

**JOURNÉES PHYCOLOGIQUES (3 et 4 avril 1995)
dédiées à la mémoire de Georges GIRAUD (1930-1993)⁽¹⁾**



Cette journée était dédiée au Professeur Georges Giraud, qui nous a quittés le 14 novembre 1993.

Né le 17 mai 1930, il entra à l'École Normale Supérieure en 1950. Son intérêt pour l'algologie se manifesta dès l'année suivante, au cours d'un stage à Roscoff. Après un DES dirigé par Jean Feldmann, Georges Giraud entreprit, sous la direction d'Alexis Moyse, une thèse, soutenue en 1963, dont le titre présentait déjà l'essentiel de ses préoccupations scientifiques tout au long de sa carrière: "La structure, les pigments et les caractéristiques fonctionnelles de l'appareil photosynthétique de diverses algues".

(1) Journées organisées par la Société Phycologique de France et par l'École Normale Supérieure (URA-CNRS 1810).

En effet, lorsqu'il devint en 1966 Directeur du Laboratoire de Botanique de l'École Normale Supérieure, il développa les approches biochimiques et fonctionnelles en complément aux études ultrastructurales qui étaient la spécialité du laboratoire. Associée au CNRS dès 1972, l'unité, pendant les douze années où il la dirigea, développa en effet l'étude des relations entre structure et fonction tant au niveau des organites qu'à celui des édifices supramoléculaires de la paroi et du chloroplaste des algues brunes ou rouges. Bien qu'une grande partie des recherches soit réalisée sur des microalgues cultivées en laboratoire, il eut toujours le souci de transposer les résultats au milieu naturel. C'est pourquoi il collabora étroitement avec certains chercheurs des stations marines, en particulier à propos de la calcification des algues rouges et de l'écophysiologie des ulves. Sous sa direction, nombreuses furent les espèces étudiées au cours de thèses: des diatomées aux ulves, du *Cryptomonas* au *Protosiphon*, d'algues endolithes au *Rhodosorus*, et même des cyanobactéries ou des "algues" décolorées pathogènes... sans évoquer les *Nicotiana* ou les *Didymium* !

Sa participation aux commissions du CNRS ou du CNU a été déterminante pour la promotion des recherches en physiologie des algues.

Toutes ces activités ne nous font pas oublier sa finesse d'observation de la nature qu'il traduisait dans des aquarelles que nous avons plaisir à regarder quand il nous recevait dans son laboratoire.

Nous perdons en Georges Giraud un vrai naturaliste, enthousiaste, sensible et chaleureux et, pour nombre d'entre nous, un ami.

Ses amis et collègues de l'E.N.S. ... et d'ailleurs.

Jacqueline CABIOCH (Station d'océanologie et de biologie marine, 29211 Roscoff).

Apport de Georges Giraud à la connaissance du fonctionnement des Corallinacées et de certains Rhodophytes encroûtants.

La thèse de J. Cabioch (1972) sur la morphogénèse des Corallinacées comportait des observations de cytologie optique laissant suggérer des particularités fonctionnelles que seule la M.E. pouvait préciser si l'on parvenait à trouver une technique adaptée à ces Algues fortement calcifiées. Il y était notamment envisagé que les cellules épithalliennes devaient avoir une signification physiologique plus que morphogénétique.

En 1970 Bailey & Bisalputra (*Phycologia*) avaient fait une première tentative encourageante, bien que encore peu novatrice dans ses résultats, employant cryodécoupage, coupes fines et microscope à balayage. La voie du balayage fut ensuite exploitée par les géologues (Flajs, 1977), mais comportait et comporte encore de nombreux artefacts liés à l'extrême instabilité de la minéralisation et se prête donc mal aux interprétations cytophysiologiques.

Dès 1973 G. Giraud s'attaqua donc au problème de l'ultrastructure des Corallinacées. Combinant simplement les techniques classiques de fixation par le glutaraldéhyde et l'osmium, il incorpora au cours du procédé une décalcification douce par l'É.D.T.A. Le résultat fut d'emblée positif et s'établit alors entre J. Cabioch et lui une collaboration qui dura une dizaine d'années. En voici les principaux aspects.

Il fut, dans un premier temps, confirmé sur quelques exemples, que les Corallinacées présentent, outre leur minéralisation, tous les caractères cytologiques des Rhodophytes. Une vaste exploration de l'ensemble des genres européens et exotiques fut alors entreprise, souvent à partir de matériel formolé traité par la même technique que les échantillons frais. Il en subsiste actuellement un important fonds de documents (conservés à l'O.S.U. de Roscoff) et de renseignements dont seuls les meilleurs clichés ont été publiés.

G. Giraud s'est ensuite intéressé plus particulièrement à la paroi et à son mécanisme de la calcification. Pour cela *Mesophyllum lichenoides* (Ellis) Lemoine s'est révélé très rapidement un matériel de choix. Les premiers résultats ont fait ressortir l'existence, dans les cellules superficielles des thalles (initiales terminales et cellules épithalliennes), de phénomènes sécréteurs importants et leur contribution à l'élaboration d'une enveloppe générale externe de nature polysaccharidique. Une seconde étape, réalisée à partir de coupes ultrafines de matériel non décalcifié, a permis de reconnaître le déroulement de l'installation de la minéralisation et son intrication directe avec les phénomènes sécréteurs. Celle-ci, directement guidée par la matrice polysaccharidique, s'effectue en deux étapes: la première s'effectue sous forme d'aiguilles disposées tangentiellement dans la région la plus externe de la paroi et qui se transforment ensuite en plaquettes au cours du vieillissement de la cellule; la seconde consiste en l'apparition de cristaux disposés perpendiculairement à la paroi et dans sa portion interne.

L'observation de réparations expérimentales superficielles ou naturelles et internes a fait ressortir l'importance de la sécrétion polysaccharidique, strictement indispensable à la fois à la réalisation et au maintien de la minéralisation. Durant le même

temps d'autres auteurs (Okazaki, puis Usov) ont montré que l'acide alginique serait la molécule de cette calcification.

Parallèlement à ces travaux sur les Corallinacées, et à la suite d'observations de J. Cabioch (1972), G. Giraud a étudié l'ultrastructure d'*Hildenbrandia rubra* (Sommerfelt) Meneghini et d'un petit nombre d'autres Rhodophytes encroûtants non calcifiés: *Porphyrodiscus*, *Dermocorynus*, base de *Grateloupia* et défini, à partir de leurs particularités cytologiques communes, une véritable stratégie adaptative.

En annexe on citera une étude sur les inclusions protéiques fréquentes chez les Corallinacées et revêtant parfois une constance utilisée en systématique.

Amplement cités à l'étranger, les travaux sont repris actuellement tant par les cytologistes (Pueschel) que par les biochimistes (Usov).

