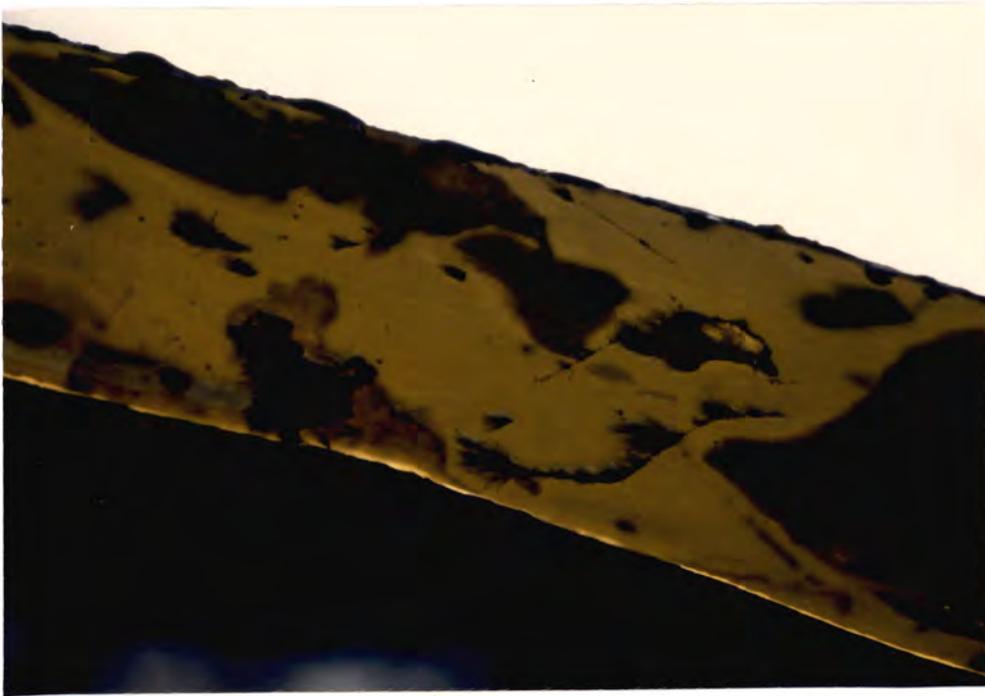


**SYNTHESE DES CONNAISSANCES
SUR LES *ECTOCLARPUS* spp.
(Phaeophyceae Ectocarpales)**

F. CAMPELLO



**Jeunes *Ectocarpus siliculosus* (Dillwyn) Lyngbye sur une lanière
de *Laminaria digitata* (L.) Lamouroux.
(Photo O. BARBAROUX - Avril 1993).**

IFREMER
Bibliothèque
NANTES

IFREMER
IFREMER 155 rue J.-J. Rousseau
92138 ISSY-LES-MOULINEAUX.

DIRECTION DES RESSOURCES VIVANTES

DEPARTEMENTS :

DRV / RA / Algoculture

AUTEUR (S) :		CODE :
François CAMPELLO		RIDRV - 93.011 RA / NANTES
TITRE		date 01-04-1993
SYNTHESE DES CONNAISSANCES SUR LES ECTOCARPUS SPP. (PHAEOPHYCEAE - ECTOCARPALES)		tirage nb : 30
		Nb pages : 37
		Nb figures : 4
		Nb photos : 1
CONTRAT (Intitulé)		DIFFUSION
NEANT		libre <input checked="" type="checkbox"/>
N° _____		restreinte <input type="checkbox"/>
		confidentielle <input type="checkbox"/>

RÉSUMÉ : Monographie relative aux Ectocarpus, considérés comme des endoépiphytes de Phéophycées et de Rhodophycées macrophytes. Les connaissances relatives à la classification, la morphologie, la cytologie, la croissance, la photosynthèse, les habitats, le cycle des générations, la reproduction sexuée, la sporulation, l'interfertilité, les phéromones, le comportement des gamètes, l'écologie, la symbiose l'épiphytie, la lutte biologique contre l'épiphytie, la biochimie, la microflore, la virologie, les cultures et la valorisation sont exposées. Quelques orientations pour des recherches ultérieures sont proposées.

3 Planches - 74 Références - 2 Annexes.

ABSTRACT :

Monography related to the Ectocarpus, considered as endo-epiphytes on phaeophycean and rhodophycean macroalgae. Data related to classification, morphology, cytology, growth, photosynthesis, habitats, life cycle, sexual reproduction, sporulation, interfertility, pheromones, gamete behaviour, ecology, symbiosis, epiphytism, biological prevention against epiphytism, biochemistry, microflora, viral disease, cultures and valorization are exposed with some proposals for future research.

3 Plates - 74 References - 2 Schedules.

mots-clés Bibliographie- Ectocarpus spp.- Phaeophyceae- Ectocarpales.

key words Synopsis- Ectocarpus spp.- Phaeophyceae- Ectocarpales.

• IFREMER - Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer.



RAPPORTS INTERNES DRV 1992

N°RI DRV	DEPARTEMENT	LABORATOIRE	AUTEURS	TITRE	DATE SORTIE	DIFFUS	NB PAGES	TIRAGE
92-001	DRV/RA DRV/SEM	PMDC/BREST PARIS	J.C.DAO, P.G.FLEURY PH.PAQUOTTE	ELEMENTS DE REFLEXION POUR L'EVALUATION ECONOMIQUE DE LA FILIERE COQUILLE ST JACQUES	Nov-91	LIBRE	60	100
92-002	DRV/RA	PMDC/BREST	J.C.DAO, X.CASEY	RADE DE BREST 1989-1990 FIXATION DU NAISSAIN DE PECTINIDES SUR LES COLLECTEURS EXPERIMENTAUX	Déc-91	LIBRE	40	100
92-003	DRV/RA	PMDC/BREST	N.BAILLON	ANALYSE DES STRIES DE CROISSANCE DES POST-LARVES DE (PECTEN MAXIMUS)	Déc-91		47	100
92-004	DRV/RA DEL	CREMA DEL/BREST	HUSSENOT M.KEMPF	AQUACULTURE ET ENVIRONNEMENT SEMINAIRE 18/22 NOVEMBRE 1991,	Jan-92	LIBRE	31	20
92-005	DRV/RA	PMDC/BREST	R.ROBERT,G.TRUT M.BOREL, D.MAURER	GROWTH, FATNESS AND GROSS BIOCHEMICAL COMPOSITION OF THE JAPANESE OYSTER CRASSOSTREA GIGAS IN STANWAY CYLINDERS IN THE BAY OF ARCACHON, FRANCE	Fév-92	LIBRE	21	
92-006	DRV/VP	GENIE ALIMENTAIRE	M.CARDINAL J.CORNET ET AL.	QUALITE DE LA CHAIR DE LA TRUITE FARIO	Jan-92	RESTR	19	
92-007	DRV/RH	PORT EN BESSIN	G.PAULMIER	CATALOGUE ILLUSTRE DES MICROPHYTES PLANCTONIQUES ET BENTHIQUES DES CÔTES NORMANDES	Mar-92	LIBRE	71	
92-008	DRV/RH	NANTES	H.BEUCHER	LOGICIELS DE DYNAMIQUE DES POPULATIONS	Mai-92	LIBRE	95	40
92-009	DRV/RH	NANTES	G.ARZUL,F.ROGER .E.ERARD-LE-DENN ET AL.	SURVEILLANCE ECOLOGIQUE ET HALIEUTIQUE DE L'ENVIRONNEMENT MARIN DU SITE DE LA CENTRALE DE PENLY (MANCHE EST)	Mai-92	RESTR	105	30
92-010	DRV/RA	PORT EN BESSIN	H.JEANNERET J.KOPP,J.P.JOLY ET AL.	L'OSTREICULTURE SUR LA CÔTE EST DU COTENTIN	Sep-92	LIBRE	64	150

RAPPORTS INTERNES DRV 1992

N°RI DRV	DEPARTEMENT	LABORATOIRE	AUTEURS	TITRE	DATE SORTIE	DIFFUS	NB PAGES	TIRAGE
92-011	DRV/RA	LA TREMBLADE	A.GERARD J.M.PEIGNON ET AL	OBTENTION DE SOUCHES CONCHYLICOLES PERFORMANTES PAR POLYPLOIDISATION	Aoû-92	RESTR	36	20
92-012	DRV/RA	LA TREMBLADE	O.RAILLARD P.SOLETCHNIK ET AL	MODELISATION DE L'ECOSYSTEME DU BASSIN DE MARENNES-OLERON	Jun-92		261	
92-013	DRV/RA	L'HOUMEAU	M.J.DARDIGNAC	LA MYTILICULTURE DANS LE PERTUIS BRETON	Déc-92	LIBRE	31	
92-014	DRV/RA	LA TREMBLADE	A.BODOY J.GARNIER S.HEURTEBISE	LES POSSIBILITES D'ELEVAGE DU PETONCLE NOIR CHLAMYS VARIA, DANS LES MARAIS MARITIMES DE LA REGION POITOU-CHARENTES	Sep-92		26	
92-015	DRV/RA	CREMA L'HOUMEAU	J.HUSSENOT ET AL.	STIMULATION DE LA PRODUCTIVITE NATURELLE PAR ENRICHISSEMENTS MINERAUX ET ORGANIQUES	Nov-92	LIBRE	97	100
92-016	DRV/RA	CAYENNE	J.M.GRIESSINGER ET AL.	AMELIORATION DES TECHNIQUES D'ELEVAGE DE LA CHEVRETTE MACROBRACHIUM ROSENBERGII EN GUYANE	Oct-92	LIBRE	85	
92-017	DRV/RA	PMDC/BREST	J.BARRET	ESSAI DE TRAITEMENT DU SEDIMENT CONTRE LE VIBRIO P1 LORS D'UN DEMI-ELEVAGE DE PALOURDES	Avr-92	LIBRE	34	100
92-018	DRV/RH	LA ROCHELLE L'HOUMEAU	J.C.QUERO, P.ARZEL et AL	LES ALGUES ET INVERTEBRES MARINS DES PECHES FRANCAISES	Jun-92		392	75
92-019	DRV/RH	SETE	A.CAMPILLO J.L.BIGOT	LES PECHERIES FRANCAISES DE MEDITERRANEE : SYNTHESE DES CONNAISSANCES	Aoû-92		206	
92-020	DRV/RA	COP/TAHITI	T.RENAULT E.THOUARD M.WEPPE	MORTALITES MASSIVES EN ELEVAGE LARVAIRE DE LATES CALCARIFER	Déc-92		43	20
92-021	DRV/RA	PALAVAS	D.COATANEA J.OHEIX ET AL.	ESSAIS DE TELECAPTAGE DE L'HUÎTRE PLATE OSTREA EDULIS EN MEDITERRANEE	Déc-92	LIBRE	62	40

RAPPORTS INTERNES DRV 1992

N°RI DRV	DEPARTEMENT	LABORATOIRE	AUTEURS	TITRE	DATE SORTIE	DIFFUS	NB PAGES	TIRAGE
92-022	DRV/RA	LA TRINITE	C. LE BEC J.MAZURIE	L'HUITRE CREUSE CRASSOSTREA GIGAS EN BRETAGNE (SUIVI 1990)	Déc-92	LIBRE	34	
92-023	DRV/RA	LA TRINITE	C.LE BEC J.MAZURIE	L'HUITRE CREUSE CRASSOSTREA GIGAS EN BRETAGNE (SUIVI 1991)	Déc-92	LIBRE	37	
92-024	DRV/RH	SETE	C.BENE	LA GESTION DES RESSOURCES INSTABLES	Oct-92	LIBRE	49	

RAPPORTS INTERNES DRV 1993

N°R1 DRV	DEPARTEMENT	LABORATOIRE	AUTEURS	TITRE	DATE SORTIE	DIFFUS	NB PAGES	TIRAGE
93-001	DRV/RH	RH/LE ECHOAL/L'HOUMEAU	ROBERT G.PAULMIER	CRUSTACES PROFONDS CAPTURES AUX CASSIERS AUX ANTILLES FRANCAISES	Fév-93	Libre	34	30
93-002	DRV/RA DRV/SEM	PMDC/BREST SEM/PARIS	P.G.FLEURY P.PAQUOTTE	EVALUATION ECONOMIQUE DE LA DIVERSIFICATION EN COQUILLE ST JACQUES D'UNE ENTREPRISE CONCHYLICOLE EN MER OUVERTE	Fév-93	Libre	21	150
93-003	DRV/RH	RH SETE	J.DUCLERC J.BERTRAND	VARIABILITE SPATIALE ET TEMPORELLE D'UNE PECHERIE AU FILET DANS LE GOLFE DU LION. ESSAI D'EVALUATION DE L'IMPACT D'UN RECIF ARTIFICIEL.	Fév-93	Libre	42	?
93-004	DRV/VP	VP/NANTES	M.ETIENNE; M.DARZACQ; J.NOEL; A.DANIEL	QUALITE DU THON APPERTISE. CRITERES PHYSICO-CHIMIQUES	Mar-93	Libre	72	?
93-005	DRV/VP	VP/NANTES	N.BREGEON	DOSAGE RAPIDE DE L'HISTAMINE DANS LE THON : MISE AU POINT, OPTIMISATION, APPLICATION	Mar-93	Restreint	61	?
93-006	DRV/SEM	SEM/PARIS	M.GALLE (AIDA : Ass Intégrat Données enviro dans syst déc Aménag))	LES MECANISMES DE DECISION DANS LA GESTION DES PECHES - LE CAS D'UN PORT MEDITERRANEEN	Mar-93	Confid	152	20
93-007	DRV/SEM	SEM/PARIS	P.GUILLOTREAU (contrat univers ENSAR/CERETIM)	LE MESO-SYSTEME HALIO-ALIMENTAIRE EUROPEEN, ANALYSE ET MODE DE FONCTIONNEMENT	Mar-93	Libre	440	30
93-008	DRV/SEM	SEM/PARIS	M.ANTONA, D.BAILLY, P.PAQUOTTE, M.GABBOTT, J.GIBBS H.HARMSMA et S.SHAW	LA CONCHYLICULTURE EN EUROPE	Mar-93	Libre	55	150

RAPPORTS INTERNES DRV 1993

N°RI DRV	DEPARTEMENT	LABORATOIRE	AUTEURS	TITRE	DATE SORTIE	DIFFUS	NB PAGES	TIRAGE
93-008	DRV/SEM	SEM/PARIS	M.ANTONA, D.BAILLY, P.PAQUOTTE, M.GABBOTT, J.GIBBS H.HARMSMA et S.SHAW	LA CONCHYLICULTURE EN EUROPE	Mar-93	Libre	55	150
93-009	DRV/RH	ECOHAL/NANTES	D.GUERAULT, Y.DESAUNAY et P.BEILLOIS	LA PECHE PROFESSIONNELLE DES POISSONS MIGRATEURS DANS L'ESTUAIRE DE LA LOIRE EN 1989	Avr-93	Libre	15	?
93-010	DRV/RA	URGE/LA TREMBLADE	A.GERARD, Y.NACIRI, J.M.PEIGNON, C.LEDU, P.PHELIPOT, J.P.BAUD, M.NOURRY, T.RENAULT, N.COCHENNEC	ESSAI D'ACCLIMATATION DE CRASSOSTREA VIRGINICA ET PERFORMANCES BIOLOGIQUES COMPAREES AVEC CRASSOSTREA GIGAS	Avr-93	Restreinte	19	20
93-011	DRV/RA	ALGOLOGIE / NANTES	F.CAMPELLO	SYNTHESE DES CONNAISSANCES SUR LES ECTOCARPUS SPP : PHAEOPHYCEAE - ECTOCARPALES	Avr-93	Libre	37	30

SOMMAIRE

1- CLASSIFICATION	1
2- MORPHOLOGIE.....	2
2.1- <i>Ectocarpus fasciculatus</i> Harvey et formes apparentées.....	2
2.2- <i>Ectocarpus siliculosus</i> (Dillwyn) Lyngbye et ses variétés.....	4
3- CYTOLOGIE.....	5
3.1- La cellule jeune	5
3.1.1. Le noyau et le nucléole	6
3.1.2. Le reticulum endoplasmique.....	6
3.1.3. Le Golgi.....	6
3.1.4. Les mitochondries.....	6
3.1.5. Le chloroplaste.....	7
3.1.6. Le pyrénioïde.....	7
3.1.7. La paroi cellulaire et les structures associées	7
3.1.8. Structure des gamètes flagellaires	7
3.1.9. Pression osmotique	8
3.2- Le vieillissement.....	8
3.3- L'autolyse	9
4- CROISSANCE	9
4.1- Croissance végétative.....	9
4.2- Croissance saisonnière.....	9
5- PHOTOSYNTHESE	10
6- HABITATS	10
7- CYCLE DES GENERATIONS	11
8- REPRODUCTION SEXUEE.....	15
9- SPORULATION	15
10- INTERFERTILITE.....	16
11- PHEROMONES	16
12- COMPORTEMENT DES GAMETES.....	18
12.1- Stimulation physique	18
12.2- Stimulation chimique	18
13- ECOLOGIE.....	19
13.1. La température	19
13.2. La salinité.....	20
13.3. Le cuivre	20

14- SYMBIOSE.....	21
15- EPIPHYTIE.....	21
16- LUTTE BIOLOGIQUE CONTRE L'EPIPHYTIE.....	22
17- BIOCHIMIE.....	23
18- MICROFLORE	23
19- VIROPATHIE.....	23
20- CULTURES.....	23
21- VALORISATION	26
22- PERSPECTIVES	26
22.1- <i>Ectocarpus</i> est une cacophyte.....	26
22.2- <i>Ectocarpus</i> est une algue intéressante	26
22.2.1. Culture intensive.....	26
22.2.2. Production d'alginate.....	26
22.2.3. Valeur alimentaire ou diététique.....	27
22.2.4. Valeur industrielle.....	27
22.2.5. Plante de laboratoire.....	27
23- REMERCIEMENTS.....	28
24- REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	28
ANNEXE N° 1 - INTERFERTILITE	34
ANNEXE N° 2 - MILIEUX DE CULTURE.....	35

SYNTHESE DES CONNAISSANCES SUR LES *ECTOCARPUS* SPP.

