cultures of Algae; their preparation and maintenance. London, Cambridge Univ. Press, 119 p.
- PROVASOLI, L., I.J. PINTNER, L. PACKER, 1951. Use of antibiotics in obtaining pure cultures of algae and protozoa. *Proc. Am. Soc. Protozool.*, 2 : 6.
- PROVASOLI, L., J.J. McLAUGHLIN, M.R. DROOP, 1957. The development of artificial media for marine algae. *Arch. Mikrobiol.*, 25 : 392-428.

- PROVASOLI, L., 1958. Nutrition and ecology of Protozoa and algae. *A. Rev. Microbiol.*, **12** : 279-308.
- RUSSELL, G., 1966. The genus *Ectocarpus* in Britain. I. The attached forms. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **46** : 267-294.
- RUSSELL, G., 1967. The genus *Ectocarpus* in Britain. II. The free-living forms. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **47** : 233-250.
- SAUVAGEAU, C., 1920. Nouvelles observations sur l'*E. padinae*. *C.r. hebd. séanc. Acad. Sci., Paris*, **171**.
- SCHREIBER, E., 1924. Die Reinkultur von marinem Phytoplankton und die Bedeutung für die Erforschung der Produktionsfähigkeit des Meerwassers. *Wiss. Meeresunters Helgoländer*, **16** : 1-33.
- STOSCH, H.A. von 1964. Wirkungen von Jod und Arsenit auf Meeresalgen in Kultur. C.R. IV^e Congrès International des Algues Marines, Biarritz 1961 (Seaweed Symposium). Pergamon Press : 142-150.
- SWEDMARK, M., 1957. Variations de la croissance et de la taille des différentes populations du Téléostéen *Gobius minutus*. *Année biol.*, **33** (3-4) : 163-170.
- THIRIOT, A., 1966. Variations annuelles de la température de l'eau côtière superficielle de Banyuls-sur-Mer. *Vie Milieu*, **17** (1B) : 243-252.

Reçu le 21 juin 1972