- Cabioch J., 1972 - Etude sur les Corallinacées. II. La morphogenèse, conséquences systématiques et phylogénétiques. *Cah. Biol. mar.*, 13: 137-287.
- Cabioch J. & Giraud G., 1974 - Remarques sur l'ultrastructure des thalles de certaines Corallinacées. *J. Microscopie*, 20, 33a.
- Cabioch J. & Giraud G., 1976 - Etude ultrastructurale de l'activité des cellules superficielles du thalle des Corallinacées (Rhodophycées). *Phycologia*, 15: 405-414.
- Giraud G. & Cabioch J., 1976 - Aspects ultrastructuraux de la calcification chez les Corallinacées. *J. Microscopie* 26, 14a.
- Giraud G. & Cabioch J., 1977 - La paroi des Corallinacées (Rhodophycées) et la calcification. *Biol. cell.*, 29, 9a.
- Giraud G. & Cabioch J., 1977 - Caractères généraux de l'ultrastructure des Corallinacées. *Rev. Algol.*, 12: 45-60.
- Cabioch J. & Giraud G., 1978 - Apport de la microscopie électronique à la comparaison de quelques espèces de *Lithothamnium* Philippi. *Phycologia* 17: 369-381.
- Cabioch J. & Giraud G., 1978 - Comportement cellulaire au cours de la régénération directe chez le *Metophyllum lichenoides* (Ellis) Lemoine (Rhodophycées, Corallinacées). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 286, D: 1783-1785.
- Giraud G. & Cabioch J., 1979 - L'exemple des Corallinacées actuelles. *Bull. Centre Rech. Explor. Prod. Elf Aquitaine*, 3: 601-610.
- Giraud G. & Cabioch J., 1979 - Ultrastructure and elaboration of calcified cell-walls in the coralline algae (Rhodophyta, Cryptonemiales). *Biol. cell.*, 36: 81-86.
- Cabioch J. & Giraud G., 1981 - Sur les particularités cytologiques de *Hildenbrandia prototypus* Nardo (Rhodophycées, Cryptonémiales) et les affinités possibles du genre. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 292, D: 191-195.
- Cabioch J. & Giraud G., 1981 - Sur l'existence de cicatrisations cellulaires internes chez les Corallinacées (Rhodophycées, Cryptonémiales) et leur interprétation. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 292, D: 1037-1041.
- Giraud G., Cabioch J. & Spilar A., 1981 - Réactions cellulaires et régénération consécutives à des lésions naturelles ou provoquées chez des Corallinacées. *Biol. of the Cell*, 41, 29a.
- Cabioch J. & Giraud G., 1982 - La structure hildenbrandioïde, stratégie adaptative chez les Floridées. *Phycologia*, 21: 307-315.
- Giraud G. & Cabioch J., 1983 - Inclusions cytoplasmiques remarquables chez les Corallinacées. *Ann. Sc. Nat. Bot. Paris*, 5: 29-43.
- Cabioch J. & Giraud G., 1986 - Structural aspects of biomineralization in the Coralline algae (calcified Rhodophyceae). In Leadbeater B.S.C. & Riding R., *Biomineralization in lower plants and animals*. Clarendon Press, Oxford: 141-156.

Communications

- Giraud G. & Cabioch J., 1980 - Importance et rôle possible de certaines inclusions protéiques des Corallinacées. *Comm. Soc. phycol. France*, nov. 1980.
- Giraud G. & Cabioch J., 1986 - Calcified cell wall in coralline algae: relationship between polysaccharide production and mineralization. *Comm. 4th Cell Wall Meeting Paris*, sept. 1986.

Conférence sur invitation

- Cabioch J. & Giraud G., 1985 - Functional and structural aspects of biomineralization in the Coralline algae (calcified Rhodophyceae). *Internat. Symp. on Biomineralization in Lower Plants and Animals*, Birmingham, avr. 1985. (Invited conference).

Christophe LÉBOULANGER¹, Chantal DESCOLAS-GROS² et Henri JUPIN (1. Laboratoire de Biologie Végétale, Université de Perpignan; 2. Laboratoire d'Hydrobiologie Marine, URA CNRS 1355, Université de Montpellier II).

Importance du carbone organique dissous dans la production primaire océanique.

Le carbone organique dissous (COD) est l'une des composantes importantes du cycle du carbone dans l'océan (1). Il représente une quantité de l'ordre d'un gramme par m³ dans les océans oligotrophes, alors que la biomasse y est de l'ordre de 0,2 g m⁻³, équivalente à la production primaire moyenne journalière. Le stock global de carbone sous forme COD dans les océans est estimé à environ 300 milliards de tonnes.

Parmi les composés connus du COD, l'acide glycolique semble jouer un rôle particulier (2). Ce produit est issu de la photorespiration du phytoplancton (3), réaction qui intervient parallèlement à la photosynthèse et qui provoque une fuite de carbone réduit hors du processus de fixation (cycle de Calvin). L'acide glycolique peut alors être utilisé par la cellule qui le produit, mais il est souvent relargué dans le milieu environnant (4).

Nous avons donc entrepris de doser l'acide glycolique présent dans les milieux marins (océans, lagons, cultures d'algues) afin d'estimer la part que celui-ci pourrait prendre dans le bilan global de la production primaire des océans. Il a été nécessaire de mettre au point une nouvelle méthode (5) afin de pallier les défauts de celles préexistantes (6). La première étape consiste à extraire et concentrer l'acide glycolique par l'acétate d'éthyle qui est ensuite évaporé. La détection se fait par absorbance d'UV à 210 nm. Une deuxième méthode d'analyse (7) a été mise au point, où l'analyse se fait par chromatographie en phase vapeur.

RÉSULTATS: Une première série de résultats a été obtenue lors de la campagne Eumeli 4, en Atlantique tropicale. Celle-ci nous a permis de constater que l'acide glycolique était abondant lors des prélèvements de jour dans la couche euphotique, puisqu'il pouvait atteindre, suivant les sites, un maximum vers le bas de la couche euphotique de 17 à 80 µg l⁻¹ (8), soit 5 à 10 % du COD. Ces pics de concentration disparaissaient au moins partiellement durant la nuit, ce qui montre une consommation par hétérotrophie. Au total, la quantité de carbone sous forme acide glycolique mise en jeu dans les variations jour-nuit représentait suivant le site considéré de 33 à 100 % de la production primaire journalière mesurée par incorporation du ¹⁴CO₂. Sur des cultures en cyclostat de *Dunaliella tertiolecta*, on a pu montrer que l'acide glycolique présentait

des pics (de l'ordre du mg par litre) en milieu de phase éclairée, et disparaissait du milieu la nuit. Il est à peu près certain que les algues elles-mêmes réassimilaient l'acide glycolique qu'elles avaient rejeté. Dans ce cas, la quantité d'acide glycolique variait en fonction de l'intensité lumineuse appliquée, et la mesure de la sérine intraparticulaire a pu confirmer que la sérine et l'acide glycolique étaient liés par le métabolisme photo-respiratoire. Cette fois, l'acide glycolique représentait au maximum 12 % du COD en milieu de journée.