(Phaeophyceae – Ectocarpales)

François CAMPELLO

Institut français de recherche pour l'exploitation de la mer – Laboratoire
Aquaculture – B.P. 1049 – F.44037 Nantes Cédex 01.

Pour mener à bien les programmes de culture de macrophytes qui présentent un intérêt pour notre alimentation et nos industries, il était nécessaire de faire le point sur les connaissances actuelles relatives à *Ectocarpus*. Les espèces appartenant à ce genre se développent spontanément dans les essais de mise en culture d'autres phéophycées et rhodophycées. Au moins un procédé doit être trouvé pour leur éradication. Par contre, la recherche d'aspects positifs concernant l'espèce française *Ectocarpus siliculosus* ne doit pas être négligée étant donné sa possibilité de multiplication et sa culture rapide.

Le travail présenté tient compte de ces considérations divergentes.

1 – CLASSIFICATION

Le genre *Ectocarpus* appartient à la classe des Phéophycées et à l'ordre des Ectocarpales.

Les Phéophycées sont des algues brunes qui possèdent les chlorophylles *a* et *c* et dont les réserves sont constituées par la laminarine.

Les Ectocarpales se présentent sous la forme de thalles filamenteux unisériés, gamétophytiques et sporophytiques. Leurs organes reproducteurs ne sont pas localisés dans des réceptacles. Le cycle vital est le plus souvent digénétique isomorphe. Selon l'importance accordée à la localisation de la zone de croissance, à la forme des plastes, à la situation des organes fertiles, etc, les spécialistes distinguent de nombreux genres et espèces.

Le genre *Ectocarpus* Lyngbye a été scindé en trois (Gayral et Cosson, 1986): *Pylaiella*, *Herponema* et *Ectocarpus*.

En Angleterre, Russell (1966) distingue deux espèces dans le genre *Ectocarpus* : *E. fasciculatus* Harvey, à axe principal ramifié et *E. siliculosus* (Dillwyn) Lyngbye qui ne possède pas cette morphologie.

Sur les côtes françaises, Gayral et Cosson (1986) ne reconnaissent que *E. siliculosus*, espèce annuelle, commune à la belle saison, souvent épiphyte sur diverses algues de l'horizon moyen de l'étage médiolittoral. Ses thalles bruns, d'une dizaine de centimètres, sont des touffes de filaments irrégulièrement ramifiés dont la croissance résulte des divisions transversales de cellules situées à une certaine distance du sommet. Chaque cellule renferme plusieurs plastes rubanés. Les thalles gamétophytiques fertiles portent des sacs allongés, pluriloculaires, intercalés entre des cellules plastidiées et des cellules incolores qui forment un pseudopoil terminal. Ces sacs renferment les gamètes, éléments sexuels mâles ou femelles qui doivent réaliser des fécondations avant de former de nouveaux thalles sporophytiques. Ceux-ci se reconnaissent à la présence de sacs sphériques, latéraux, peu ou pas pédonculés, se rattachant à la catégorie des sporocystes uniloculaires; ils contiennent les monospores. Après

germination, elles sont aptes à reproduire un thalle identique à celui sur lequel elles sont apparues.

En Espagne, Niell (1978) recense *E. fasciculatus* et sa variété *draparnaldioides* Crouan frat., ainsi que *E. siliculosus* avec la variété *confervoides* (Roth.) Kjellman et les anciennes espèces *E. arctus* Kütz., *E. confervoides* Le Jol. et *E. penicillatus* (C.Ag.) Kjellman.

2 – MORPHOLOGIE (Planche N° 1)

La première description des *Ectocarpus* autorisait l'inclusion dans le genre de toutes les algues brunes filamenteuses ramifiées. Hamel (1931–1939) a redéfini le genre et l'a limité aux algues brunes filamenteuses en touffes, souvent de grandes tailles, dont les cellules contiennent des plastes en forme de rubans. Les sporocystes pluriloculaires sont siliquieux, habituellement pédicellés, rarement en séries. La reproduction sexuée est isogame, c'est-à-dire que les gamètes de potentialités différentes sont d'une morphologie semblable. En 1966, Russell a décrit les formes fixées des deux espèces, *E. fasciculatus* et *E. siliculosus*, ainsi que leurs variétés.

2.1 – *Ectocarpus fasciculatus* Harvey et formes apparentées

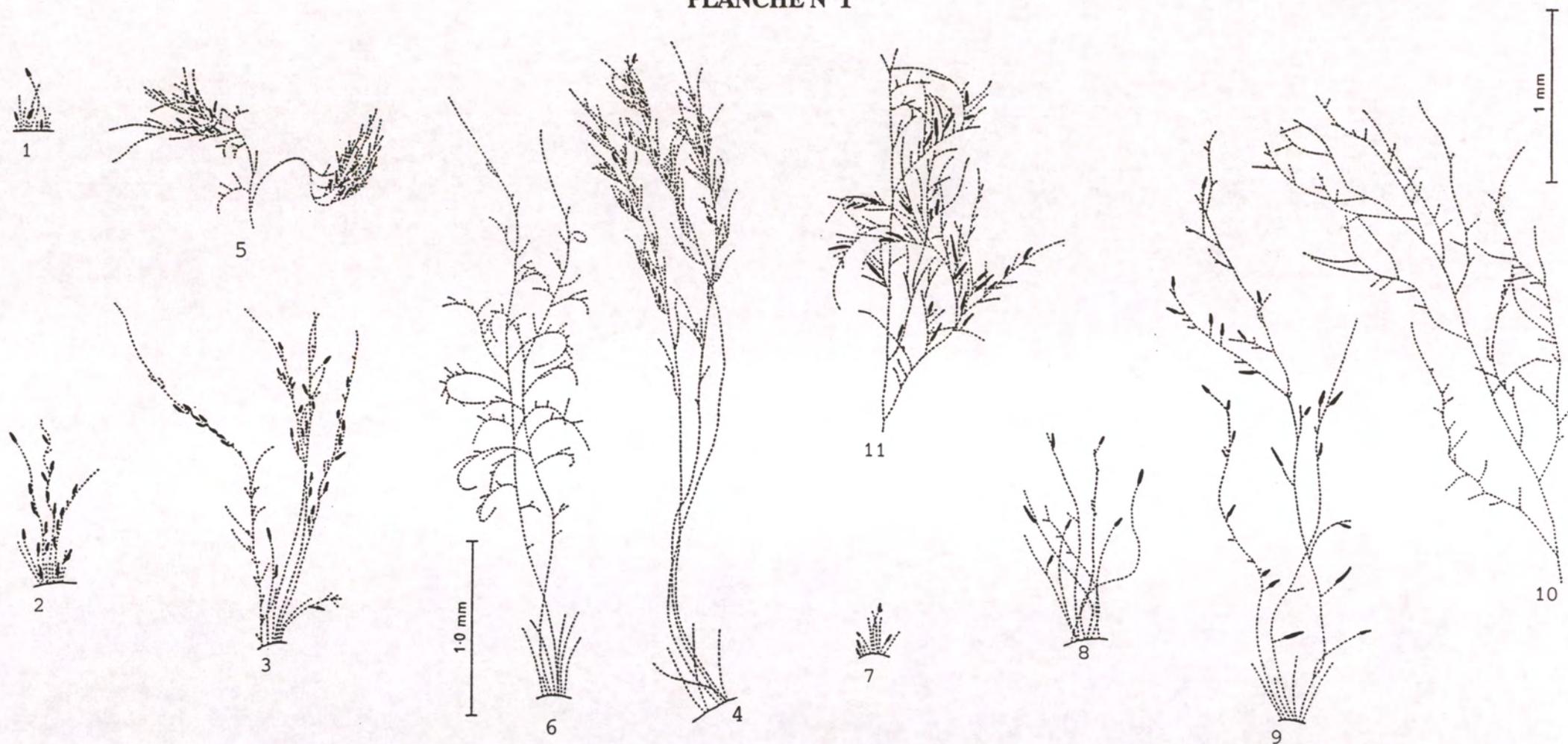
Cette algue se distingue par l'organisation de son thalle; la forme et les dimensions des organes reproducteurs ont une importance secondaire.

Au premier stade de son développement, le thalle forme un système prostré sur son hôte, *Laminaria digitata* (L.) Lamouroux. C'est la phase stréblonémoïde bien visible sous forme de petits coussins qui peuvent devenir fertiles. Ce système prostré est constitué de filaments rampants, formés de cellules, habituellement cylindriques et renflées au milieu, d'environ 6 μm de diamètre. Elles apparaissent le plus fréquemment dans les couches superficielles de l'hôte. Elles produisent des ramifications qui peuvent pénétrer dans le cortex, mais rarement plus profondément. Des filaments dressés, non ramifiés et des sporocystes se forment. Les cellules des premiers filaments qui émergent sont seulement un peu plus grosses, 7 μm , que celles du système rampant, mais leur forme est plus régulière, plus cylindrique. Elles contiennent un petit nombre de plastes courts, irrégulièrement discoïdes. Ce sont les grandes cellules des filaments émis par la suite qui prennent la forme en tonneau caractéristique et qui contiennent les plastes longs habituels. Les sporocystes sont parfois sessiles, mais le plus souvent légèrement pédicellés. Ils peuvent être uniloculaires, mais ils sont habituellement pluriloculaires, ovales-coniques et d'une longueur moyenne de 34 μm (15 μm minimum).

Les sporocystes pluriloculaires continuent à se former sur le tissu prostré, mais moins communément que sur les filaments dressés qui s'allongent. De tels filaments portent habituellement d'abord un sporocyste apical. Quand la longueur du filament est voisine de 0,5 mm, des sporocystes latéraux se développent, sessiles ou légèrement pédicellés. Ils ont une longueur moyenne de 68 μm (37 – 111). Quand le thalle atteint 1,0 mm, des ramifications latérales se forment dont le diamètre se situe entre 10 et 20 μm . Ce thalle a été dénommé *E. pygmaeus* Aresch., puis a repris le statut d' *E. fasciculatus* Batters.

Au cours du développement, l'axe primaire est net et distinct, bien qu'il porte de nombreuses ramifications latérales. Elles supportent à leur tour des ramifications secondaires. De plus, les sporocystes pluriloculaires, apparus jusqu'ici sur l'axe principal seulement, se forment sur les rameaux latéraux. Ce stade correspond à *E. abbreviatus* Kütz. ou à *E. fasciculatus* var. *abbreviatus* (Kütz.) Sauv. De toutes manières, les thalles d' *E. fasciculatus*

PLANCHE N° 1



Représentation schématique des stades de croissance et des variétés d'*Ectocarpus* (d'après Russell, 1966).

Ectocarpus fasciculatus

1, phase stréblonémoïde ; 2, var. *pygmaeus* ; 3, var. *abbreviatus* ;
4, var. *fasciculatus* ; 5, var. *draparnaldioides* ; 6, var. *refractus* .

Ectocarpus siliculosus

7, phase stréblonémoïde ; 8, var. *pygmaeus* ; 9, var. *crouanii* ;
10, var. *siliculosus* ; 11, portion d'un thalle intermédiaire entre var.
penicillatus et var. *refractus* .

présentent communément tous les caractères *abbreviatus* à partir d'une taille de 2 mm et les gardent jusqu'au processus suivant d'élaboration du thalle.

Les représentants anglais suivants montrent des organisations du thalle qui dérivent de la dominance de deux caractères végétatifs : la disposition des ramifications en faisceaux et leur courbure.

Après le stade *abbreviatus*, la morphologie du thalle est déterminée par la disposition en faisceaux, alors que la courbure des ramifications est secondaire. Elle peut être perçue comme le résultat de la croissance de rameaux aux extrémités distales des axes principaux, laissant les parties basses presque nues. Les ramifications latérales apparaissent alternativement sur les axes principaux, bien qu'occasionnellement elles puissent être insérées suivant une disposition grossièrement hélicoïdale. Le mode d'alternance, primaire, secondaire, des ramifications est habituellement remplacé, dans le cas des dernières ramifications, par une disposition infrasecondaire de filaments courts et, ou, de sporocystes émis souvent en séries sur la face adaxiale de chaque ramification. La combinaison de ramifications alternées et subsecondaires donne une allure en zig-zag dénommée *E. fasciculatus* var. *fasciculatus* d'une longueur jamais supérieure à 15 cm.

Le nombre des ramifications est très variable. Quand il atteint des proportions maximales, il devient inévitable que certains rameaux émergent. Ils sont opposés ou plus ou moins côte à côte. Cette morphologie est celle d'*E. draparnaldioides* Cardinal, celle d'*E. congestus* Crouan frat. ou celle d'*E. conglomeratus* Thuret. La production de deux ramifications latérales, côte à côte, à partir d'une seule cellule serait caractéristique d'*E. draparnaldioides*, mais peut se rencontrer chez *E. congestus*. La combinaison de ramifications et de courbures correspond à la description d'*E. draparnaldioides* (Crm.) Kjellm. chez laquelle les sporocystes ont tendance à être longs et courbés. *E. conglomeratus* ne diffère d'*E. fasciculatus* var. *fasciculatus* que par la densité des ramifications et la présence occasionnelle de rameaux opposés ou subopposés. Dans la variété *E. fasciculatus* var. *refractus* (Kütz.) Ardiss., la courbure des rameaux est très prononcée, alors que la disposition en faisceaux est peu marquée ou absente. Cette morphologie peut apparaître sur des plantes très petites. Des formes intermédiaires ne sont pas rares.

2.2 – *Ectocarpus siliculosus* (Dillwyn) Lyngbye et ses variétés

Chez cette algue l'accent est mis sur les dimensions et les formes des sporocystes pluriloculaires. Le thalle typique est ramifié d'une manière pseudodichotomique ou légèrement et régulièrement alternée. Les ultimes ramifications sont réparties plus ou moins également du haut en bas du thalle. Les axes principaux, dénudés et bien visibles, communs chez les *E. fasciculatus* ne sont pas visibles chez les *E. siliculosus*.