CONCLUSION: Le COD est souvent considéré comme un stock de carbone réfractaire, à longue durée de vie. Cependant, certains des produits qui le composent sont affectés par des processus rapides. Ces processus peuvent être physico-chimiques (9) ou biologiques. Dans ce dernier cas, l'exemple de la photorespiration du phytoplancton nous montre que certains échanges entre cellules et milieu peuvent passer inaperçus lors de mesures de production primaire "classiques". En effet, la fixation du carbone inorganique peut être doublée lorsque l'on prend en compte dans les bilans le carbone rejeté sous forme acide glycolique. Il est donc nécessaire d'analyser les variations rapides des différentes composantes du COD surtout lorsque ceux-ci, comme l'acide glycolique, sont liés à une fonction physiologique précise des communautés planctoniques.

Références:

- (1) France-JGOPS (1990). Programmes flux océaniques. CNRS / INSU éditeur.
- (2) Al-Hasan & Fogg (1987). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 37: 305-307.
- (3) Arns, Somerville & Somerville (1986). *CRC Crit. Rev. Plant Sci.*, 4: 121-147.
- (4) Fogg (1991). *New Phytol.*, 118: 191-232.
- (5) Leboulanger, Descolas-Gros & Jupin (1994). *J. Plankton Res.*, 16: 897-903.
- (6) Shah & Fogg (1973). *J. Mar. Biol. Ass. UK*, 53: 321-324.
- (7) Leboulanger, Jupin, Serve & Descolas-Gros (en préparation).
- (8) Leboulanger, Jupin & Descolas-Gros (soumis à *Deep-Sea Res.*).
- (9) Mopper, Zhou, Kieber, Kieber, Sikorski & Jones, 1991. *Nature*, 353: 60-62.

C. BERKALOFF (URA CNRS 1810: Photorégulation et dynamique des membranes végétales, Ecole Normale Supérieure, 46 rue d'Ulm 75230 Paris cedex 05).

Les complexes collecteurs d'énergie des Chromophytes.

Les chloroplastes des Chromophytes diffèrent de ceux des végétaux verts aussi bien par leur composition pigmentaire que par leur ultrastructure. Leurs thylacoïdes apparaissent en coupe ultrafine groupés en faisceaux de trois, parallèles sur toute la longueur du plaste, plus ou moins accolés entre eux mais de façon moins stricte que chez les végétaux verts. A côté de la chlorophylle a (Chl a), pigment photosynthétique majeur commun à tous les eucaryotes, ils contiennent également une ou plusieurs formes de chlorophylle c, et des caroténoïdes particuliers (fucocanthine, diadinoxanthine, peridinine...). Nous traiterons plus spécialement ici des algues à Chl c et fucocanthine.

Ces pigments sont portés par des complexes protéiques très peu étudiés jusqu'à une période relativement récente [pour revue voir 1, 2]. Les complexes portant les centres PSI ou II ont une organisation assez comparable au modèle établi chez les végétaux verts, bien qu'on observe des différences dans les masses moléculaires des sous-unités polypeptidiques [3, 4]. Les complexes collecteurs, qui portent l'essentiel des

pigments spécifiques aux Chromophytes, ont davantage retenu l'attention. En première analyse, leur composition peptidique paraît assez simple: il est facile d'isoler, sur gradient de saccharose, après action d'un détergent doux, une fraction collectrice majeure, fortement enrichie en Chl c et xanthophylles et présentant seulement une ou deux bandes majeures d'environ 20 kDa sur gel de polyacrylamide dénaturant. Ces unités polypeptidiques sont rassemblées en complexes macromoléculaires de 120 à 700 kDa [5, 6] au sein desquelles la transmission de l'énergie des divers pigments collecteurs vers la Chl a est très efficace.

Des séquences partielles d'acides aminés des unités polypeptidiques de ces complexes ont été déterminées chez *Laminaria saccharina*. Comme chez les végétaux verts, ces protéines sont codées par le génome nucléaire: un ou plusieurs gènes ont été séquencés plus ou moins complètement dans quelques espèces appartenant à différentes classes de Chromophytes: une Bacillariophycée [7], une Prymnesiophycée [8], une Chrysophycée [9] et une Fucophycée [L. Caron et D. Douady, communication personnelle]. Leurs séquences présentent beaucoup d'homologie entre elles et suffisamment d'homologie avec les gènes des complexes collecteurs des végétaux verts (famille des *Lhc*) pour que l'on puisse conclure à une origine commune au cours de l'évolution [1, 10]. L'étude des séquences, en particulier de leurs zones les plus conservées, permet de supposer que, comme chez les végétaux verts, ces protéines possèdent trois hélices transmembranaires dont deux sont probablement croisées en X dans la membrane [11]. De plus, plusieurs acides aminés considérés chez les végétaux verts comme des ligands des molécules de Chl a apparaissent conservés dans les espèces étudiées. Par contre, certaines zones de la séquence divergent notablement des végétaux verts, tout en étant très homologues entre elles à l'intérieur des Chromophytes. La position et le mode de liaison de la Chl c et des xanthophylles dans ces complexes restent à établir.

Plusieurs résultats expérimentaux obtenus par l'analyse biochimique [2, 6] ou par l'étude du génome [9] font apparaître une certaine hétérogénéité des complexes collecteurs constitués en fait de plusieurs polypeptides étroitement apparentés et codés, comme chez les végétaux verts, par une famille multigène. Le nombre de gènes présents dans les diverses espèces, et l'architecture exacte des macrocomplexes dans la membrane du thylacoïde ne sont pas connus pour l'instant. Aucune évidence n'existe à l'heure actuelle d'associations trimériques analogues à celles décrites chez les végétaux verts [11].

Dans quelques cas [9, 12] un effet de la lumière sur la mise en place de ces complexes ou, récemment, sur l'expression de leurs gènes a pu être mis en évidence. L'ensemble du processus de régulation est certainement complexe et demandera une étude approfondie avant d'être entièrement précisé.

- [1] Plumley F.S., Martison T.A., Herrin D.L., Ikeuchi M. & Schmidt G.W., 1993 - *Photochem. Photobiol.* 57: 143-151.
- [2] Durnford D.G., Green B.R., 1994 - *Biochim. Biophys. Acta* 1184: 118-123.
- [3] Berkaloff C., Caron L. & Rousseau B., 1990 - *Photorynth. Res.* 23: 181-193.
- [4] Douady D., Rousseau B. & Berkaloff C., 1993 - *FEBS Lett.* 324: 22-26.
- [5] Passaquet C., Thomas J.C., Caron J.C., Hauswirth N., Puel F. & Berkaloff C., 1991 - *FEBS Lett.* 280: 21-26.
- [6] Douady D., Rousseau B. & Caron L., 1994 - *Biochemistry* 33: 3165-3170.
- [7] Bhaya D. & Grossman A.R., 1993 - *Nucl Acids Res.* 21: 4458-4466 (1993).

- [8] La Roche J., Henry D., Wyman K., Sukeinik A., Falkowski P., 1994 - *Plant Mol. Biol.* 25: 355-368.
- [9] Passaquet C. & Lichtlé C., 1995 - *Plant Mol. Biol.*, soumis.
- [10] Green B.R. & Pichersky E., 1994 - *Photosynth. Research* 39: 149-162.
- [11] Kühlbrandt W., Wang D.N. & Fujiyoshi Y., 1994 - *Nature* 367: 614-621.
- [12] Friedman A. & Alberte R., 1986 - *Plant Physiol.* 80: 43-51.