La phase stréblonémoïde prostrée d'*E. siliculosus* se rencontre sur *Chorda filum* (L.) Stackhouse où elle n'est pas facilement observable. Les filaments, constitués de cellules de 5 à 10 μm de diamètre, émettent des rhizoïdes qui se ramifient dans les tissus extérieurs de l'hôte. Les cellules des filaments érigés, simples, d'apparence rhizoïde, d'environ 10 μm de diamètre, contiennent des plastes réduits. Les sporocystes lancéolés, pluriloculaires, parfois sessiles, sont le plus souvent faiblement pédicellés. Ce stade est pratiquement indistinguishable de celui d'*E. fasciculatus*. Cependant, *E. siliculosus* a tendance à produire des pseudopois, habituellement sur les filaments apicaux et occasionnellement au-dessus des sporocystes pluriloculaires. Cette phase correspond à la variété *pygmaeus*. Elle consiste en filaments dressés, simples ou ramifiés de loin en loin, de 10 à 20 μm de diamètre dont les cellules contiennent des plastes allongés. Ces filaments portent tout d'abord un sporocyste terminal pluriloculé, puis ensuite des sporocystes latéraux sessiles ou légèrement pédicellés. La hauteur

de ce thalle peut atteindre plus de 1 mm. La longueur moyenne des sporocystes, 98 μm , est plus grande que chez *E. fasciculatus*.

Quand le thalle atteint une hauteur d'environ 3 mm, la confusion avec *E. fasciculatus* est considérablement réduite. Les ramifications, plus ou moins alternantes, émergent de toutes parts des axes principaux. Les sporocystes pluriloculaires, occasionnellement sessiles, sont le plus souvent en position terminale sur de courtes ramifications. Ils forment des angles variés avec les axes. Ils sont allongés, siliquieux, lancéolés, parfois courbes, d'une longueur moyenne de 142 μm (87–212) pour une largeur moyenne de 23 μm (19–28). Ce stade correspond à la variété *crouanii* (Thur.) Cardinal.

Chez la variété *siliculosus* (Dillw.) Kjellm. chaque sporocyste porte un pseudopoil court, terminal; mais des sporocystes intercalaires sans poil se rencontrent fréquemment. Leur forme est cylindrique, parfois lancéolée, voire subulée. Ils mesurent 268 μm (186–353) sur 27 μm (22–37). Les plus grands *Ectocarpus* appartiennent à ce groupe et peuvent atteindre 50 cm.

Les sporocystes de la variété *hiemalis* (Cm.) Kjellm. sont étroits, allongés, coniques à lancéolés. Ils sont parfois incurvés. Ils mesurent 164 μm (118–229) sur 16 μm (12–19).

Chez la variété *dasycarpus* (Kuck.) Rosenv. et Lund, les sporocystes ont 109 μm (68–180) sur 12 μm (6–12). Ils sont obtus, étroits, cylindriques à lancéolés.

Chez la variété *confervoides* Cardinal, les sporocystes ont une forme conique, parfois lancéolée ou même subulée qui atteint 132 μm (105–158) sur 24 μm (19–31).

Les sporocystes de la variété *arctus* (Kütz.) Kjellm. sont plus courts que ceux de la variété précédente : 91 μm (56–136) sur 24 μm (19–31), mais plus obtus.

Chez la variété *penicillatus* (C. Ag.) Kjellm., les sporocystes sont habituellement grands et robustes, coniques–lancéolés, de 167 μm (68–248) sur 27 μm (19–37). Cette variété se confond facilement avec l'espèce *E. fasciculatus* du fait de ses axes principaux presque nus et de ses faisceaux de rameaux aux extrémités.

Les sporocystes uniloculés d'*E. siliculosus* ont une morphologie plus uniforme que celle des sporocystes pluriloculés. Ils sont ovoïdes ou légèrement ellipsoïdes, sessiles ou faiblement pédicellés.

Des formes libres ont été décrites et identifiées à *E. distortus* Carm. ex Harv. et à *E. landsburgii* Harv. Russell (1967) les considère comme ne constituant pas une vraie espèce, mais comme des représentants de l'espèce *E. fasciculatus*. En Angleterre, le nombre des espèces d'*Ectocarpus* est limité à deux : *E. fasciculatus* et *E. siliculosus*.

3 - CYTOLOGIE

L'ultrastructure des filaments sporophytiques d'*Ectocarpus* sp. a été étudié en détail par Oliveira et Bisalputra en 1973 et en 1977.

3.1 - La cellule jeune

En 1973, ces auteurs ont cultivé les *Ectocarpus* en milieu de Chiara (1968 - Annexe N° 2 - Milieux de culture) éclairé pendant 16 h par jour, par des lampes fluorescentes donnant approximativement 98 $\mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Le milieu était renouvelé tous les cinq jours. L'ultrastructure générale des cellules végétatives des sporophytes est identique, que le système soit prostré ou dressé. Les deux types de cellules possèdent un cytoplasme dense et quelques grandes vacuoles périphériques.

3.1.1. Le noyau et le nucléole

Le noyau est enveloppé dans une double enveloppe poreuse. Chaque pore a un diamètre approximatif de 800 Å. Le nucléole occupe une position centrale ou montre une relation étroite avec la membrane interne de l'enveloppe nucléaire. Dans la région du nucléole, il n'y a pas de pore. Le nucléole est constitué de deux parties. L'une est fibreuse d'environ 80 Å de diamètre; l'autre est deux fois plus grande et a une structure granuleuse. La chromatine est, soit dispersée dans le nucléoplasme, soit associée à la membrane interne de l'enveloppe nucléaire. La membrane externe envoie des vésicules dans les dictyosomes.

3.1.2. Le reticulum endoplasmique

La majeure partie du reticulum endoplasmique des cellules végétatives semble être rugeuse. Les éléments en sont dispersés dans le cytoplasme. Des inclusions cristallines sont quelques fois visibles dans les éléments de cet organe. Par contre, des inclusions vésiculaires sont plus fréquentes. Elles sont semblables à celles de l'espace périnucléaire. De plus, les poches du reticulum endoplasmique et l'espace périnucléaire sont également occupés par du matériel granulo-fibrillaire. Par endroits, on observe une continuité directe entre les deux poches. Les relations sont constantes entre le reticulum endoplasmique et les chloroplastes. L'espace périnucléaire est aussi en continuité avec l'espace réservoir des chloroplastes associés au reticulum. L'espace compris entre ces derniers et l'enveloppe des chloroplastes est occupé par une étroite bande de cytoplasme dans laquelle des structures tubulaires sont détectées de place en place. Elles forment un réseau complexe de tubules. Les bêta-tubulines sont codées par au moins quatre gènes chez *E. variabilis* Vickers (MacKay et Gallant, 1991).

Des structures osmiophiles présentent une conformation interne complexe et sont associées aux chloroplastes endoplasmiques. Elles seraient de nature polysaccharidique (Magne, 1971). Elles peuvent se rencontrer dans les zones communes aux chloroplastes endoplasmiques et à l'enveloppe nucléaire, en association étroite avec la membrane du pyrénioïde ou dispersées dans le cytoplasme parmi d'autres organites. Ces corps osmiophiles sont formés de deux composants majeurs dont les arrangements sont très variables : un matériel sombre, osmiophile qui peut, ou non, avoir une distribution organisée dans un milieu électroniquement dense et un matériel myélinique. Ils prennent naissance dans les chloroplastes endoplasmiques ou dans leurs membranes.

3.1.3. Le Golgi

L'appareil de Golgi est toujours au voisinage immédiat du noyau. Comme dans le cas des autres algues brunes, il y a une association étroite entre la membrane externe de l'enveloppe nucléaire et la face plastique des dictyosomes. Des structures membraneuses élaborées occupent l'intérieur du réservoir de Golgi. Elles proviennent de l'invagination de la membrane qui délimite les poches du dictyosome. Leur ultime destinée semble être l'espace paramural. Une association étroite est parfois observée entre les corps osmiophiles et les dictyosomes.

3.1.4. Les mitochondries

La morphologie générale des mitochondries est en accord avec les descriptions antérieures relatives aux algues brunes. Des zones de génophores peuvent être observées. Du matériel opaque aux électrons s'accumule dans les espaces délimités par les crêtes. Les mitochondries sont éparpillées dans le cytoplasme, bien que parfois à la périphérie.

3.1.5. Le chloroplaste

Les chloroplastes jeunes ont des pores dans les thylakoïdes et des liaisons inter-thylakoïdes (Oliveira et Bisalputra, 1977 c). Le chloroplaste est contenu dans une enveloppe à double membrane à l'extérieur de laquelle se trouve le chloroplaste endoplasmique. Les lamelles photosynthétiques sont constituées de bandes de trois thylakoïdes étroitement associés. La bande périphérique suit le contour de l'enveloppe et enferme les bandes centrales. Les bandes centrales, soit traversent le chloroplaste sans interruption d'une extrémité à l'autre, soit se terminent près d'une extrémité, soit fusionnent avec une bande adjacente. Des zones à acide désoxyribonucléique sont situées aux extrémités du chloroplaste, entre les bandes centrales et périphériques. Elles constituent le génophore chloroplastique.

3.1.6. Le pyrénioïde

Le pyrénioïde se dresse tel un pédoncule issu de la face interne du chloroplaste, habituellement en position médiane ou submédiane. Sa matrice, légèrement plus dense que le chloroplaste, est formée de matériel compact fibrillo-granuleux d'environ 70 Å de diamètre. En plus de l'enveloppe du chloroplaste et du chloroplaste endoplasmique, un troisième système membranaire, appelé coiffe ou bourse du pyrénioïde, occupe la position la plus externe. Il est limité à la périphérie du pyrénioïde. Des communications directes sont visibles entre la membrane externe du pyrénioïde et les dictyosomes.

3.1.7. La paroi cellulaire et les structures associées

La paroi cellulaire est constituée de microfibrilles disposées en deux zones distinctes. La zone interne est très compacte, les microfibrilles sont grossièrement parallèles. La zone externe est formée de microfibrilles associées en réseau lâche. Du matériel osmiophile est disposé dans l'espace paramural, entre les microfibrilles et à l'extérieur de la paroi.

D'autres types d'inclusions occupent l'espace paramural. Certains tirent leur origine du plasmolème lui-même. Elles peuvent atteindre un haut degré de complexité morphologique. Cependant, l'impression est donnée que certaines membranes paramurales pourraient dériver des dictyosomes. Des plasmodesmes sont observables, uniformément répartis le long des parois transversales qui séparent deux cellules adjacentes.

Les cellules végétatives des sporophytes d'*Ectocarpus* possèdent les caractéristiques ultrastructurelles des algues brunes : association de trois thylakoïdes non cohérents disposés en bandes centrales et périphériques dans le chloroplaste, absence de membrane thylakoïde dans le pyrénioïde et association étroite du système réticulo-endoplasmique avec le chloroplaste. De plus, la présence d'un pyrénioïde proéminent, la position périnucléaire du Golgi et la répartition uniforme du plasmodesme le long des parois transversales sont des traits caractéristiques des algues brunes, considérées comme inférieures de par leur morphologie et leurs cycles ontogéniques.

3.1.8. Structure des gamètes flagellaires

La partie terminale du flagelle frontal des gamètes mâles réalise le contact sexuel initial. Elle est très longue (10 µm). Elle est extrêmement sensible aux perturbations mécaniques. Sa structure fine est identique à celle du flagelle postérieur brillant et mou. Elle est constituée par la continuation de seulement deux microtubules centrales du dard flagellaire, reliées par des ponts et enfermées dans la membrane plasmique. Bien que les deux types de

gamètes soient fonctionnellement différents, aucune différence n'a été observée dans leurs structures fines (Müller et Falk, 1973).

3.1.9. Pression osmotique

Chez les macroalgues marines, la pression hydrostatique interne des cellules est soumise à la salinité du milieu dans lequel elles baignent et à ses fluctuations. Elle peut donc affecter le taux de croissance. La turgescence du thalle d'*Ectocarpus siliculosus* est de 0,58 Osmol kg⁻¹. Elle est plus faible que celle de *Laminaria digitata* (Wright et Reed, 1988).

3.2 – Le vieillissement

La cellule méristématique apicale, ainsi que les cellules jeunes qui en sont issues d'une part, et les cellules nécrosées de la base des filaments d'autre part, sont peu ou pas colorées par le tétr oxyde d'osmium (Oliveira et Bisalputra, 1977 a). Les cellules qui constituent la partie moyenne des filaments sporophytiques sont fortement osmiophiles. Elles se caractérisent par une activité intense des lysosomes (vacuoles) mise en évidence par une réaction phosphatasique acide. Le cytoplasme contient un grand nombre d'inclusions variées en voie de destruction. Le bord du noyau devient irrégulier et les pores sont difficiles à observer. Sur cette base, il est possible d'affirmer que les cellules de cette partie des filaments d'*Ectocarpus* sont en voie de vieillissement. Les nucléoles et la chromatine intranucléaire ne sont plus reconnaissables. La membrane nucléaire dégénère après la formation de vésicules. Les parties en contact avec les dictyosomes persistent plus longtemps.

Le reticulum endoplasmique devient progressivement plus difficile à mettre en évidence. La formation de vésicules et des changements dans les propriétés des membranes, ainsi que dans celles des dictyosomes marquent le début de la désorganisation.

Les mitochondries sont petites et tendent à s'arrondir. Elles ont une matrice dense et des crêtes courtes et peu nombreuses qui se disposent concentriquement.

Les chloroplastes présentent les altérations les plus marquées. Des corps opaques, d'abord petits et disposés au hasard, deviennent progressivement plus grands et plus nombreux. Leur coloration intense par le noir Soudan B indique une nature lipidique. L'apparition d'une grande quantité de lipides est le signe de perturbations dans les voies de transport des électrons et d'un déclin drastique de l'activité des chloroplastes. Beaucoup de ces corps disparaissent, probablement dans le cytoplasme. Simultanément les plastes diminuent de volume en émettant des bourgeons qui s'isolent dans le cytoplasme.

Au début du vieillissement, les pyrénoides sont encore bien visibles, mais la nature fibrillaire de leur matrice n'est plus apparente. Leur désorganisation serait particulièrement rapide. Des structures semblables aux pyrénoides sont détectées dans des vacuoles.

L'engorgement du cytoplasme et les inclusions observées dans les cellules osmiophiles peuvent être reliées à l'activité des lysosomes. L'accumulation de résidus peut entraîner une obstruction temporaire ou permanente des vacuoles qui aboutit à un dysfonctionnement cellulaire. Elle coïncide avec la formation de vésicules dans le reticulum endoplasmique et avec l'apparition d'altérations profondes dans la morphologie du noyau. La rupture des tonoplastes marque le début de la séquence des événements qui conduisent à l'autolyse des cellules âgées.

Les parois des cellules vieillissantes s'épaississent de l'intérieur, probablement du fait de l'activité des dictyosomes.

La dégénérescence des cellules sénescents d'*Ectocarpus* est indiquée par la répartition de l'activité phosphatasique acide dans tout le cytoplasme et non plus dans les lysosomes, comme dans le cas des cellules vieillissantes.

3.3 – L'autolyse

L'autolyse de ces cellules (Oliveira et Bisalputra, 1977 b), situées à la base des filaments sporophytiques, peut être corrélée à leur ultrastructure. Le noyau, le reticulum endoplasmique et les dictyosomes sont complètement désorganisés. Les mitochondries et les plastides ont une morphologie qui indique un haut degré de désorganisation : enveloppes déchirées, membranes disposées concentriquement et absence de matrice.

Au moment de leur lyse, des lambeaux de l'une des membranes subsistent seulement. De grands faisceaux de lamelles sont encore présents. Les étapes finales de la dégénérescence des plastides sont semblables à celles des autres plantes. Les globules plastidiens ont une structure hétérogène. Ils seraient constitués de lipides insolubles qui n'entrent pas dans la composition des membranes. Les plastides sont les derniers organites reconnaissables des cellules lysées.

La dégénérescence de la paroi cellulaire représente la dernière étape de la destruction cellulaire. Elle intervient après que la cellule ait été réduite à une cavité presque entièrement vide. L'activité phosphatasique acide est encore présente, mais elle n'est jamais associée à la paroi cellulaire. Il est possible que la destruction de la paroi cellulaire ne soit pas liée à la phosphatase acide, mais soit le résultat de l'activité de la cellulase ou d'autres enzymes.

4 – CROISSANCE

4.1– Croissance végétative

Edwards (1969) a montré que la croissance d'*E. siliculosus* était saturée à $56 \pm 2,5 \mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$ au Texas. Son taux augmentait, ainsi que celui de la reproduction, avec l'accroissement de la température. La croissance maximale était atteinte à $22,5 \pm 0,5^\circ\text{C}$. La reproduction réduisait la croissance de manière plus importante aux plus hautes températures testées. Les organes pluriloculaires, les seuls présents, se formaient dans toutes les conditions qui permettaient la croissance.

4.2– Croissance saisonnière

A l'île de Man, *Ectocarpus fasciculatus* apparaît en décembre ou en janvier sur les stipes et les lames de *Laminaria digitata*. Il atteint 0,5 mm en février et 2 mm en mars. Sur cet hôte, il peut avoir 15 cm de longueur. Il est commun au printemps, mais devient rare en octobre et en novembre. Les sporocystes uni- et pluriloculaires sont pratiquement formés dès les premiers stades de croissance. Les seconds sont toujours communs, tandis que les premiers ne sont présents que de la mi-avril au milieu de l'été (Russell, 1966).

En ce même lieu, *Ectocarpus siliculosus* atteint son développement maximum en été. De la fin octobre au début de mars, il est principalement représenté par de petits pieds épilithiques ou épiphytes sur *Scytosiphon lomentaria* (Lyngbye) Endlicher dans le haut de la zone eulittorale ou dans le bas de la frange littorale. A la fin mars, les pieds moribonds et

lourdement chargés de diatomées deviennent rares et sont progressivement remplacés par de nouvelles plantes, soit en zones ouvertes, soit dans les amas de rochers du bas du rivage. Le développement débute dans les zones abritées. Les thalles sont des écheveaux mous et désorganisés. Ils atteignent une grande taille et se fragmentent. La segmentation est un mode accessoire de propagation. Leur nombre varie d'une année à l'autre et dépend des conditions hydrodynamiques pour une large part. Par mer forte, une grande proportion s'échoue. Cet *Ectocarpus* persiste jusqu'à la fin septembre, après quoi il disparaît. Les sporocystes uniloculaires semblent être un phénomène de printemps ou de début d'été pour la majorité d'entre eux. Comme la précédente, cette espèce se reproduit principalement au moyen de sporocystes pluriloculaires formés toute l'année (Russell, 1966).

5 - PHOTOSYNTHESE

Chez *Ectocarpus siliculosus*, sous une forte lumière rouge, la production d'oxygène photosynthétique suit un rythme circadien avec un maximum voisin du milieu de la journée. Une lumière bleue en impulsions induit des augmentations rapides et transitoires de la photosynthèse. Elles débutent environ 15 sec après le début de la période bleue et atteignent leur maximum en 3 à 4 min. Ensuite, la diminution est graduelle. Environ 20 min plus tard, un second pic prolongé indique qu'au moins deux réactions se produisent. Deux augmentations temporaires de la production d'oxygène sont mises en évidence. La première, non rythmique, est probablement due à l'accumulation de carbone inorganique à l'intérieur des cellules. La seconde apparaît, soit à la mi-journée, soit après un éclairage en lumière bleue. Schmid et Dring (1992) n'ont pas éclairci leurs origines.

Schmid *et al.* (1992) ont montré que la photosynthèse en lumière saturée et la teneur en carbone inorganique total, jusqu'à 10 mM, suivent une évolution linéaire. Elles ont une constante commune à demi-saturation (3,6 mM à pH 8), aux périodes de faibles et de fortes intensités, de même qu'avant et après les périodes bleues. Une évolution non linéaire se produit aux très faibles concentrations en carbone au moment des maximums (lumières bleue et rouge). Elle indique que le carbone est un facteur limitant spécifique de la photosynthèse aux périodes de maximum du rythme. Une concentration de 20 mM en carbone inorganique diminue la réaction en lumière bleue, sans l'abolir totalement. La cinétique de la stimulation montre que la valeur de la photosynthèse est sous la dépendance de deux composés liés à la lumière bleue avec des temps de réponse différents aux moments de l'induction et de la décroissance.

6 - HABITATS

Ectocarpus fasciculatus peut être récolté dans des habitats divers, abrités ou extrêmement exposés, mais son développement optimum semble être associé aux zones où l'action des vagues est modérée. En Angleterre, il colonise la moitié inférieure de la zone eulittorale et les limites supérieures de la zone infralittorale. Parfois, il recouvre les amas rocheux de la partie supérieure de la zone eulittorale. Il a été dragué à moins 10 m. S'il est parfois épilithique, il est beaucoup plus souvent épiphyte ou épizoïque (Russell, 1966).

Ectocarpus siliculosus a une large gamme d'habitats, bien qu'il soit moins commun dans les endroits exposés et même absent des zones à expositions extrêmes. Le développement optimum semble survenir dans des lieux plus abrités que pour *E. fasciculatus*. *E. siliculosus* est communément épilithique. Il peut aussi être épiphyte ou épizoïque et se développer sur des pièces de bois, ou de cordes, ou sur n'importe quel substrat à peu près stable. Son étagement

vertical est important, de moins 14 m à la partie supérieure de la zone eulittorale, ou à la partie inférieure de la frange littorale (Russell, 1966).

7 - CYCLE DES GENERATIONS (Planche N° 2)

Le cycle des générations d'*Ectocarpus fasciculatus*, prélevé à Roscoff, a été étudié en culture par Müller (1972 a). Un fragment de vingt cellules a été isolé pour réaliser un clone. Le thalle primitivement régénéré était un sporophyte diploïde hétérozygote. Le nombre de ses chromosomes, extrêmement petits et serrés, oscillait entre 46 et 73. Ce thalle d'environ 15 mm de longueur a formé de nombreux sporocystes pluriloculaires dont les spores ont donné des sporophytes. A 20°C, les sporocystes uniloculaires sont peu nombreux parmi les sporocystes pluriloculaires, alors qu'à 13°C ils sont exclusivement rencontrés et en grand nombre.

Les sporocystes uniloculaires mûrs ont été isolés. Leurs spores ont donné naissance à des thalles haploïdes dont le nombre de chromosomes était compris entre 29 et 38. Ces plants étaient des gamétophytes dioïques qui pouvaient atteindre 15 mm de longueur. La descendance de chaque sporocyste uniloculaire était constituée de gamétophytes des deux sexes. Les gamètes mâles et femelles, de même morphologie, étaient formés dans des gamétocystes pluriloculaires dont la morphologie était différente de celle des sporocystes pluriloculaires asexués rencontrés sur les sporophytes diploïdes. Les gamétophytes ne portaient pas de sporocystes uniloculaires, même à 13°C.

La copulation s'effectuait seulement entre gamètes de thalles de sexes opposés. Comme dans le cas d'*E. siliculosus* (Müller, 1967), un gamète femelle immobilisé en un lieu attire de nombreux gamètes mâles qui entrent en contact avec lui par l'extrémité de leur flagelle antérieur. Aussitôt après la fusion d'un gamète mâle avec le gamète femelle, les autres gamètes mâles se dispersent.

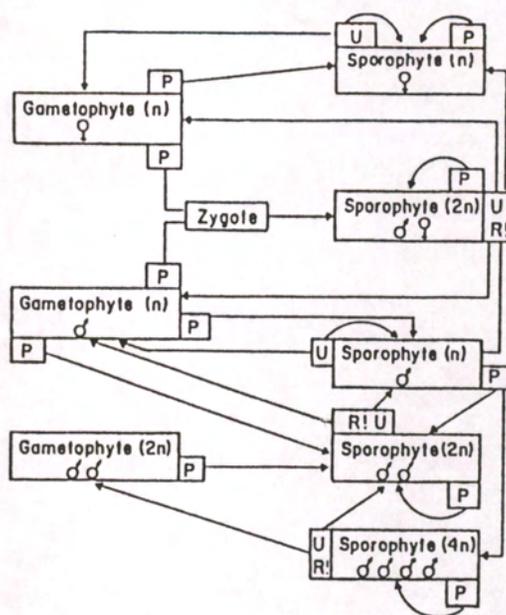
Les zygotes donnent naissance à des sporophytes.

Les gamètes mâles sont capables de se développer sans fécondation. Ils donnent, soit des sporophytes, soit des gamétophytes du même sexe que le thalle dont ils sont issus.

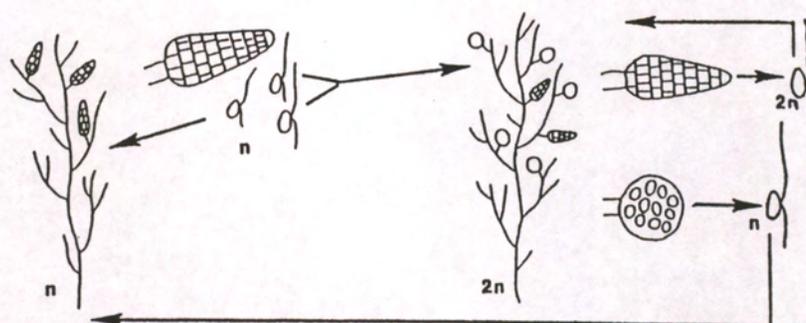
Le sporophyte diploïde d'*E. fasciculatus* ressemblait beaucoup à la variété *refractus*. Cependant les gamétophytes n'avaient pas la morphologie de cette variété; ils se rapprochaient de la description d'*E. draparnaldioides*. En culture, ces gamétophytes restaient beaucoup plus petits (15 mm) que les thalles rencontrés dans les conditions naturelles (200 mm). Ces observations conduisent à penser qu'*E. fasciculatus* var. *refractus* et qu'*E. draparnaldioides* seraient des sporophytes et des gamétophytes d'un même cycle (Müller, 1972 a).

Ectocarpus siliculosus a été plus souvent étudié par le même auteur. La succession des générations a été mise en évidence à Naples (Müller, 1964). Les cellules nageantes des sporocystes pluriloculaires se développent en thalles de 15 mm de hauteur qui possèdent un système rhyzoïdal bien développé d'où un grand nombre de filaments non ramifiés se dressent. A 20°C, ces thalles forment uniquement des sporocystes pluriloculaires dont les cellules nageantes donnent des thalles de même type : 15 mm sans ramification. A 13°C, les thalles de 15 mm forment des sporocystes uniloculaires. Dans le cas présent, les cellules formées ont germé dans le sporocyste qui n'a éclaté que tardivement. L'auteur a prélevé huit filaments de 10 cellules chacun. Quatre sont devenus des thalles de 15 mm qui ont formé des sporocystes uniloculaires à 13°C. Les quatre autres filaments sont devenus des thalles de 20 cm avec un système rhizoïdal peu développé et des filaments ramifiés pseudodichotomiquement, typiques. A 13°C, ils n'ont pas formé de sporocystes uniloculaires. Les cellules nageantes de leurs sporocystes pluriloculaires se sont développées en thalles de petite taille qui ont formé des sporocystes uniloculaires à 13°C.

PLANCHE N° 2



Shéma du cycle des générations d'*Ectocarpus siliculosus*
(d'après Müller, 1967).



Représentation du cycle isomorphe diplohaplobiontique d'*Ectocarpus*
(d'après Fletcher, 1987)

Selon les travaux cités par Müller (1964), la première division qui se produit dans le noyau cellulaire pour la formation du sporocyste uniloculaire est la méiose. Donc le thalle qui porte les sporocystes uniloculaire est diploïde.

Il ressort de ces travaux que les thalles de 20 cm sont des gamétophytes haploïdes. Leurs cellules nageantes sont des gamètes issus de gamétocystes pluriloculaires. Sans fécondation, elles donnent des thalles de 15 mm qui sont des sporophytes diploïdes capables de former des sporocystes uniloculaires, siège de la méiose, à 13°C et des sporocystes pluriloculaires à 20°C.

Chez *E. siliculosus* les gamétophytes haploïdes diffèrent morphologiquement et fonctionnellement des sporophytes diploïdes. Les gamétophytes sont dioïques. Leur sexe est déterminé génétiquement pendant la méiose dans les sporocystes uniloculaires des sporophytes diploïdes hétérozygotes. Les sporophytes peuvent être haploïdes, diploïdes ou tétraploïdes. Ils peuvent tous former des sporocystes uniloculaires. La méiose a lieu dans les sporocystes uniloculaires des sporophytes diploïdes et tétraploïdes. Les sporophytes haploïdes donnent des sporocystes uniloculaires sans réduction chromatique. Des cellules mobiles issues de thalles haploïdes peuvent donner spontanément des sporophytes diploïdes ou tétraploïdes homozygotes. Les gamétophytes et les sporophytes peuvent être formés à partir des cellules nageantes en provenance des sporocystes uniloculaires des sporophytes haploïdes ou diploïdes (hétéroblastie). La méiose qui se produit dans les sporophytes tétraploïdes aboutit à la formation de gamétophytes diploïdes dont les gamètes fusionnent avec des gamètes femelles haploïdes. Par développement parthénogénétique, les gamètes se développent en sporophytes haploïdes. Les sporophytes haploïdes peuvent se multiplier au moyen des cellules issues des sporocystes pluriloculaires. Toutes les phases nucléaires et les formes de croissance observées sont reliées les unes aux autres par la méiose, l'hétéroblastie, la fusion des gamètes et l'augmentation spontanée du nombre des chromosomes dont le nombre haploïde est compris entre 18 et 31 (Müller, 1966).

Trois aspects des problèmes de reproduction des clones originaires de Naples sont discutés par Müller (1972 b). Le nombre haploïde des chromosomes est d'environ 25; le nombre diploïde d'environ 50. Les sporophytes ont un système de rhizoïdes bien développé et une partie végétative de petite taille, constituée de filaments dressés, non ramifiés. Ils produisent des sporocystes uniloculaires et pluriloculaires. Les gamétophytes ont la morphologie caractéristique des *E. siliculosus* : croissance végétative indéfinie accompagnée de ramifications pseudodichotomiques avec formation de gamétocystes uniquement de type pluriloculaire. La copulation des gamètes donne des zygotes qui se développent en sporophytes diploïdes hétérozygotes. La méiose, qui intervient dans les sporocystes uniloculaires de tels sporophytes, aboutit à la formation de cellules qui bourgeonnent en gamétophytes des deux sexes.

Contrairement à ce que Baker et Evans (1971) ont pu avancer, il n'y a pas de stade morphologique semblable à *Myrionema corunnae* Sauv. dans le cycle des générations d'*Ectocarpus fasciculatus* (Müller, 1972 a).

En plus de ces voies normales, Müller (1972 b) met en évidence plusieurs voies additionnelles :

- les sporophytes diploïdes se multiplient par les spores de leurs sporocystes pluriloculaires;

- les cellules issues de la méiose qui a lieu dans les sporocystes uniloculaires des sporophytes diploïdes donnent naissance aussi bien à des gamétophytes haploïdes qu'à des sporophytes haploïdes. Ce phénomène est appelé l'hétéroblastie. Le sexe des sporophytes haploïdes, bien que déterminé, ne se manifeste pas;

– les sporophytes haploïdes peuvent se multiplier au moyen des spores de leurs sporocystes pluriloculaires, mais leur descendance renferme constamment un petit pourcentage de sporophytes diploïdes;

– la méiose ne se produit pas dans les sporocystes uniloculaires des sporophytes haploïdes, mais la descendance présente le phénomène de l'hétéroblastie;

– le développement parthénogénétique des gamètes haploïdes donne exclusivement des sporophytes, majoritairement haploïdes, mais occasionnellement diploïdes;

– parfois les cellules des sporocystes pluriloculaires des sporophytes haploïdes se développent en sporophytes tétraploïdes. Ils peuvent se multiplier grâce à leurs sporocystes pluriloculaires. Les cellules issues de la méiose dans les sporocystes uniloculaires donnent des sporophytes diploïdes et des gamétophytes diploïdes;

– selon leur origine, les sporophytes diploïdes et tétraploïdes peuvent être, soit homozygotes, soit hétérozygotes.

La descendance des sporophytes diploïdes hétérozygotes est constituée par des gamétophytes mâles et femelles, dans un rapport voisin de un, et par des sporophytes dont le sexe n'a pas pu être identifié, tous issus de sporocystes uniloculaires dans lesquels la méiose a eu lieu.

Les sporophytes diploïdes, originaires de la duplication spontanée du nombre des chromosomes, ont une descendance gamétophytique formée d'un seul sexe. Ils sont donc homozygotes.

Des gamétophytes diploïdes homozygotes apparaissent spontanément dans les cultures. Müller (1972 b) a essayé d'obtenir un gamétophyte diploïde hétérozygote. Pour ce faire il a d'abord créé un sporophyte tétraploïde hétérozygote par accouplement de gamètes diploïdes mâles et femelles. Dans ce sporophyte, la méiose a donné naissance à des gamétophytes diploïdes dont les gamètes diploïdes avaient exclusivement un comportement mâle. L'analyse génétique de tels gamétophytes a révélé qu'ils possédaient les facteurs sexuels mâles et femelles. Le facteur mâle domine donc le facteur femelle. Ceci a été vérifié à l'aide de gamétophytes à nombre impair de chromosomes provenant de la méiose dans les sporocystes uniloculaires de sporophytes triploïdes (Müller, 1975 b).