Florence GARNIER, Cécile BERNARD et Jean-Claude THOMAS (URA CNRS 1810, Photorégulation et dynamique des membranes végétales, Ecole Normale Supérieure, 46 rue d'Ulm 7523 Paris Cedex 05).

Régulation par la lumière de l'architecture et de la composition pigmentaire du phycobilisome chez la cyanobactérie *Spirulina maxima* et la Rhodophycée *Rhodella violacea*.

Les systèmes collecteurs d'énergie lumineuse (les phycobilisomes) des Cyanobactéries, des Rhodophycées et des Cyanelles sont constitués de phycobiliprotéines qui sont associées à des polypeptides de liaison, le plus souvent non pigmentés (1, 3). Ces édifices macromoléculaires extrinsèques sont liés à la surface stromatique des thylakoïdes. L'énergie absorbée par cette antenne collectrice est très efficacement transférée aux complexes chlorophylliens intrinsèques du Photosystème 2 (2).

Le phycobilisome (PBS) est la cible principale de mécanismes de régulation variés quand les conditions physicochimiques de l'environnement (lumière, nutriments, température...) sont modifiées (4). La lumière, en particulier, est un facteur essentiel qui varie en intensité et en qualité dans les milieux naturels. Certaines Cyanobactéries dont les phycobilisomes renferment de la phycoérythrine (PE) en plus de la phycoeyanine (PC) et de l'allophycoeyanine (APC), présentent le phénomène d'adaptation chromatique complémentaire: elles modulent la synthèse de la phycoérythrine et/ou de la phycoeyanine selon la qualité de la lumière à laquelle elles sont exposées (4). Ce phénomène n'est pas connu chez les Rhodophycées. L'importance du flux quantique peut également affecter l'antenne à phycobiliprotéines à la fois au niveau du nombre des phycobilisomes mais aussi de leur composition pigmentaire (5).

La réponse à une forte intensité lumineuse a été étudiée chez la Cyanobactérie *Spirulina maxima* et chez la Rhodophycée unicellulaire *Rhodella violacea*. Dans les deux souches, une forte illumination entraîne une diminution drastique du contenu cellulaire en phycobiliprotéines et en chlorophylle. Ces diminutions de contenus pigmentaires sont associés à une décroissance des pigments périphériques (C-PC pour *S. maxima* et B-PE pour *R. violacea*). Structuellement, ces changements correspondent à une réduction du nombre d'hexamères constituant chaque projection radiaire, la partie centrale (cœur) des particules étant invariante. La perte des hexamères terminaux est associée à celle des polypeptides de liaison spécifiques (6, 7).

Dans la fraction de phycobilisomes extraits de *S. maxima* croissant en forte lumière, trois nouveaux polypeptides de 29, 30 et 47 kD sont détectés. Une étude immunologique montre que ces polypeptides ne sont pas apparentés aux polypeptides de liaison. Leur association au phycobilisome est induite par la forte lumière (6). L'un de

ces polypeptides (P47) pourrait avoir un rôle analogue à celui des protéines d'assemblage.

Les réponses des organismes à phycobilisomes à la forte lumière sont liées à l'optimisation de la capture de l'énergie lumineuse, et au maintien d'une structure fonctionnelle, lorsque le flux photonique est très élevé. Les polypeptides nouvellement décrits, associés au phycobilisome de *S. maxima* en forte lumière interviennent d'une manière qui reste à préciser.

- (1) Gantt E., 1981 - *Ann. Rev. Plant. Physiol.* 32: 327-347.
- (2) Glazer A.N. & Melis A., 1987 - *Ann. Rev. Plant Physiol.* 38: 11-45.
- (3) Glazer A.N., 1985 - *Ann. Rev. Biophys. Chem.* 14: 44-77.
- (4) Tandeau de Marsac N. & Houmard J., 1993 - *FEMS Microbiol. Rev.* 104: 119-190.
- (5) De Lorimier R.M., Smith R.L. & Stevens S.E. Jr., 1992 - *Plant Physiol.* 98: 1003-1010.
- (6) Garnier F., Dubacq J.P. & Thomas J.C., 1994 - *Plant Physiol.* 106: 747-754.
- (7) Bernard C. & Thomas J.C., 1995 - soumis pour publication.

Cécile BERNARD et Jean-Claude THOMAS (Laboratoire de Photorégulation et Dynamique des Membranes Végétales, CNRS 1810, Ecole Normale Supérieure, 46 rue d'Ulm, 75005 Paris. Email: cbernar@biologie.ens.fr).

Le plaste des algues rouges: un marqueur de l'endosymbiose.

Le plaste des algues rouges représente un bon modèle permettant d'appréhender l'étude des étapes moléculaires du passage de la cyanobactérie originelle au chloroplaste. En effet, la proximité phylogénique entre les cyanobactéries et les plastes des algues rouges (1) montrent que ces algues représentent un modèle plutôt primitif de l'endosymbiose originelle. En particulier, les cyanobactéries et les Rhodophycées possèdent en commun une structure macromoléculaire originale extramembranaire: le phycobilisome, dont la fonction est de capter l'énergie lumineuse et de la transmettre aux centres photosynthétiques intra thylakoïdaux (2).

Dans cette optique nous nous sommes intéressés à l'étude des modifications d'un point de vue génomique de l'organisation des gènes du phycobilisome chez les cyanobactéries et les algues rouges. Chez l'algue rouge unicellulaire *Rhodella violacea*, le phycobilisome est de type cyanobactérien (3). Par des expériences d'inhibition de la traduction; nous avons déterminé le lieu de biosynthèse des constituants protéiques: la plupart sont localisés sur le génome plastidial mais deux d'entre eux (les polypeptides de liaison de la phycoerythrine) sont spécifiés par le génome nucléaire (4). Il y a donc eu au cours de l'évolution transfert de gènes du génome plastidial vers le génome nucléaire.

Les analyses de séquences des gènes plastidiaux du phycobilisome de *R. violacea* (5, 6, 7), montrent que leur organisation générale est très conservée par comparaison avec celle des cyanobactéries. Mais certaines caractéristiques telles que la présence d'un intron dans un des gènes plastidiaux (5), le transfert de certains gènes vers le noyau (4) ... sont à rapprocher de ce que l'on connaît chez les végétaux verts. L'organisation du génome plastidial des algues rouges sera décrite puis comparée à l'organisation du génome plastidial des algues vertes et des végétaux supérieurs (8, 9).