La fusion sexuelle ne se réalise pas entre zoïdes des sporocystes uniloculaires chez *Ectocarpus siliculosus*. Ces uni-cellules ne réagissent pas avec des gamètes authentiques. Les agrégats de deux cellules, fréquemment rencontrés dans les cultures, résultent de la séparation incomplète des cellules pendant la sporogénèse dans tous les types de sporocystes uniloculaires. Ces véritables jumelles sont aussi visibles à partir des sporocystes pluriloculaires. Elles sont aisément reconnaissables par leurs mouvements de culbute parmi des milliers de spores normales isolées. Les études menées à l'aide de cultures ont montré qu'il n'y avait pas de fusion des noyaux mâles et des noyaux femelles dans de tels agrégats. Ce sont des spores et non des gamètes (Müller, 1975 a).

Les sporocystes uniloculaires appartiennent à plusieurs types :

1 – les sporocystes avec méiose

1 . 1 – sur les sporophytes diploïdes hétérozygotes

1 . 2 – sur les sporophytes diploïdes homozygotes

2 – les sporocystes sans méiose

2 . 1 – sur les sporophytes haploïdes génétiquement mâles

2 . 2 – sur les sporophytes haploïdes génétiquement femelles.

En 1973, Russell a publié un synopsis sur les Phéophycées.

En 1977, la reproduction sexuée d'*Ectocarpus siliculosus* de Grande Bretagne n'avait pas encore été mise en évidence, alors qu'elle avait été démontrée dans de nombreuses autres aires géographiques dispersées et parfois depuis plus de soixante ans.

Parmi un échantillon d'une vingtaine de thalles, Müller (1977) a détecté un gamétophyte mâle et un gamétophyte femelle. Cet auteur a cloné de petits fragments de 1 à 2 cm de longueur en milieu stérile, à 20°C, sous $27 \mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$ pendant 14 h par jour. Pour obtenir des informations sur leur nature sexuelle possible, leurs zoïdes issus de cystes pluriloculaires ont été mis en présence de vrais gamètes mâles et femelles connus, originaires de Naples. De telles préparations contiennent habituellement plusieurs milliers de cellules mobiles qui chutent isolément en quelques heures si aucune interaction sexuelle n'est intervenue. Dans le cas où des gamètes des deux sexes sont en présence, des dizaines et des centaines de zygotes peuvent être facilement identifiés parmi les cellules décantées et les fusions véritablement observées. Deux isolats seulement ont donné des gamètes qui ont réagi avec ceux connus pour former des zygotes. Mis ensemble, ils ont provoqué de nombreuses fusions sexuelles aboutissant à des zygotes. Des clones issus de ces gamétophytes ont aussi produit des gamètes.

Ces observations démontrent clairement la présence de gamétophytes d'*E. siliculosus* sur la côte de l'île de Man, si longtemps ignorés. Ils possèdent des gamétocystes pluriloculaires et un système sexuel dioïque, avec une détermination stable du sexe, probablement génotypique.

La fécondation se produit de la manière caractéristique décrite pour *E. fasciculatus*. Les gamètes anglais ont une particularité morphologique : dans une proportion considérable, ils possèdent deux, ou plus, taches oculaires sur leur plaste unique. Ils mesurent de 4 à 5 μm , alors que les spores atteignent 7 à 10 μm de diamètre. Ces deux catégories de cellules reproductrices sont émises par des cystes pluriloculaires.

Autour de l'île de Man, la présence des gamétophytes est très limitée. Ceci explique qu'ils n'aient pas été trouvés auparavant malgré des recherches intenses. Dans le cas présent, Müller (1977) a réalisé 171 combinaisons avec une vingtaine de thalles pour détecter une seule interaction positive. L'utilisation de gamètes standards d'une autre localité, possédant un potentiel sexuel connu, a accru considérablement les chances de trouver des gamétophytes. Cette rareté contraste violemment avec la situation en Méditerranée où, sur 181 thalles récoltés au hasard, 176 sont des gamétophytes et 5 sont asexués.

En 1976, Wynne et Loiseaux avaient publié un synopsis relatif aux cycles des Phéophycées. Ils rappelaient qu'*Ectocarpus fasciculatus* var. *refractus* et qu'*E. draparnaldioides* sont respectivement le sporophyte et le gamétophyte de la même algue ectocarpoïde. De même pour l'espèce *E. siliculosus*, les deux phases du cycle sont morphologiquement distinctes.

8 - REPRODUCTION SEXUEE

La méiose qui se produit dans les sporocystes uniloculaires des sporophytes diploïdes et tétraploïdes, homozygotes et hétérozygotes permet la recombinaison génétique et crée de nouveaux génotypes. L'accroissement en variabilité qui en résulte est le principal avantage de la reproduction sexuée. Il augmente les chances de produire des individus hautement adaptés qui possèdent de grandes probabilités de survie (Clayton, 1982).

9 - SPORULATION

Sur la côte Est de l'Inde, *Ectocarpus mitchellae* (Harv.) Hamel est une algue saisonnière, macroscopiquement visible entre les mois de novembre et de mai sur la frange infralittorale soumise à la marée. L'émission des spores est maximale au cours de la journée,

entre 10:00 et 14:00 h. Au laboratoire, les conditions optimales sont constituées par une salinité située entre 30 et 40 ppt, la submersion des frondes et une luminosité comprise entre 31 et 50 $\mu\text{M m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. (Rao et Rangaiah, 1991). La sporulation est la plus importante au cours du mois de janvier qui est celui au cours duquel Rao (1991) a enregistré le maximum de croissance après un suivi de 20 mois.

10 - INTERFERTILITE (Annexe N° 1)

La fertilisation croisée parfaite entre thalles de l'île de Man et de Naples est un fait intéressant. Toutes les souches européennes sont interfertiles avec celles de la Méditerranée (Müller, 1977).

La notion d'interfertilité entre les souches d'*E. siliculosus* de Méditerranée, du Nord de l'Atlantique et d'Australie a été abordée en 1979 par Müller. Celles du Groenland, du Newfoundland, de Californie et d'Helgoland se multiplient uniquement au moyen des spores des sporocystes pluriloculaires; bien que disponibles, elles n'ont pas été utilisées ici. Des gamétophytes mâles et femelles, sexuellement mûrs, récoltés en Méditerranée, dans la Manche, en mers d'Irlande et de Norvège, le long des côtes Nord-Ouest de l'océan Atlantique, dans le golfe du Mexique et de l'océan Indien (Victoria) ont été mis en présence. La libération des spores s'obtient très facilement. Il suffit de placer pendant plusieurs heures ou une nuit les cystes mûrs à l'obscurité à 10°C, puis de les ramener à la lumière à 20°C. Les résultats obtenus sont présentés en Annexe N° 1.

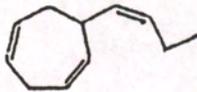
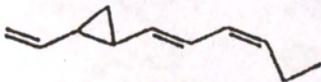
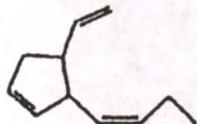
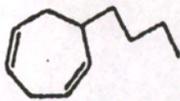
Dans certains cas, la plasmogamie n'a pas été possible. Les souches concernées, principalement en provenance du Texas, seraient en voie d'isolement. Elles commenceraient à modifier le processus moléculaire impliqué dans la reproduction sexuée, probablement la structure membranaire du gamète femelle. Ces expériences de fusion gamétaire ne signifient pas que les sporophytes obtenus soient viables et fertiles. Les croisements opérés permettent seulement d'affirmer que les *Ectocarpus siliculosus* sont étroitement apparentés quelque soit leur habitat (Müller, 1979).

Une expérience du même type a été tentée entre des souches de Naples et du Sud du Chili (Müller, 1988). Si elles présentent des caractères morphologiques différents, les détails de leur développement et de leur reproduction sexuée sont très semblables. Leurs gamètes sont compatibles. Des zygotes hybrides sont formés. Ils se développent en sporophytes qui peuvent se reproduire par mitospores. Par contre, les sporocystes uniloculaires avortent et les méiospores ne sont pas formées. Ceci indique une stérilité ségrégative due à un mauvais appariement des chromosomes pendant la méiose. Bien que le concept biologique de l'espèce au sens strict ne s'applique pas et qu'une variabilité morphologique appréciable existe, les populations locales sont considérées comme des représentants de la même espèce.

11 - PHEROMONES (Planche N° 3)

Plusieurs Phéophycées marines présentent une réaction chimiotactique comme première démarche avant l'union des gamètes. Les gamètes femelles sécrètent un composé volatil qui induit des réponses chimiocinétiques et chimiotactiques de la part des gamètes mâles. La molécule attractive des *Ectocarpus*, appelée sirénine, est une oléfine alicyclique dont toutes les doubles liaisons sont en position *cis* : 1-(cyanoheptadiène-2',5'-yl)-butène-1. Son odeur est agréable et douce. Son poids moléculaire est de 148. Elle est constituée d'un anneau à 7 atomes de carbone portant une chaîne latérale à 4 carbones. L'anneau a deux doubles liaisons

PLANCHE N° 3

Ectocarpene	
Hormosirene	
Multifidene	
Dlctyotene	

Noms d'usage et structures chimiques des phéromones d'*Ectocarpus*
(d'après Müller et Schmid, 1988).

séparées; une troisième est située sur la chaîne latérale. Elle est la première substance sexuelle identifiée chez les algues (Müller, 1968; Müller *et al.*, 1971).

Le seuil de sensibilité des androgamètes d'*E. siliculosus* est de $0,89 \text{ nM l}^{-1}$ (Boland *et al.*, 1983).

La sirénine, ou ectocarpène, (2-cycloheptadiène), est le composant majeur des phéromones sécrétées par les gamètes femelles vivants et dont le multifidène (cyclopentane), le dictyotène (2-cycloheptadiène) et l'hormosirène (cyclopropane) sont les constituants mineurs. Le bouquet qu'ils constituent est identique dans quatre clones d'origines géographiques différentes. Après la perte de leurs flagelles, et donc leur immobilisation, les gamètes femelles continuent à sécréter des phéromones et à attirer les gamètes mâles pendant 7 heures après leur émission avec un taux de sécrétion de $1.10^5 \text{ M s}^{-1} \text{ cellule}^{-1}$ (Müller et Schmid, 1988).

12 - COMPORTEMENT DES GAMETES

12.1 - Stimulation physique

Kawai *et al.* (1990) ont remarqué que les gamètes mâles d'*Ectocarpus siliculosus* présentaient un phototactisme principalement positif entre 370 et 520 nm. Sous un éclairage unilatéral discontinu de plus de 4 éclats s^{-1} , le phototactisme est net. Cependant la réponse est troublée à des fréquences inférieures. La rotation des gamètes joue un rôle essentiel dans le mécanisme de photoréception. Sous des intensités lumineuses égales, faisant entre elles un angle de 90° , la plupart des gamètes nage dans la direction de la résultante des deux faisceaux lumineux. Cette réponse est troublée quand l'angle formé par les deux faisceaux atteint 120° . D'autre part, la protubérance flagellaire, formée de matériel dense (stigma), s'ajuste avec précision dans une dépression concave du chloroplaste dans la région centrale du stigma qui reflète la lumière bleue. Selon ces auteurs, la lumière réfléchie est focalisée dans le stigma. Ceci a été vérifié sur des coupes effectuées par Kreimer *et al.* (1991).

En 1992, Kawai a mis en évidence une substance autofluorescente verte, du groupe des flavines, dans l'un des flagelles des gamètes des Phaeophyceae, des Chrysophyceae, des Synurophyceae, des Xanthophyceae et des Prymnesiophyceae.

Chez les Phaeophyceae, elle se développe dans le flagelle postérieur en fonction de sa longueur. L'auteur considère qu'elle est impliquée dans la photoréception, liée à la phototaxie. Ce phénomène se produit presque toujours avec les cellules nageantes photosensibles munies d'un flagelle enflé avec un stigma qui focalise la lumière vers le gros flagelle.

L'étude spectrale montre deux pics majeurs à 420-430 et à 450-460 nm. Les réponses sont photophyles chez les *Ectocarpus*.

12.2 - Stimulation chimique

Dans un milieu dépourvu d'attractif sexuel, les gamètes mâles d'*E. siliculosus* se déplacent à grande vitesse et en ligne droite. Au contact de surfaces planes, ils présentent un important thigmotactisme, leur vitesse est réduite et ils effectuent des boucles. La réaction à l'ectocarpène est appelée chimioclinocinèse. Une réaction mutuelle lie la concentration en ectocarpène et le diamètre des cercles effectués par le gamète mâle. Elle permet de localiser la source et de s'en rapprocher (Müller, 1978).

Sous l'effet de l'ectocarpène, les gamètes mâles hétérokontés modifient leur locomotion, sans changer le mode d'action des flagelles. Le flagelle frontal émet des ondes dans un plan incliné. La nage en ligne droite, ou légèrement incurvée, est possible par relevage des courbures du flagelle frontal pour compenser l'insertion asymétrique des deux flagelles. Les virages serrés sont reliés à l'accentuation vers le bas des courbures du flagelle frontal. La nage libre se fait par des mouvements elliptiques ou circulaires. Ceci suggère une relation entre le thigmotropisme et le mode d'action du flagelle frontal. Le flagelle postérieur rigide émet des battements rapides de côté quand le gamète effectue des courbes serrées. Il semble avoir une fonction de gouvernail (Geller et Müller, 1981).

13 - ECOLOGIE

13.1- La température

Des variations écoclines ont été mises en évidence chez les *E. siliculosus* quant à leurs températures optimales de croissance et de survie (Bolton, 1983). L'auteur a utilisé des souches nord-américaines qui subissent des températures égales ou inférieures à 0°C tout au long de l'année ou qui connaissent des températures comprises entre 10 et 30°C, ainsi que des hybrides obtenus par Müller (1979) et leurs parents. Il s'agissait de sporophytes diploïdes provenant d'un gamétophyte mâle et d'un gamétophyte femelle, ainsi que de sporophytes diploïdes hybrides. Après avoir été maintenus en culture à 20°C pendant de nombreuses années, les souches américaines ont montré des différences dans les températures qu'elles pouvaient tolérer et qui peuvent être reliées, d'une certaine manière, aux écarts existants dans les régimes de températures aux lieux de prélèvements. Les températures optimales de croissance et de survie sont plus élevées pour les souches provenant de localités où la température ambiante de l'eau est plus élevée. Cependant, leurs températures optimales de croissance ne sont pas toujours directement reliées aux conditions de température du lieu de prélèvement. Cet écart peut être la conséquence d'une adaptation non génétique à 20°C. Il est vraisemblable que les optimums rapportés sont déterminés génétiquement. La réussite d'*Ectocarpus* dans les eaux froides est due à une croissance suffisamment rapide pour entrer favorablement en compétition avec les autres algues à des températures sub-optimales; il en va de même dans les eaux chaudes qui peuvent atteindre 30°C. Dans les eaux dont la température est comprise entre 0 et 20°C, *E. siliculosus* présente des sporocystes en toutes saisons. Si la température de l'eau de mer peut atteindre 30°C, il ne se rencontre qu'entre novembre et avril, quand la température est à 20-22°C ou en-dessous. Il survivrait à l'état microscopique pendant la saison chaude.

Les conditions expérimentales s'écartent nettement des conditions naturelles et les résultats sont obtenus sur du matériel en croissance rapide. Ces populations ne sont pas différentes les unes des autres et ne peuvent pas être considérées comme des "écotypes" sur la base des caractéristiques retenues. Les écarts présentés sont plutôt de nature écoclinale.

Si les relations génétiques entre les populations d'*E. siliculosus* sont complexes (Müller, 1979), leurs températures optimales de survie ne sont pas de nature génétique, mais simplement reliées aux régimes des températures des lieux de prélèvement.

Quant aux hybrides, leurs températures supra-optimales sont intermédiaires entre celles de leurs parents, tandis qu'aux températures sub-optimales elles poussent moins bien que leurs antécédents.