- (1) Turner S., Burger-Wiersma T., Giovannoni S.J., Mur L.R. & Pace N.R., 1989 - *Nature* 337: 380-382.
- (2) Ganit E., 1981 - *Ann. Rev. Plant Physiol.* 32: 327-347.
- (3) Mörchel E., Koller K.P., Wehrmeyer W. & Schneider H., 1977 - *Cytobiol.* 16: 118-129.
- (4) Bernard C. & Thomas J.C., 1995 - soumis pour publication.
- (5) Bernard C., Thomas J.C., Mazel D., Mousseau A., Castets A.M., Tandeau de Marsac N. & Dubacq J.P., 1992 - *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 89: 9564-9568.
- (6) Bernard C., Tandeau de Marsac N. & Thomas J.C., 1994 - *Plant Physiol.* 106: 795-796.
- (7) Garnier F., Richaud C. & Bernard C., 1995 - soumis pour publication.
- (8) Reith M. & Munholland J., 1993 - *The Plant Cell.* 5: 465-475.
- (9) Shimada H. & Sugiura M., 1991 - *Nucleic. Acids. Res.* 19: 983-995.

C. LICHTLÉ (URA CNRS 810: Photorégulation et Dynamique des membranes végétales, Ecole Normale Supérieure, 46 rue d'Ulm, 75230 Paris Cedex 05).

Les Cryptophycées: un modèle original d'endosymbiose.

Les Cryptophycées sont des algues unicellulaires, flagellées, qui présentent des caractères pigmentaires particuliers. Comme les Chromophytes, elles contiennent de la chlorophylle *c*, et comme les Cyanobactéries et les Rhodophycées, des phycobiliprotéines. Ces algues possèdent deux antennes collectrices d'énergie, l'une à phycobiliprotéines et l'autre à chl *a* et *c*₂ (1).

Le plaste est limité par quatre membranes. Les deux plus internes entourent les thylacoïdes, le stroma et le pyrénéoïde. Les thylacoïdes sont associés par paire et forment des empilements. La phycobiliprotéine (phycoérythrine ou phycocyanine) est localisée dans le lumen des thylacoïdes (2, 3). Les deux autres membranes périphériques constituent le reticulum endoplasmique chloroplastique (CER), la membrane la plus externe porte des ribosomes et est commune avec la membrane externe du noyau. Un espace périplastidial est limité par la membrane interne du réticulum, il contient des ribosomes, des vésicules, des grains d'amidon et une structure particulière: le nucléomorphe. Gillot & Gibbs (1980) ont caractérisé ce nucléomorphe comme étant un noyau vestigial. Il est limité par une double membrane interrompue par des pores et comporte des amas globulaires denses et un matériel fibrillo-granulaire (4). L'ADN a été mis en évidence dans le nucléomorphe par différentes techniques: DAPI (5) et immunocytochimie (6). Le matériel fibrillaire contient des ARN et est équivalent d'un nucléole (7). McFadden (1990) a montré par hybridation *in situ*, que les ARN ribosomiaux du cytoplasme et de l'espace périplastidial étaient de type eucaryote, tandis que ceux du plaste étaient de type procaryote. Le nucléomorphe contient trois chromosomes (9) qui codent pour la petite sous-unité 18S des ARN ribosomiaux (10).

Les Cryptophycées constituent donc des organismes chimères provenant d'une double endosymbiose. La première endosymbiose d'un procaryote de type Cyanobactérie dans un eucaryote incolore aurait donné un organisme eucaryote proche des Rhodophycées. Ce premier eucaryote photosynthétique aurait ensuite été inclus dans un deuxième hôte eucaryote flagellé. Le premier eucaryote aurait ensuite régressé, mais il reste encore des vestiges du cytoplasme et du noyau dans le deuxième hôte. Les études en biologie moléculaire ont confirmé cette hypothèse. Douglas et col. (1991) ont mon-

tré que la séquence des ARN 18S des ribosomes, codée par le nucléomorphe, était proche de celle des Rhodophycées, tandis que celle codée par le noyau était proche de la séquence des ARN 18S d'un protozoaire. La carte génomique de l'ADN plastidial a été réalisée chez *Cryptomonas* (12) et *Pyrenomonas* (13).

Les relations phylogéniques établies à partir de différentes séquences génomiques montrent que les Cryptophycées sont proches des Rhodophytes et des Chromophytes, mais ne sont pas à l'origine des Chromophytes (14).

Références

1. Lichtlé C., Jupin H. & Duval J.C., 1980 - *Biochim. Biophys. Acta* 591: 104-412.
2. Gantt E., Edwards M.R. & Provasoli L., 1971 - *J. Cell Biol.* 48: 280-290.
3. Lichtlé C., Duval J.C. & Lemoine Y., 1987 - *Biochim. Biophys. Acta* 894: 76-90.
4. Gillot M.A. & Gibbs S.P., 1980 - *J. Phycol.* 16: 558-568.
5. Ludwig M., Gibbs S.P., 1985 - *Protoplasma* 127: 9-20.
6. Hansmann P., Falk H., Scheer U. & Sitté P., 1986 - *Eur. J. Cell Biol.* 42: 152-160.
7. Hansmann P., 1988 - *Protoplasma* 146: 81-88.
8. McFadden G.J., 1990 - *J. Cell Sci.* 95: 303-308.
9. Eschbach S., Hofmann C.J.B., Maier U.G., Sitté P. & Hansmann P., 1991 - *Nuc. Acid Res.* 19: 1779-1781.
10. Maier U.G., Hofmann C.J.B., Esbach S., Wolters J. & Igloi G.L., 1991 - *Mol.Gen. Genet.* 230: 155-160.
11. Douglas S.E., Murphy C.A., Spencer D.F. & Gray M.W., 1991 - *Nature* 350: 148-151.
12. Douglas S.E., 1988 - *Curr. Genet.* 14: 591-598.
13. Maerz M., Wolters J., Hofmann C.J.B., Sitté P. & Maier U.G., 1992 - *Curr. Genet.* 21: 73-81.
14. Morden C.W., Delwiche C.F., Kuhsel M. & Palmer J.D., 1992 - *BioSystems* 28: 75-90.

Yves LEMOINE (Laboratoire de Cytophysiologie végétale et Phycologie, Université des Sciences et Technologies de Lille, Bât. SN2, 59655 Villeneuve d'Ascq Cedex).

Intervention du cycle des xanthophylles dans l'adaptation à l'environnement chez des algues macrophytes et des microalgues planctoniques.

Lorsque l'énergie lumineuse captée par les organismes chlorophylliens excède les possibilités de conversion de l'énergie d'excitation par leur appareil photosynthétique, la photoinhibition qui s'ensuit peut l'endommager. Des mécanismes protecteurs, dont certains font intervenir des caroténoïdes, permettent de moduler l'efficacité des antennes pigmentaires. Des xanthophylles peuvent ainsi être dé-époxydées lors d'un stress lumineux et être resynthétisées lorsque l'énergie incidente n'est plus excessive. De telles interconversions pigmentaires du "cycle des xanthophylles" (voir Demmig-Adams, 1992 et Pfündel & Bilger, 1994) d'abord décrites chez les végétaux supérieurs, sont un peu plus variées chez les algues qui présentent, outre le cycle de la violaxanthine, celui de la diadinoxanthine (Hager & Stransky, 1970). Nous avons étudié l'importance de l'intervention de ces cycles de xanthophylles dans l'adaptation à leur environnement chez des rhodophycées, des phéophycées et du phytoplancton marin.