Pour Bolton (1983), le croisement de deux entités génétiques pourrait donner de grandes variations. Après une longue période de maintien à 20°C, elles pourraient mener à un abaissement de tolérance vis-à-vis des températures sub-optimales.

Ectocarpus siliculosus est quand même doué d'une grande faculté d'adaptation génotypique et phénotypique aux influences de l'environnement, ce qui expliquerait sa très grande dissémination géographique.

La nature eurythermique ou sténothermique d'une espèce ne peut pas être affirmée par l'étude d'une souche isolée, mais seulement après un travail expérimental sur la tolérance potentielle de plantes d'origines variées.

13.2- La salinité

Des souches euryhalines d'*E. siliculosus* ont été mises en évidence par Russell et Bolton (1975). Trois souches prélevées dans des eaux de salinité 34‰, 27-30‰ et 25-28‰ ont été maintenues dans le milieu de von Stosch (1964), à 10°C, sous un éclairage continu de 23 $\mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$ pendant quatre ans. Pour l'étude, une gamme de salinités a été montée, l'éclairage a été porté à 68 $\mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$ et la récolte effectuée après 35 j. Les croissances optimales ont été obtenues à 22 et à 34‰. Aucune souche n'a résisté à l'eau désionisée. Les volumes de filaments obtenus ont été différents à 6 et à 11‰. Les souches originaires d'une eau à 34‰ présentaient une mauvaise croissance à 6‰, tandis que celles d'une eau à 25-28‰ avaient une augmentation de 500%. Avec une salinité de 11‰, les performances des souches originaires de salinités à 25-28 et 27-30‰ étaient supérieures à celles des souches issues d'eaux à 34‰. Donc, en dépit d'une acclimatation à une salinité de 34‰ pendant plusieurs années, les trois souches ont été capables de cultiver sous des salinités fortement réduites, avec des réponses différentes qui peuvent être reliées aux régimes de salinité des habitats d'origine. Ces observations concordent avec la détermination génétique de l'euryhalinité et indiquent les possibilités d'évolution des algues.

Après avoir maintenu pendant plusieurs années des souches d'*E. siliculosus* d'horizons géographiques différents (Océan Atlantique, Océan Pacifique, Mer Baltique, Mer Méditerranée) dans des conditions salines identiques, Thomas et Kirst (1990 et 1991) notent des différences dans la vitalité cellulaire, la photosynthèse et la respiration lorsqu'elles sont soumises à des concentrations de plus en plus fortes, comprises entre 8 et 64 ppt, d'ions inorganiques (K^+ , Na^+ , Mg^{++} , Cl^- , SO_4^{--}) et organique (mannitol).

Pour une origine déterminée, les gamétophytes haploïdes et les sporophytes diploïdes ne réagissent pas de la même manière, alors que les pieds diploïdes, triploïdes et tétraploïdes donnent des réactions semblables. Dans le cas d'origines différentes, les populations présentent des réactions dissemblables qui indiquent une différenciation en fonction de l'habitat d'origine, pour ce qui concerne la tolérance osmotique chez cette espèce.

13.3- Le cuivre

Dans le milieu de von Stosch, Russell et Morris (1970) ont étudié la tolérance au cuivre de souches d'*E. siliculosus* en mesurant chaque semaine pendant cinq semaines les volumes de filaments obtenus à 10-15°C, sous 61 $\mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$ et des concentrations comprises entre 0 et 10 mg Cu l⁻¹. Les échantillons prélevés sur les coques de bateaux sont dix fois plus tolérants que ceux des rochers. Les concentrations toxiques critiques, c'est à dire ne permettant ni l'augmentation, ni la diminution du volume de l'inoculum, sont de 0,05 mg Cu l⁻¹ sur les rochers et de 0,50 mg Cu l⁻¹ sur les carènes.

Pour savoir si les deux espèces d'*Ectocarpus* possèdent les mêmes réactions au cuivre, une souche d'*E. siliculosus* et une souche d'*E. fasciculatus*, qui occupent le même habitat littoral et sont soumises aux mêmes conditions environnementales, ont été cultivées en milieu de von Stosch, sans EDTA, additionné de chlorure cuivreux, à 11±1°C et sous un

éclairage continu de $61 \mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Morris et Russell, 1974). Les volumes de filaments étaient mesurés après 14 et 35 j. L'expérience a montré que les deux espèces avaient des réponses totalement différentes. *E. fasciculatus* n'a pas développé le même degré de tolérance qu'*E. siliculosus*. Ceci peut provenir du fait qu'*E. fasciculatus* est principalement épiphyte sur les algues macrophytes et a moins de contact avec les roches riches en cuivre du lieu de prélèvement. Cette espèce est le plus souvent immergée dans une eau de mer relativement exempte de cuivre. Elle est moins soumise aux influences terrestres qu'*E. siliculosus*. *E. fasciculatus* serait une espèce susceptible d'une moins grande variabilité, incapable de se développer aussi vigoureusement qu'*E. siliculosus*.

La capacité d'adaptation au cuivre est déterminée génétiquement (Russell et Morris, 1972). *E. siliculosus* est la seule des deux espèces à être présente sur les coques des navires comme agent des salissures.

14 - SYMBIOSE

De même que des Cyanophycées et des Rhodophycées encroutantes, *E. fasciculatus* est capable de vivre en association lichénoïde avec le champignon *Pharcidia laminaricola* Kohlm., en Norvège, sur des stipes de *Laminaria digitata*. La contribution de Kohlmeyer (1973) constitue la première mention d'un cas de Phéophycée lichéniforme.

15 - EPIPHYTIE

D'après Tokida (1960) et Gayral et Cosson (1973), les *Ectocarpus* spp. sont les épiphytes les plus fréquents de *Laminaria digitata*. En ne considérant que les genres, le rapport des algues rouges sur les algues brunes est approximativement de 4 à 1 sur le stipe et les crampons et de 0,5 à 1 sur les lames. Les algues brunes épiphytes des lames appartiennent principalement à l'ordre des Ectocarpales; sur le stipe, à l'ordre des Sphacélariales.

En Grande Bretagne (Russell, 1966), les hôtes habituels d'*E. fasciculatus* sont *Laminaria digitata* et *Himantalia elongata* (L.) S.F. Gray qui se développent aux expositions modérées de l'horizon inférieur du rivage. D'autres plantes et animaux peuvent le supporter : *Corallina officinalis* L. et *Rhodomenia palmata* (L.) J. Agardh (Rhodophycées), *Chordaria flagelliformis* C. Agardh, *Asperococcus fistulosus* Hooker, *Scytosiphon lomentaria*, *Chorda filum*, *Laminaria hyperborea* (Gunner) Foslie, *Saccorhiza polyschides* (Lightfoot) Batters, *Alaria esculenta* (L.) Greville, *Fucus ceranoides* var. *distichus* Lightfoot et *F. vesiculosus* L. (Phéophycées), *Zostera marina* (L.) var. *angustifolia* Rchb. (Phanérogame marine), *Patella vulgata* L. et *Gibbula cineraria* L. (Mollusques). Tandis que pour *E. siliculosus*, le même auteur cite dans le même travail : *Corallina officinalis*, *Lithothamnium* spp. (Rhodophycées), *Stictyosiphon soriferus* (Reinke) Rosenv., *Asperococcus fistulosus*, *Dictyosiphon foeniculaceus* (Huds.) Grev., *Scytosiphon lomentaria*, *Chorda filum*, *Saccorhiza polyschides* (Phéophycées), *Cladophora rupestris* (L.) Kützting (Chlorophycées), *Patella vulgata* (Mollusque), *Homarus vulgaris* H. Milne Edwards et *Macropodia longirostris* Fabricius (Crustacés); les plus communs étant : *C. filum*, *A. fistulosus* et *S. lomentaria*.

L'algue qui épiphyte une lame reçoit plus de lumière que si elle se développait sous le dais formé par les hôtes. Les mouvements effectués dans l'eau permettent l'accès à une plus grande quantité de nutriments que dans les conditions relativement statiques du pied. De tels facteurs sont de nature à permettre une croissance et une maturation rapides (Russell, 1983).

Cet auteur a étudié les motifs et les moyens de la réussite de l'épiphytie. Sur des frondes apparemment non épiphytées, il prélève des disques entre le méristème et la partie

distale, en avril. Après l'élimination des bactéries et des Dinoflagellés à l'aide d'une solution iodée, ils sont cultivés pendant un mois dans le milieu de von Stosch modifié (1983), à 10°C, sous $60 \mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$, pendant 8 h par jour. L'examen des faces éclairées montre, à un faible grossissement sous la loupe binoculaire, que les épiphytes ont un caractère presque entièrement ectocarpoïde. Ils sont les seuls dénombrés. Ils émergent du tissu sous jacent ou adhèrent à la surface extérieure (Russell, 1983). Les filaments deviennent fertiles et leur descendance est présente à des stades divers. L'épiphyte la plus abondante est *E. fasciculatus*. L'autre espèce ectocarpoïde est *Laminariocolax tomentosoides* (Farlow) Kylin. Les disques étaient donc contaminés avant leur mise en culture, ce qui signifie que le traitement à l'iode n'est efficace qu'en surface et que les épiphytes étaient sous la couche des cellules externes. Les parties proximales, proches du méristème, sont moins épiphytées que les parties distales près de s'éroder chez les *L. digitata* des zones abritées où 74 % des disques sont épiphytés. Dans les zones exposées, 64% des disques sont épiphytés et le schéma de contamination est grossièrement le même. D'une manière générale, quelle que soit la zone de provenance, il n'y a pas de différence réelle entre les échantillons, soit quant à leur densité, soit quant à leur répartition. Les algues ectocarpoïdes sont les principaux représentants de la flore épiphyte des lames de *L. digitata*. La colonisation est un processus continu qui débute près du méristème. La phase initiale de l'épiphytie est invisible à l'oeil nu au moment du prélèvement. L'élément principal de cette flore épiphyte, *Ectocarpus fasciculatus*, atteint le stade de maturité avant que son substrat soit éliminé. Néanmoins, il doit avoir des difficultés à maintenir des générations successives sur, ou dans, les tissus de la plante-hôte au cours de sa vie sporophytique.

Le succès particulier rencontré par *E. fasciculatus* revêt une importance théorique et pratique. Etant donné la nature variée de ses supports, vivants ou non, il n'a aucun besoin spécifique des tissus de *L. digitata*. Il ne semble pas avoir de préférence particulière pour une zone de la lame, contrairement aux bryozoaires et aux larves de serpules, ni être sensible à sa production d'antibiotiques; par contre, toute forme de reconnaissance chimique de sa part ne peut pas être écartée. Son succès peut être partiellement attribué à son microthalle. La possibilité, particulière à cette phase, de se reproduire très rapidement doit augmenter la probabilité de sa résurgence qui maintient une présence sur la lame-hôte pendant sa phase de croissance rapide. Le macrothalle d'*E. fasciculatus* a été signalé en hiver sur les lames de *L. digitata* quand le taux de croissance de la lame est relativement lent (Russell, 1966). Les relations entre ces deux formes de thalle demeurent obscures, d'ordre génétique ou environnemental. L'association présente ne semble ni fortuite, ni obligée. Elle est la conséquence de la rencontre, dans un environnement propice, d'un substrat convenable et d'un épiphyte doué d'une croissance et d'une reproduction qui assurent sa survie sur la lame-hôte.

16 - LUTTE BIOLOGIQUE CONTRE L'EPIPHYTIE

Au Canada, les cultures de *Chondrus crispus* Stackhouse sont, en particulier, épiphytées par des *Ectocarpus*. Shacklock et Doyle (1983) nous ont informés que cette espèce compétitive pouvait être éliminée par deux crustacés, *Gammarus lawrencianus* Bousfield et *Idotea baltica* Pallas. Le premier cité est plus intéressant que le second qui consomme l'algue en culture quand l'épiphyte a disparu.

En France, le même problème se pose (Pérez, com. pers.). De petits herbivores, tels que le mollusque *Patina pellucida* doivent jouer le même rôle.

17 - BIOCHIMIE

En vue de connaître la composition chimique des Ectocarpales, Fujikawa et Nakashima (1978) ont procédé à l'extraction des hydrates de carbone d'*Ectocarpus* sp. Les extraits éthanoliques, aqueux et carbonatés ont montré la présence de mannitol, de fucoïdine et d'algine. Les hydrolysats des résidus ont mis en évidence, par chromatographie en phase gazeuse, du fucose, du xylose, du galactose et du glucose. Ces hydrates de carbone sont, en principe, les mêmes que ceux des Hétérogénérées et des Cyclosporées (Phéophycées).

18 - MICROFLORE

Selon Kong et Chan (1979), la microflore associée aux *Ectocarpus siliculosus* de Hong Kong est composée de *Pseudomonas*, *Alteromonas*, *Xanthomonas*, *Achromobacter*, *Flavobacterium* et *Micrococcus*, apparemment non pathogènes. Les espèces marines sont constituées par : *Pseudomonas* sp., *Alteromonas vaga* Baumann et al., *Xanthomonas* sp., *Achromobacter* sp., *A. xerosis* et *Flavobacterium* sp. De nombreuses autres souches non marines sont aussi isolées; la zone étudiée est soumise à des apports d'eaux douces. Les *Aeromonas*, bactéries très communes des eaux marines, ne sont pas isolées. La microflore associée aux algues de la zone de balancement des marées est différente de celle de l'eau du large. Toutes ces bactéries trouvent une source nutritive et un habitat dans le mucilage algal où les souches pigmentées en jaune et en orangé dominant. Une flore bactérienne épiphyte se constitue de manière spécifique : les souches qui produisent de l'alginate sont isolées des algues brunes. Ceci permet de supposer que l'alginate est l'élément nutritif le plus rapidement disponible sur l'hôte et explique, au moins en partie, les associations rencontrées. Les bioéléments synthétisés par les algues marines agiraient de manière sélective sur la microflore présente.

19 - VIROPATHIE

En Nouvelle Zélande, des souches d'*Ectocarpus siliculosus* sont infestées par un virus (Müller, 1991). Il contamine les cellules nageantes. Son génome est transmis par mitose à toutes les cellules de la plante en croissance. Les particules virales se multiplient dans des sporocystes et des gamétocystes anormaux. Il arrive que des gamétophytes infestés donnent des gamètes fonctionnels, bien qu'ils contiennent le génome viral. La fusion sexuelle d'un gamète femelle sain et d'un gamète mâle infesté conduit à la formation d'un sporophyte qui présente des symptômes de viropathie. La méiose semble normale chez un tel sporophyte. Les méiospores formées donnent des gamétophytes mâles et femelles, sains et infestés en quantités approximativement égales.

Au laboratoire, la libération des particules virales est stimulée par le renouvellement du milieu de culture et par une augmentation de la température. Mueller (1991) pense que la marée montante agirait comme un facteur favorisant l'émission des agents contaminants.

20 - CULTURES (Annexe N° 2)

Certains des auteurs cités ont utilisé des milieux divers pour étudier les *Ectocarpus* en cultures.

N'ayant pas pu venir à bout de la déhiscence des sporocystes uniloculaires d'*E. fasciculatus*, Russell (1966) a utilisé le milieu Erd-Schreiber (McLachlan, 1975) pour obtenir le développement de thalles à partir de spores des sporocystes pluriloculaires. Les récipients ensemencés étaient placés dans des chambres à environ 10°C, soumises à des périodes d'éclairement correspondant à un jour normal avec addition de lumière fluorescente continue.

Dans ces conditions expérimentales, après 10 j, les rhizoïdes étaient bien développés et supportaient habituellement un ou deux filaments dressés et courts. A un stade plus avancé, le système prostré était constitué par des filaments rhizoïdaux, radiants et ramifiés, dont la croissance était évidemment terminale. Les filaments dressés étaient, soit produits en très grands nombres, soit partiellement remplacés par des sporocystes pluriloculaires. La fécondité variait énormément d'un thalle à l'autre. Ce stade correspond à la phase stréblonémoïde décrite antérieurement. Parfois, des filaments dressés d'un diamètre plus important étaient émis. Ils renfermaient les chromatophores en ruban habituels, présentaient une croissance intercalaire et produisaient des rameaux latéraux qui devenaient fertiles au cours du temps. Ils semblaient dominer le système prostré dont la croissance et la fertilité paraissaient moins évidentes. Les sporocystes pluriloculaires, issus des rhizoïdes ou des jeunes filaments dressés, avaient tendance à se ramifier; bien qu'habituellement bifides, ils pouvaient être trifides ou même tétrafides. La disposition en faisceaux et la courbure des ramifications pouvaient se réaliser.

Dans les mêmes conditions, Russell (1966) a cultivé des *E. siliculosus*. La vitesse et le mode de croissance étaient, au moins au début, très semblables à ceux d'*E. fasciculatus*. Le système prostré était constitué de filaments radiants à croissance terminale. Leurs cellules, d'abord cylindriques, devenaient irrégulières ou prenaient plus ou moins la forme de tonneaux. Ces filaments produisaient des rhizoïdes vers le bas, des filaments dressés et, ou, des sporocystes pluriloculaires. Chez *E. siliculosus*, le système prostré était quelque peu plus important et sa fécondité considérablement plus grande. Les sporocystes pluriloculaires pouvaient être sessiles, mais étaient le plus souvent portés par des pédicelles, d'abord courts, puis beaucoup plus longs. Ils étaient coniques-lancéolés. Les premiers formés mesuraient 150 μm de longueur, tandis que, plus tardivement, certains dépassaient 450 μm . Leur forme pouvait être irrégulière, bifide, branchue, voire intercalaire après six à sept semaines de croissance. Tôt ou tard, le système prostré émettait des filaments dressés qui conféraient les traits des vrais *Ectocarpus*. Initialement simples, ils développaient des ramifications latérales et, ou, des sporocystes pluriloculaires. A partir de ce moment-là, la dominance des filaments dressés devenait de plus en plus évidente du fait de la disparité entre leur croissance rapide et le lent accroissement du système basal.

Pour leurs essais de mesure de la pression osmotique, Wright et Reed (1988) ont utilisé un milieu à l'eau de mer artificielle ne contenant pas de potassium. Bien que destinée ni à un développement végétatif, ni à la reproduction, cette solution était établie pour permettre une bonne stabilité cellulaire au cours des expériences. Elle était tamponnée à pH 8,0 avec 5 M m^{-3} HEPES/NaOH.

Un milieu de type Erdschreiber a aussi été utilisé par Müller (1972 a) pour établir le cycle des générations d'*E. fasciculatus*, comprenant la fusion sexuelle et la méiose. Des fragments d'une vingtaine de cellules ont été isolés dans le but de constituer un clone. Les cultures étaient éclairées 14 h par jour à l'aide de tubes fluorescents, parfois soumises à 20°C, parfois à 13°C pour la formation exclusive et en grands nombres de sporocystes uniloculaires. La fin de la prophase permet le dénombrement des chromosomes extrêmement petits après coloration par le carmin acétique.

Ce même milieu est encore utilisé pour la création expérimentale de gamétophytes à nombre impair de chromosomes chez *E. siliculosus* (Müller, 1975 b). Il s'avère être un excellent milieu pour la conservation et la multiplication des souches d'*Ectocarpus* spp. La

composition chimique de l'extrait de sol est aussi imparfaitement définie que celle de l'eau de mer côtière. Il permet la croissance de filaments en une semaine environ à 20°C, sous 27 $\mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$, pendant 14 h j^{-1} . Légèrement modifié, il est toujours utilisé en 1979 par le même auteur.

Il faut remarquer que toutes les souches d'*E. siliculosus* n'ont pas la possibilité de se multiplier à partir de fragments de filaments (Müller, 1988); l'auteur obtient alors des gamétophytes à partir des sporocystes uniloculaires portés par des sporophytes unisexués parthénogénétiques.

A compter de 1988, Müller utilise le milieu de Provasoli (Starr, 1978).

Lignell *et al.* (1987) ont cultivé *Ectocarpus siliculosus* dans des cylindres de plexiglass de 20 l remplis d'eau de mer filtrée (porosité 1 μm), de salinité égale à $26 \pm 1 \text{‰}$, renouvelée entre 42 et 72 fois par jour (de 0,6 à 1,0 l min^{-1}), sans adjonction d'éléments nutritifs, mais traversée par du gaz carbonique. Avec une température de $19 \pm 1^\circ\text{C}$ et un éclairage de 455 $\mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$ fourni 24 h par jour par des tubes fluorescents, le taux de croissance était de 30% par jour. Tandis que la biomasse augmentait, le taux de croissance diminuait, probablement du fait de l'ombrage. Le rapport C/N a augmenté jusqu'à 27,2 après 18 jours. Cela signifie que les éléments nutritifs apportés par l'eau de mer n'étaient pas en quantités exactement proportionnées à la culture malgré la vitesse du renouvellement. Mais, le taux de croissance élevé, malgré une limitation azotée, a montré que la technique de culture avec renouvellement d'eau était excellente pour cette macroalgue.

En milieu de Fries (ASP 6 F) et après traitement à la néomycine (4 mg ml^{-1}) pour rendre la culture axénique, Pedersen (1968) remarque que les fragments de filaments d'*E. fasciculatus*, utilisés pour créer un clone, cultivent lentement sous forme de cals. Ils libèrent des composés extra-cellulaires azotés, α -aminés. Pour obtenir un thalle d'apparence normale, l'auteur utilise de la cinétine. Aux doses de 20 et 40 $\mu\text{M l}^{-1}$, le taux de croissance et la morphologie sont favorisés. Alors que, sans addition de cinétine, le poids sec moyen est de $2,4 \pm 0,9$ mg après cinq semaines, il atteint $4,9 \pm 1,1$ mg avec 40 $\mu\text{M l}^{-1}$ et $6,2 \pm 2,9$ mg avec 20 $\mu\text{M l}^{-1}$ pendant le même temps. Ce facteur de croissance a la même action sur *Pylaiella littoralis* (L.) Kjellman (Ectocarpales), mais l'auteur ne signale pas d'expérimentation avec *Herponema velutinum* (Gréville) J. Agardh (Ectocarpales). *E. fasciculatus* et *P. littoralis* montrent la particularité d'un besoin en cinétine, ou en toute autre purine marine de structure semblable.

Pedersen et Fridborg (1972) ont démontré la présence d'une substance qui a une action semblable à celle de la citocinine dans l'eau de mer de la zone à *Fucus-Ascophyllum*. Ce composé est approximativement 10 fois plus actif que la cinétine. Il n'est présent qu'en octobre le long de la côte Ouest de la Suède. Par chromatographie en phase gazeuse et spectrométrie de masse, cette citocinine est identifiée à la 6-(3-méthyl-2-buténylamino) purine (2iP). L'addition de citocinine, de cinétine ou d'eau de mer de la zone signalée augmente la croissance d'*E. (confervoides) siliculosus* et de *P. littoralis* en eau de mer artificielle (Pedersen, 1973).

D'après les travaux cités, certaines algues perdent leur morphologie normale quand elles sont cultivées sans microorganisme. Russell (1966) a décrit le système rhizoïdal d'*E. fasciculatus* comme un état primitif qui existe toute l'année, tandis que les filaments dressés ectocarpoïdes typiques ne sont visibles qu'au printemps et en été. Les conditions environnementales auraient une influence sur la morphologie de certaines algues. Le système rampant d'*E. fasciculatus* en milieu ASP 6 F, sans cinétine, correspond probablement à la forme hivernale (Pedersen, 1973). D'autre part, Korotkov (1981) signale que la photosynthèse d'*E. (confervoides) siliculosus* diminue de 14% à l'intensité lumineuse de saturation sous l'effet des métabolites normalement émis par *Cystoseira barbata* (Good. et Woodw.) C. Agardh (Phéophycées).

21 - VALORISATION

Dans leur recherche d'hémagglutinines chez les algues vertes et brunes, Fabregas *et al.* (1986) citent *E. siliculosus* (*E. confervoides*) avec un titre de 2^{10} (1:1024) pour les hématies de lapin et de 2^1 pour celles du poulet. Cette espèce n'agglutine pas les hématies humaines des groupes A, B, O et AB, bien qu'elle possède des composés de nature polyphénolique. L'activité agglutinante semble être liée à la présence de polyphénols et non à celle de protéines (Shimizu et Kamiya, 1983).

Les polyphénols algaux ont des propriétés antibiotiques reconnues (Campello, 1991).

22 - PERSPECTIVES

Compte tenu des travaux cités et de l'orientation des programmes, il serait peut-être utile d'entreprendre des recherches suivant deux axes opposés, selon que l'on considère *Ectocarpus* comme une cacophyte (du grec "kakos" : mauvais et "phuton" : plante) ou qu'on lui suppose des qualités alimentaires ou industrielles.

22.1- *Ectocarpus* est une cacophyte

A plusieurs reprises les cultures d'algues macrophytes, reconnues pour la qualité de leur alginates, de leur carraghénates ou de leur agar, ou pour leur valeur nutritionnelle, ont été contaminées par cet épiphyte (Pérez, com. pers.). Dans cette optique, j'ai déjà proposé des méthodes pour l'éliminer. Leur mise en pratique permettra de vérifier leur validité vis-à-vis de *Laminaria digitata*, puis d'autres algues. Depuis plus de dix ans, Polne *et al.* (1980) éliminent physiquement les algues filamenteuses brunes épiphytes au moyen d'ultrasons sans provoquer de dommage aux macrophytes en culture.

22.2- *Ectocarpus* est une algue intéressante

22.2.1. Culture intensive

Etant donné son développement rapide et sa faculté à se multiplier par fragmentation et par parthénogénèse dans le milieu naturel à la belle saison, il devrait être très facile d'obtenir une biomasse importante en conditions connues (C, N, luminosité qualitative et température) et régulées.

22.2.2. Production d'alginate

Appartenant à la classe des Phéophycées, il serait intéressant de chercher si de l'alginate est synthétisé. Etant considérée comme une algue primitive, celui-ci aurait probablement des propriétés physiques et chimiques particulières, à mettre en évidence.

22.2.3. Valeur alimentaire ou diététique

L'analyse brute permettra de connaître la composition en protéines, lipides et glucides, ainsi que leurs proportions respectives dans des conditions données de culture. Al-Hasan *et al.* (1991) viennent de montrer que l'incubation à 5°C à la lumière pendant une semaine diminue la proportion d'acide palmitique (16:0) dans les lipides totaux et augmente considérablement (de 17 à 45%) la concentration en acides eicosatétraénoïque (20:4) et eicosapentaénoïque (20:5) chez certaines Phéophycées. Ces acides gras polyinsaturés se trouvent en grandes quantités dans les monogalactosyldiacylglycérols (MGDG) et les digalactosyldiacylglycérols (DGDG). Serons-nous en présence d'une spiruline marine ou, plus prosaïquement d'un simple condiment exotique, ou d'une plante sans valeur nutritionnelle ?

22.2.4. Valeur industrielle

Celle-ci peut se concevoir de plusieurs manières.

Sa décomposition pourrait fournir du compost.

Sa structure filamenteuse, plus ou moins rigidifiée, pourrait permettre son utilisation comme stabilisant des sols poudreux et pour la rétention de l'eau, voire des pollutions par les sels de mercure et les pesticides organochlorés.

Fragmentée et desséchée, elle pourrait être utilisée comme aliment du bétail.

Des analyses fines seraient de nature à déceler des vitamines, des phytohormones et des antibiotiques (Feldmann et Guglielmi, 1972) ou leurs prédécesseurs, étant donné son caractère primitif.

Les cellules reproductrices (spores et gamètes) pourraient trouver des utilisations particulières (cosmétique, parfumerie, médicaments) en fonction de leur sexe et de leur niveau de polypléidie.

22.2.5. Plante de laboratoire

Des études sur le génome seraient susceptibles de faire avancer nos connaissances sur la régulation des fonctions de la multiplication cellulaire (cancérogénèse). En effet, les gamètes ont la possibilité de se développer parthénogénétiquement, donc de donner un thalle "normal" avec un matériel chromosomique moitié de celui des spores et fonctionnellement différent.

Quels sont les facteurs qui déclenchent la multiplication spontanée du nombre des chromosomes ?

Sous quelles influences les gamètes à n chromosomes donnent-ils aussi bien des homosporophytes que des parthénogamétophytes ?

Y a-t-il des chromosomes distincts mâles et femelles ?

Cet aperçu n'a pas l'intention d'être exhaustif. On peut aussi envisager un rôle possible *in vivo* sur le plancton producteur de toxines diarrhéiques ou paralysantes.

Ectocarpus, simple épiphyte et "mauvaise herbe" d'une algoculture déjà développée, peut se révéler être un outsider de grande valeur, jusqu'ici insoupçonné. Les études à venir permettront de connaître la véritable nature, ambivalente ou non, de cette Phéophycée primitive.

23 - REMERCIEMENTS

Cette monographie a été réalisée avec l'aide du personnel de la Bibliothèque du Centre IFREMER de Nantes, principalement, de Mme NOUHANT qui a mis son micro-ordinateur et son savoir à ma disposition, d'Olivier BARBAROUX qui a réalisé l'illustration de la page de couverture et de R. PEREZ qui a bien voulu amender mon texte.

Puissent-ils trouver ici le témoignage de ma reconnaissance.

24 - REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Al-Hasan R.H., F.M. Hantash, S.S. Radwan, 1991. Enriching marine macroalgae with eicosatetraenoic (arachidonic) and eicosapentaenoic acids by chilling. *Appl. Microbiol. Biotechnol.*, **35**, 530-535.
- Baker J.R.J., L.V. Evans, 1971. A myrionemoid variant of *Ectocarpus fasciculatus* Harv. *Br. Phycol. J.*, **6**, 73-80.
- Boland W., F.-J. Marner, L. Jaenicke, D.G. Müller, E. Folster, 1983. Comparative receptor study in gamete chemotaxis of the seaweeds *Ectocarpus siliculosus* and *Cutleria multifida*. An approach to interspecific communication of algal gametes. *Eur. J. Biochem.*, **134**, 97-103.
- Bolton J., 1983. Ecoclinal variation in *Ectocarpus siliculosus* (Phaeophyceae) with respect to temperature growth optima and survival limits. *Mar. Biol.*, **73**, 131-138.
- Campello F., 1991. Substances et rôle antibactérien de la phycosphère marine. RIDRV-91-09-RA/Nantes. 16 p.
- Chiara M., 1968. Field, culturing and taxonomic studies of *Ulva fenestrata* P.& R. and *Ulva scageli* sp. nov. (Chlorophyceae) in British Columbia and Northern Washington. *Syesis*, **1**, 87-102.
- Clayton M.N., 1982. Life history studies in the Ectocarpales (Phaeophyta) : Contributions toward the understanding of evolutionary processes. *Bot. Mar.*, **25**, 111-116.
- Edwards P., 1969. Field and cultural studies on the seasonal periodicity of growth and reproduction of selected Texas benthic marine algae. *Contr. mar. Sci.*, **14**, 59-114.
- Fabregas J., A., Munoz, J. Llovo, 1986. Hemagglutinins in brown seaweeds. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **97**, 213-219.
- Feldmann G., M. Guglielmi, 1972. Les physodes et les corps irisants du *Dictyota dichotoma* (Hudson) Lamouroux. *C. R. Acad. Sci.*, **D 275**, 751-754.
- Fletcher R.L., 1987. Seaweeds of the British isles. III. Fucophyceae (Phaeophyceae). British Museum (Natural History) Ed., H. Ling Ltd, Dorset Press, Dorchester, Dorset, 359 p.