Le *Gracilariopsis* sp. de Roscoff peut être récolté au niveau médio-littoral moyen et au niveau inférieur où il est alors accompagné par *Gracilaria* cf. *verrucosa* (Hudson) Papenfuss. *Gracilaria multipartita* (Clemente) Harvey occupe la frange infra-

littorale. Alors que la seule xanthophylle du *Gracilariopsis* est la zéaxanthine (Lemoine *et al.*, 1993), elle est accompagnée par l'anthéroxanthine chez les Gracilaires, ce dérivé mono-époxydé de la zéaxanthine étant plus abondant chez *G. multipartita* (Ant./Zea. = 0,8) que chez *G. verrucosa* (Ant./Zea. = 0,4). Lors d'un stress lumineux, 60 à 70 % de l'anthéroxanthine est convertie en zéaxanthine chez les 2 Gracilaires. Les mesures de fluorescence de la chlorophylle en lumière modulée révèlent que l'ampleur de la dissipation non-photochimique de l'énergie reçue (NPQ) s'accroît avec l'élévation de la teneur en zéaxanthine. Les différentes aptitudes de ces 3 Gracilariales à dissiper un excès de lumière (traduites par les valeurs de NPQ) dues à leurs teneurs variées en zéaxanthine sont probablement un des éléments majeurs déterminants leur répartition sur la grève.

Le cycle des xanthophylles plus complet puisque comportant en outre le dérivé di-époxydé de la zéaxanthine (violaxanthine) est actif chez les phéophycées (Duval *et al.*, 1992). *Pelvetia canaliculata* (L.) Decaisne et Thuret et *Laminaria saccharina* Lamouroux occupent respectivement les niveaux supérieur et inférieur de la zone de balancement des marées. Alors qu'à marée haute ces 2 phéophycées reçoivent des énergies lumineuses très différentes, elles sont soumises durant 1 ou 2 h à des conditions lumineuses identiques lors des basses mers de vive eau. Rapportée à 100 molécules de chlorophylle *a*, la teneur en violaxanthine de la pelvétie (14.2 ± 1.6 molécules) est très supérieure à celle de la laminaire (6.5 ± 2.0). Lors d'un stress lumineux ($5000 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$), la photoinhibition est atteinte plus rapidement (10 min) chez la laminaire que chez la pelvétie (50 min.). La plus importante dé-époxydation de la violaxanthine en anthéroxanthine et zéaxanthine chez la pelvétie s'accompagne d'une élévation du quenching non-photochimique de fluorescence (NPQ) plus forte que chez la laminaire dont la photoprotection est donc moins efficace.

Un cycle d'interconversion Diadinoxanthine (Dd) - Diatoxanthine (Dt) est observable par exemple chez les Bacillariophycées. Des analyses pigmentaires ont été réalisées sur du phytoplancton récolté en Manche entre Dieppe et Boulogne et rapportées aux conditions de l'environnement (Brunet *et al.*, 1993). Une bonne corrélation inverse a pu être mise en évidence, lors de transects entre la côte et le large, entre l'ampleur de la dé-époxydation de la diadinoxanthine (rapport $\text{Dt}/(\text{Dd} + \text{Dt})$) et la turbidité de l'eau. D'autre part, ce rapport est étroitement corrélé avec l'énergie lumineuse incidente. Ces observations *in situ* sont en accord avec la mise en évidence par Arsalane *et al.* (1994) d'une corrélation entre l'efficacité de la photoprotection et ce même rapport ($\text{Dt}/(\text{Dd} + \text{Dt})$). Les teneurs en Dd et en Dt subissent des variations nyctémérales en relation avec les modifications de l'environnement lumineux.

Une photoprotection faisant intervenir le fonctionnement d'un cycle des xanthophylles est donc très largement répandue chez les algues dont la répartition verticale est fortement influencée par le phénomène de photoinhibition. Cette photoprotection est due à l'accroissement de la dissipation non-photochimique de l'énergie en excès. Elle semble être permise par les pigments dé-époxydés (zéaxanthine, diatoxanthine) issus du fonctionnement du cycle. Ce cycle ne paraît cependant pas être indispensable à une bonne photoprotection chez les algues qui possèdent naturellement une teneur élevée en zéaxanthine comme le *Gracilariopsis* sp. de Roscoff.

Références

- Arsalane W., Rousseau B. & Duval J.C., 1994 - *Photochem. Photobiol.* 60: 237-243.
 Brunet C., Brylinsky J.M. & Lemoine Y., 1993 - *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 102: 69-77.
 Demmig-Adams B. & Adams W.W. III, 1992 - *Annu. Rev. Plant. Physiol. Plant Mol. Biol.* 43: 599-626.
 Duval J.C., Harker M., Rousseau B., Young A.J., Britton G. & Lemoine Y., 1992 - In N. Murata (Ed.), *Kluwer Acad. Pub. Research in Photosynthesis* 4: 581-584.
 Hager A. & Stransky H., 1970 - *Arch Mikrobiol.* 73: 77-89.
 Lemoine Y., Rmiki N.R., Zabulon G. & Cabioch J., 1993 - 10th Int. Symp. Carotenoids, Trondheim, Norway.
 Pfändel E. & Bilger W., 1994 - *Photosynth. Res.* 42: 89-109.

Guy LEVAVASSEUR (Station Biologique, C.E.O.B.M., U.P.R. 9042 CNRS, Univ. Pierre & Marie Curie (Paris VI), B.P.74, F. 29682, ROSCOFF Cedex).

La fluorescence : Applications à l'écophysiologie des grandes Algues marines

L'application la plus connue et la plus répandue de la fluorescence en phycologie portait, au moins jusqu'à ces dernières années, sur l'estimation des concentrations en chlorophylles *in vivo* du phytoplancton en utilisant les techniques développées par Lorenzen (1966).

En revanche, des Algues marines macrophytes, telles qu'*Ulva* ont pour leur part servi de "modèle" à l'étude de la fluorescence depuis les travaux pionniers de Kautsky (Kautsky & Franck, 1943). Les caractéristiques d'émission de fluorescence des différents groupes d'Algues ont été étudiées, en fonction de leur composition pigmentaire, par Fork et ses collaborateurs au début des années 80 (Fork, 1982 ; Fork & Mohanty, 1986...).

Les mesures de fluorescence chlorophyllienne fournissent des informations sur les mécanismes impliqués dans l'altération de l'énergie d'excitation lors des réactions photochimiques. A présent, il est prouvé que les modifications des cinétiques de fluorescence sont étroitement corrélées à des variations du processus photosynthétique. L'avènement récent de nouvelles techniques de mesures de fluorescence (Schreiber *et al.*, 1986) a permis de découpler nos moyens d'investigation des régulations affectant l'activité photosynthétique. Parmi les travaux de fluorescence les plus récents, la majorité concerne des applications aux Végétaux Supérieurs.

Au cours de cet exposé, il sera fait état de quelques résultats et études en cours ayant trait aux grandes Algues marines benthiques. Trois types d'applications seront plus particulièrement développés: les mesures de fluorescence et 1) la productivité photosynthétique -2) la photoinhibition -3) les conditions de vie des Algues.

1) - Les mesures de fluorescence et la productivité photosynthétique

Les techniques de fluorescence peuvent apparaître comme un précieux recours dans l'estimation de la production océanique. La productivité photosynthétique des Algues macrophytes est traditionnellement évaluée à partir de courbes de réponse de l'activité photosynthétique à l'éclairement incident (courbes P/I) réalisées bien souvent au laboratoire. Les mesures *in situ* sont longues et fastidieuses .

Des travaux récents ont mis en évidence une corrélation entre le "Rendement Quantique" (Φ) et le rapport F_v / F_m (Björkman, 1987; Björkman & Demmig, 1987). Cette corrélation a été également mise en évidence sur *Ulva* (Franklin *et al.*, 1992). Le rapport F_v / F_m s'avère être un indicateur de l'efficacité photochimique du PSII. Lorsque les plantes ne sont pas soumises à des stress, ce rapport est relativement constant (Genty *et al.*, 1989). Ce rapport F_v / F_m peut être mesuré très facilement et rapidement sur des thalles *in situ* et ce, de façon non intrusive pour les thalles. On peut donc penser qu'à l'avenir, après modélisation de nombreuses corrélations sur diverses espèces placées sous diverses conditions du milieu, il sera possible d'obtenir une estimation de leur productivité photosynthétique instantanée.

2) - Les paramètres de fluorescence et la photoinhibition

L'émission de fluorescence apparaissant comme une réaction compétitive de la réaction photochimique dans la déexcitation de la chlorophylle, l'évaluation de ses divers paramètres s'avère une technique privilégiée de l'étude de la photoinhibition et de ses mécanismes sous-jacents (photoprotection et photodommage). La photoinhibition de la photosynthèse, observée après une exposition d'un végétal à un flux de photons excessif, se manifeste par une diminution du rendement quantique (Φ) d'une part, et par une variation des caractéristiques de la fluorescence émise par le PS II (Franklin *et al.*, 1992): baisse de la F_m (quenching Q_i) et du rapport F_v / F_m , tandis que la F_0 est variable. Les résultats obtenus avec *Ulva* (Franklin *et al.*, 1992; Osmond *et al.*, 1993) présentés ici, permettent, entre autres, de faire la part entre les mécanismes de photoprotection et ceux liés au photodommage du PS II, mis en jeu lors d'un stress photoinhibant.

3) - La fluorescence et les conditions de vie des grandes Algues marines

Les grandes Algues marines benthiques sont soumises à des conditions environnementales très variables, tout particulièrement en Manche occidentale où l'amplitude des marées est loin d'être négligeable (9,60 m à Roscoff en vive eau d'équinoxe). Ainsi, selon leur localisation bathymétrique, elles pourront subir ou non l'alternance des marées, être soumises à des régimes lumineux très différents, subir ou non de larges variations de température...

- A titre d'exemples, des expériences réalisées au laboratoire et *in situ* ont montré que des thalles de *Fucus serratus* émergés lors de la marée basse, présentent une meilleure résistance à la photoinhibition (en développant des mécanismes de photoprotection) que ceux restés immergés (Cravello, 1993). Ces expériences précisent les observations de Huppertz *et al.* (1990) selon lesquelles la diminution d'activité photosynthétique des thalles émergés serait due non pas à la photoinhibition mais à la dessiccation, et plus le thalle serait desséché, moins il serait sensible au stress lumineux.

- Il a été montré sur *Porphyra* (Bose *et al.*, 1988) et sur *Ulva* (Beigbeder, 1992) que des espèces vivant dans l'infralittoral sont plus sensibles à la photoinhibition que celles poussant dans la zone intertidale.

- La concentration en carbone inorganique de l'eau de mer, *in situ*, n'est pas toujours saturante pour la photosynthèse (Levavasseur *et al.*, 1991); nous avons montré avec *Ulva rotundata* que lorsque les thalles sont carencés en carbone inorganique, leurs

facultés de photoprotection sont diminuées et leur sensibilité à la photoinhibition accrue (Osmond *et al.*, 1993)

- La disponibilité en éléments nutritifs, tels que l'azote, influe sur le statut photochimique des grandes Algues: elle modifie fortement la faculté qu'ont les thalles de s'acclimater ou non à de forts éclaircissements (Henley *et al.*, 1991).

- Par ailleurs, ces techniques de fluorescence ont été également employées pour étudier les capacités physiologiques des Ulves des "marées vertes" de la Baie de Lannion (proliférations liées à une eutrophisation du milieu) en comparaison avec leurs homologues fixées non eutrophisées. Ces mesures nous ont permis de mettre en évidence l'extraordinaire adaptation des Ulves des marées vertes à la prolifération sur l'estran. En effet, elles ont toujours une productivité maximale supérieure à leurs homologues benthiques et des capacités de photoprotection bien plus grandes leur permettant de profiter pleinement des forts éclaircissements disponibles en zone intertidale tout en résistant à l'émersion (Levavasseur, 1994).

En conclusion, les quelques exemples présentés au cours de cet exposé montrent que les techniques de fluorescence, utilisées en complément des mesures d'échanges gazeux, fournissent de précieux renseignements sur les mécanismes sous-jacents mis en jeu dans les régulations de la photosynthèse. En outre, elles présentent l'avantage par rapport à d'autres techniques plus conventionnelles d'être très sensibles, rapides et surtout non-intrusives. Leur application aux algues permet une approche plus performante et contribuera à améliorer notre connaissance du rôle et de l'importance des Algues dans l'écosystème côtier.

Références bibliographiques

- Beigbeder, A., 1992) - Mém. D.E.A. Océanologie biologique Paris VI, 15 pp.
- Bose S., Herbert S.K. & Fork D.C., 1988 - *Plant Physiol.*, 86 : 946-950.
- Björkman, O., 1987 - In: Photoinhibition, Kyle D.J., Osmond C.B. & Arntzen C.J. (Eds), Chapter 6.
- Björkman, O. & Demmig, B., 1987 - *Planta*, 170: 489-504.
- Cravello, C., 1993 - Mém. D.E.A. Océanologie biologique Paris VI, 15 p.
- Fork D.C. & Mohanty P., 1986 - In Light emission by Plants and Bacteria, Govindjee, Ames J. and Fork D.C. (Eds.), Academic Press, Orlando, pp. 453-496.
- Fork D.C., Oquist G. & Hoch G.E., 1982 - *Plant Sci. Lett.*, 14: 249-254.
- Franklin L.A., Levavasseur G., Osmond C.B., Henley W.J. & Ramus J., 1992 - *Planta*, 186, 399-408.
- Genty B., Briantais J-M. & Barber N.R., 1989 - *Biochim. Biophys. Acta*, 990: 87-92.
- Henley W.J., Levavasseur G., Franklin L.A., Osmond C.B. & Ramus J., 1991 - *Planta*, 184: 235-243.
- Henley W.J., Levavasseur G., Franklin L.A., Lindley S.T., Ramus J. & Osmond C.B., 1991 - *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 75: 19-28.
- Huppertz K., Hanelt D. & Nultsch W., 1990 - *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 66: 175-182.
- Kautsky H. & Franck U., 1943 - *Biochem. Z.*, 315: 156-175.
- Levavasseur G., Edwards G.E., Osmond C.B. & Ramus J., 1991 - *J. Phycol.*, 27: 667-672.
- Levavasseur G., 1994 - In: Eutrophisation des écosystèmes côtiers et cycles biogéochimiques de l'azote et du phosphore. (Rapport contrat PNO), 243-255.
- Lorenzen C.J., 1966 - *Deep-Sea Res.*, 13: 223-247.
- Osmond C.B., Ramus J., Levavasseur G., Franklin L.A. & Henley W.J., 1993 - *Planta*, 190: 97-106.
- Schreiber U., Schliwa U. & Bilger W., 1986 - *Photosynth. Res.*, 10: 51-62.