- Fries L., 1963. On the cultivation of axenic red algae. *Physiol. Plant.*, **16**, 695-708.
- Fujikawa T., K. Nakashima, 1978. Carbohydrates of two brown algae *Sorocarpus micromorus* and *Ectocarpus* sp. in view of comparative biochemistry. *Jpn. J. Phycol.*, **26**, 27-30 (en japonais).
- Gayral P., J. Cosson, 1973. Exposé synoptique des données biologiques sur la laminaire digitée, *Laminaria digitata.*, *F.A.O. Fish. Synopses*, **89**, 1-58.
- Gayral P., J. Cosson, 1986. Connaître et reconnaître les algues marines. Ouest France Ed., Rennes, 223p.
- Geller A., D.G. Müller, 1981. Analysis of the flagella beat pattern of male *Ectocarpus siliculosus* gametes (Phaeophyta) in relation to chemotactic stimulation by female cells. *J. Exp. Biol.*, **92**, 53-66.
- Hämel G., 1931-1939. Phéophycées de France. Paris. 429 p.
- Kawai H., 1992. Green flagellar autofluorescence in brown algal swimmers and their phototactic responses. *Bot. Mag.(Tokyo)*, **105**, 171-184.
- Kawai H., D.G. Müller, E. Folster, D.-P. Häder, 1990. Phototactic responses in the gametes of the brown alga, *Ectocarpus siliculosus*. *Planta*, **182**, 292-297.
- Kohlmeyer J., 1973. Fungi from marine algae. *Bot. Mar.*, **16**, 201-215.
- Kong M.K., K.-Y. Chan, 1979. A study on the bacterial flora isolated from marine algae. *Bot. Mar.*, **22**, 83-97.
- Korotkov A.G., 1981. Effect of external organic metabolites of *Cystoseira barbata* on the photosynthetic rate of macrophytes at saturating and limiting light intensities. *Ehkol. Morya*, **7**, 41-45 (en russe).
- Kreimer G., H. Kawai, D.G. Müller, M. Melkonian, 1991. Reflective properties of the stigma in male gametes of *Ectocarpus siliculosus* (Phaeophyceae) studied by confocal laser scanning microscopy. *J. Phycol.*, **27**, 268-276.
- Lignell A., P. Eckman, M. Pedersen, 1987. Cultivation technique for marine seaweeds allowing controlled and optimized conditions in the laboratory and on pilotscale. *Bot. Mar.*, **30**, 417-424.
- MacKay R.M., J.W. Gallant, 1991. Beta-tubulins are encoded by at least four genes in the brown alga *Ectocarpus variabilis*. *Plant Mol. Biol.*, **17**, 487-492.
- Magne F., 1971. Sur la présence vraisemblable de polysaccharides dans les globules osmiophiles des plastes. *C. R. Acad. Sci.*, **D 273**, 340-343.

- McLachlan J., 1975. Growth media – marine. In: Handbook of phycological methods. Culture methods and growth measurements, J.R. Stein Ed., Cambridge Univ. Press, Cambridge, 25–51.
- Morris O.P., G. Russell, 1974. Inter-specific differences in responses to copper by natural populations of *Ectocarpus*. *Br. phycol. J.*, **9**, 269–272.
- Mueller D.G., 1991. Marine virioplankton produced by infected *Ectocarpus siliculosus* (Phaeophyceae). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **76**, 101–102.
- Müller D.G., 1964. Life-cycle of *Ectocarpus siliculosus* from Naples, Italy. *Nature*, **203**, 1402.
- Müller D.G., 1966. Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Braunalge *Ectocarpus siliculosus* aus Neapel. *Planta*, **68**, 57–68.
- Müller D.G., 1967. Generationswechsel, Kernphasenwechsel und Sexualität der Braunalge *Ectocarpus siliculosus* im Kulturversuch. *Planta*, **75**, 39–54.
- Müller D.G., 1968. Versuche zur Charakterisierung eines Sexual-Lockstoffes bei der Braunalge *Ectocarpus siliculosus*. *Planta*, **81**, 160–168.
- Müller D.G., 1972 a. Life cycle of the brown alga *Ectocarpus fasciculatus* var. *refractus* (Kütz.) Ardis. (Phaeophyceae, Ectocarpales) in culture. *Phycologia*, **11**, 11–13.
- Müller D.G., 1972 b. Studies on reproduction in *Ectocarpus siliculosus*. *Soc. bot. Fr., Mémoires*, 87–98.
- Müller D.G., 1975 a. Experimental evidence against sexual fusions of spores from unilocular sporangia of *Ectocarpus siliculosus* (Phaeophyta) *Br. phycol. J.*, **10**, 315–321.
- Müller D.G., 1975 b. Sex expression in aneuploid gametophytes of the brown alga *Ectocarpus siliculosus* (Dillw.) Lyngb. *Arch. Protistenk. Bd.*, **117**, S.297–302.
- Müller D.G., 1977. Sexual reproduction in British *Ectocarpus siliculosus* (Phaeophyta). *Br. phycol. J.*, **12**, 131–136.
- Müller D.G., 1978. Locomotive responses of male gametes to the species specific sex attractant in *Ectocarpus siliculosus* (Phaeophyta). *Arch. Protistenk. Bd.*, **120**, S.371–377.
- Müller D.G., 1979. Genetic affinity of *Ectocarpus siliculosus* (Dillw.) Lyngb. from the Mediterranean, North Atlantic and Australia. *Phycologia*, **18**, 312–318.
- Müller D.G., 1988. Studies on sexual compatibility between *Ectocarpus siliculosus* (Phaeophyceae) from Chile and the Mediterranean sea. *Helgol. Meeresunters.*, **42**, 469–476.
- Müller D.G., 1991. Mendelian segregation of a virus genome during host meiosis in the marine brown alga *Ectocarpus siliculosus*. *J. Plant Physiol.*, **137**, 739–743.

- Müller D.G., H. Falk, 1973. Flagellar structure of the gametes of *Ectocarpus siliculosus* (Phaeophyta) as revealed by negative staining. *Arch. Microbiol.*, **91**, 313–322.
- Müller D.G., L. Jaenicke, M. Donike, T. Akintobi, 1971. Attractant in a brown alga : chemical structure. *Science*, **171**, 815–817.
- Müller D.G., C.E. Schmid, 1988. Qualitative and quantitative determination of pheromone secretion in female gametes of *Ectocarpus siliculosus* (Phaeophyceae). *Biol. Chem. Hoppe-Seyler*, **369**, 647–653.
- Niell F.X., 1978. Catalogo floristico y fenologico de las aguas superiores y cianoficeas bentonicas de las Rias Bajas Gallegas. *Inv. Pesq.*, **42**, 365–400.
- Oliveira L., T. Bisalputra, 1973. Studies in the brown alga *Ectocarpus* in culture. I. General ultrastructure of the sporophytic vegetative cells. *J. Submicr. Cytol.*, **5**, 107–120.
- Oliveira L., T. Bisalputra, 1977 a. Ultrastructural studies in the brown alga *Ectocarpus* in culture : ageing. *New Phytol.*, **78**, 131–138.
- Oliveira L., T. Bisalputra, 1977 b. Ultrastructural studies in the brown alga *Ectocarpus* in culture : autolysis. *New Phytol.*, **78**, 139–145.
- Oliveira L., T. Bisalputra, 1977 c. Studies in the brown alga *Ectocarpus* in culture : the chloroplast. *J. Submicr. Cytol.*, **9**, 229–237.
- Pedersen M., 1968. *Ectocarpus fasciculatus* : marine brown alga requiring kinetin. *Nature*, **218**, 776.
- Pedersen M., 1973. Identification of a cytokinin, 6-(3 methyl-2-butenyl-amino) purine, in sea water and the effect of cytokinins on brown algae. *Physiol. Plant.*, **28**, 101–105.
- Pedersen M., G. Fridborg, 1972. Cytokinin-like activity in sea water from the *Fucus-Ascophyllum* zone. *Experientia*, **28**, 111–112.
- Polne M., A. Gibor, M. Neushul, 1980. The use of ultrasound for the removal of macro-algal epiphytes. *Bot. Mar.*, **23**, 731–734.
- Rao G.M.N., 1991. Seasonal growth and spore shedding in *Ectocarpus mitchellae* (Harv.) Hamel. *Mahasagar*, **24**, 59–62.
- Rao G.M.N., G.S. Rangaiah, 1991. Control of spore shedding from some marine algae of the Visakhapatnam coast, India. *Br. Phycol. J.*, **26**, 353–360.
- 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.

- Russell G., 1973. The Phaeophyta : a synopsis of some recent developments. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, **11**, 45-88.
- Russell G., 1983. Formation of an ectocarpoid epiflora on blades of *Laminaria digitata*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **11**, 181-187.
- Russell G., J.J. Bolton, 1975. Euryhaline ecotypes of *Ectocarpus siliculosus* (Dillw.) Lyngb. *Estuar. coast. mar. Sci.*, **3**, 91-94.
- Russell G., O.P. Morris, 1970. Copper-tolerance in the marine fouling alga *Ectocarpus siliculosus*. *Nature*, **228**, 288-289.
- Russell G., O.P. Morris, 1972. Ship fouling as an evolutionary process. *In* : Proc. 3rd Int. Congress on Marine Corrosion and Fouling. Gaithersburg, Maryland, U.S.A., October 2-6, 1972, Com. Int. Perm. Rech. Ed., North Western Univ. Press, North West Univ., Evanston, Ill., 719-730.
- Schmid R., M.J. Dring, 1992. Circadian rhythm and fast responses to blue light of photosynthesis in *Ectocarpus* (Phaeophyta, Ectocarpales). 1. Characterization of the rhythm and the blue light response. *Planta*, **187**, 53-59.
- Schmid R., R. Forster, M.J. Dring, 1992. Circadian rhythm and fast responses to blue light of photosynthesis in *Ectocarpus* (Phaeophyta, Ectocarpales). 2. Light and CO₂ dependence of photosynthesis. *Planta*, **187**, 60-66.
- Shacklock P.F., R.W. Doyle, 1983. Control of epiphytes in seaweed cultures using grazers. *Aquaculture*, **31**, 141-151.
- Shimizu Y., H. Kamiya, 1983. Bioactive marine biopolymers. *In* : Marine natural products, P. Scheuer Ed., Academic Press, London, **5**, 391-427.
- Starr R.C., 1978. The culture collection of algae at the University of Texas at Austin. *J. Phycol.*, **14** (Suppl.), 47-100.
- Thomas D.N., G.O. Kirst, 1990. Salinity tolerance of *Ectocarpus siliculosus* - influence of the life-cycle. *Br. Phycol. J.*, **25**, 97.
- Thomas D.N., G.O. Kirst, 1991. Differences in osmoacclimation between sporophytes and gametophytes of the brown alga *Ectocarpus siliculosus*. *Physiol. Plant.*, **83**, 281-289.
- Stosch H. von, 1964. Wirkungen von Iod und Arsenit auf Meeresalgen in Kultur. *In* : Proc. 4th Int. Seaweed Symp., Sept. 1961, A. Davy de Virville et J. Feldmann Eds., Mac Millan, New York, 142-150.
- Tokida J., 1960. Marine algae epiphytes on Laminariales plants. *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, **11**, 72-105.
- Wright P.J., R.H. Reed, 1988. Method for determination of turgor pressure in macroalgae with particular reference to Phaeophyta. *Mar. Biol.*, **99**, 473-480.

Wynne M.J., S. Loiseaux, 1976. Phycological reviews. 5. Recent advances in life history studies of the Phaeophyta. *Phycologia*, **15**, 435-452.

ANNEXE N° 1

INTERFERTILITE

Résultats des essais d'interfertilité entre souches d'*Ectocarpus siliculosus* (Dillw.) Lyngb. de différentes origines géographiques.

N = Naples ; Vf = Villefranche sur Mer ; R = Roscoff ; M = Ile de Man ; B = Bergen ; C = Caroline du Nord ; F = Floride ; T = Texas ; Vt = Victoria.

P = Plasmogamie ; A = Attraction sans formation de zygote.

	Mer Méditerranéee		Manche	Mer d'Irlande	Mer de Norvège	Océan Atlantique Nord-Ouest		Golfe du Mexique
	N	Vf	R	M	B	C	F	T
N	P	P	P	P	P	P	P	P
Vf	P	P	P	P	P	P	P	P
R	P	P	P	P	P	P	P	P
M	P	P	P	P	P	P	P	P
B	P	P	P	P	P	P	P	P
C	P	P	P	P	P	P	P	P
F	P	P	P	P	P	P	P	P
T	A	A	A	P	A	P	P	P
Vt	P	P	P	P	A	P	P	P

(d'après Müller, 1979).

ANNEXE N° 2

MILIEUX DE CULTURE

1 - Erd-Shreiber (1927, *in* McLachlan, 1975)

NaNO ₃	1,18 - 2,35	mM.l ⁻¹
Na ₂ HPO ₄	56 - 140	μM.l ⁻¹
Extrait de sol	50	ml.l ⁻¹

2 - Fries (1963) - ASP 6 F

NaCl	24	g
MgSO ₄ , 7H ₂ O	8	g
KCl	0,7	g
CaCl ₂	0,415	g
NaNO ₃	0,3	g
Glycerophosphate - Na ₂	0,1	g
KI	0,065	mg
KBr	96,9	mg
TRIS	1	g
Solution de vitamines	1	ml
Solution de micro-éléments	1	ml
Eau bi-distillée	1000	ml

Solution de vitamines

a) Thiamine, HCl	0,2	mg
Acide nicotinique	0,1	mg
Putrescine, 2 HCl	0,04	mg
Pantothenate de Ca	0,1	mg
Pyridoxine, 2 HCl	0,04	mg
Acide <i>p</i> -aminobenzoïque	0,01	mg
Biotine	0,5	μg
Choline, H ₂ citrate	0,5	mg
Thymine	0,8	mg
Inositol	1	mg
Acide orotique	0,26	mg

b) Riboflavine	5	μg
Pyridoxamine, HCl	0,02	mg
Acide folique	2,5	μg
B ₁₂	1	μg
H ₂ O	1	ml

Solution de microéléments

Acide nitrilotriacétique	50	mg
Chlorure de Fe	1	mg
Chlorure de Zn	0,25	mg

Chlorure de Mn	5	μg
Chlorure de Cu	10	μg
H_3BO_3	1	mg
Mo (sel sodique)	0,25	mg
H_2O	1	ml.

La solution nutritive est stérilisée sans vitamines et sans micro-éléments.

L'acide nitrilotriacétique est neutralisé par l'hydroxyde de sodium. Les microéléments sont ajoutés ensuite. Cette solution est ajoutée après la stérilisation pour éviter toute précipitation. La solution de vitamines a) est autoclavée. La solution de vitamines b) est portée à ébullition à plusieurs reprises. La vitamine B_{12} est autoclavée séparément. Toutes les vitamines sont ajoutées après stérilisation.

3 - von Stosch (1964)

NaNO_3	500	μM
NaH_2PO_4	30	μM
FeSO_4	1	μM
MnCl_2	0,1	μM
Complexon III	10	μM
Eau de la mer du Nord	1020	g

4 - Chihara (1968)

NaNO_3	0,2	g
$\text{NaH}_2\text{PO}_4 \cdot 12 \text{H}_2\text{O}$	0,025	g
Solution d'oligo-éléments	2,0	ml
Solution de GeO_2 à 1 %	1,0	ml
Eau de mer stérile	1000	ml

Solution d'oligo-éléments

EDTA Na_2	3,0	g
$\text{MnCl}_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$	0,12	g
$\text{FeCl}_3 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$	0,08	g
ZnCl_2	0,015	g
$\text{CoCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$	0,003	g
$\text{CuCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$	0,0012	g
$\text{Na}_2\text{MoO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$	0,05	g
H_3BO_3	0,6	g
Eau	1000	ml

5 - Provasoli (Starr, 1978)

Eau de mer filtrée	100	ml
Solution n° 1	2	ml

Solution n° 1

Eau distillée	100	ml
NaNO_3	350	mg

Glycérophosphate de sodium	50	mg
B ₁₂	10	µg
Thiamine	0,5	mg
Biotine	5	µg
Tampon Tris	500	mg
Solution de fer	25	ml
Solution de métaux	25	ml

Solution de fer		
Fe(NH ₄) ₂ (SO ₄) ₂ · 6H ₂ O	351	mg
EDTA Na ₂	300	mg
H ₂ O	500	ml

Solution de métaux		
H ₃ BO ₃	114	mg
FeCl ₃ · 6H ₂ O	4,9	mg
MnSO ₄ · 4H ₂ O	16,4	mg
ZnSO ₄ · 7H ₂ O	2,2	mg
CoSO ₄ · 7H ₂ O	0,48	mg
EDTA Na ₂	100	mg
Eau distillée	100	ml

6 - von Stosch modifié par Russell (1983)

A 1 litre de milieu de von Stosch (1964), ajouter :

Extrait de sol	5	ml.l ⁻¹
----------------	---	--------------------

7 - Wright et Reed (1988)

NaCl	464,7	M.m ⁻³
MgSO ₄ · 7H ₂ O	28,0	
MgCl ₂ · 6H ₂ O	25,8	
CaCl ₂ · 6H ₂ O	10,0	
NaNO ₃	1,0	



Siège social 155, rue Jean-Jacques Rousseau 92188 Issy-les-Moulineaux Cedex
Tél. 46 48 21 00