Catherine DUPRÉ, Dominique GRIZEAU et Jean-Claude GUARY (INTECHMER-CNAM, Laboratoire de Biotechnologies Marines, BP 324 50103 Cherbourg Cedex).

Approche écophysiological de la composition en phycobiliprotéines d'une algue marine *Rhodosorus marinus*.

La composition en pigments photosynthétiques de Rhodophycées et de Cyano-bactéries peut être modulée par divers paramètres de l'environnement (1, 2). La teneur en phycobiliprotéines dépend plus particulièrement de l'éclairement et de la teneur en azote des cellules (2, 3). Ces chromoprotéines, connues pour leur rôle de pigments accessoires au niveau de la photosynthèse, auraient également une fonction de réserve disponible pour la cellule lors de carence azotée (3,4). Cette dernière fonction a été relativement peu étudiée chez les Rhodophycées. Dans cette optique, nous avons recherché des conditions physiologiques susceptibles de dissocier ces deux fonctions. Les travaux présentés portent sur l'étude de l'évolution de la teneur en phycoérythrine de cellules placées d'une part en limitation azotée et d'autre part après levée de carence.

Quatre critères ont permis de retenir *Rhodosorus marinus* comme modèle biologique; des paramètres de croissance comparables à ceux de *Porphyridium cruentum*, une composition en phycobiliprotéines analogue aux autres Rhodophycées unicellulaires (5), l'absence de production de polysaccharides viscosifiants et une capacité naturelle à l'agrégation cellulaire (6, 7). Du point de vue écophysiological, cette dernière propriété facilite les opérations de transfert des cellules en milieux carencés.

Les résultats obtenus ont confirmé que les mécanismes de photoacclimatation conduisent, en absence de carence azotée, à des teneurs en phycoérythrine inversement proportionnelles aux flux lumineux. Ce phénomène se produit également lorsque les cellules sont maintenues durant huit jours en carence azotée; les teneurs en phycoérythrine tendent à se stabiliser à des valeurs inversement proportionnelles aux flux lumineux. L'analyse des cinétiques de disparition des phycobiliprotéines montre que celles-ci constituent la principale réserve en azote organique de *R. marinus* (3).

Les résultats présentés montrent qu'une levée de carence peut être induite par diverses sources d'azote organiques et inorganiques. Cette levée de carence se traduit par une accumulation de phycobiliprotéines dans des suspensions cellulaires incubées aussi bien à la lumière qu'à l'obscurité. Divers inhibiteurs agissent sur cette réponse physiologique. La cycloheximide provoque une inhibition quasi totale, alors que le chloramphénicol n'inhibe que 50% de la restauration en phycoérythrine. La réponse semble donc préférentiellement contrôlée par la synthèse protéique au niveau cytoplasmiques dans les cellules pré-carencées. Par contre, l'inhibition par le DCMU ne provoque qu'une inhibition partielle de l'accumulation de la PE dans les cultures éclairées.

La restauration partielle du pool de phycobiliprotéines à l'obscurité ou en présence de DCMU semble donc plaider en faveur de l'existence de situations physiologiques pour lesquelles les microalgues pourraient gérer l'accumulation de ces chromoprotéines en tant que réserve azotée.

(1) Levy I. & Gantt E., 1988 - *J. Phycol.* 24: 452-458.

(2) Levy I. & Gantt E., 1990 - *J. Phycol.* 26: 62-68.

(3) Dupré C., Guary J.C. & Grizeau D., 1994 - *Physiol. Plant.* 92: 521-527.

- (4) Allen M.M. & Hutchinson F., 1980 - *Arch. Microbiol.* 128: 1-7.
- (5) Gantt E., Lipschultz C.A., Grabowski J. & Zimmerman B.K., 1979 - *Plant Physiol.* 63: 615-620.
- (6) Dupré C., Guary J.C. & Grizeau D., 1995 - *Biotechnology Techniques* 9, 3: 185-190.
- (7) Giraud G., 1958 - *C. R. Acad. Sci. Ser. III*, 246: 3501-3504.

Nathalie BOURGOUGNON (ISOMer-SMAB, Faculté de Pharmacie, Nantes).

Activité antivirale et antiprolifératrice, *in vitro*, du polysaccharide sulfaté de *Schizymenia dubyi* (Rhodophyta, Gigartinales).

Les algues rouges marines contiennent notamment une part importante de polysaccharides et précisément des galactanes sulfatés (Usov, 1992). Leur activité antivirale, *in vitro*, est reconnue depuis les années 1950. Ils ont montré une inhibition de la réplication de virus comme ceux de la poliomyélite, de la grippe ou de l'*Herpes* virus. Récemment, il a été mis en évidence que les polysaccharides sulfatés, et de façon plus générale les substances chargées négativement, dites polyanioniques, inhibaient la réplication, *in vitro*, du virus d'immunodéficience humaine (VIH), responsable du SIDA. Il s'agit notamment des polysulfates tels que les carraghénanes, les sulfates de dextran, l'héparine ou les polysulfates de pentosan, et des polycarboxylates comme l'acide aurintricarboxylique. En 1987, l'équipe de Nakashima a montré qu'un polysaccharide sulfaté isolé à partir de l'algue rouge *Schizymenia pacifica* (Gigartinales, Nemastomataceae) possédait, *in vitro*, des effets inhibiteurs sur la réplication du VIH-1 et sur l'activité de la transcriptase inverse. Des analyses physico-chimiques de ce polymère ont suggéré son appartenance à la famille des λ -carraghénanes (Nakashima 1987 a, b).

L'objectif principal de ce travail, présenté au cours de cette séance, a été de caractériser le polysaccharide rencontré chez une autre espèce de *Schizymenia*, *S. dubyi* (Chauvin ex Duby) J. Agardh, récoltée en Sicile, et de tester à son tour ses propriétés antivirales, *in vitro*.

Les gamétophytes de *Schizymenia dubyi* collectés en Sicile, possèdent un hétéropolysaccharide sulfaté inhabituel, contenant de l'acide glucuronique (1). Pauvre en anhydro-3,6-galactose, ses propriétés rhéologiques sont celles d'un épaississant. Le polymère d'une masse moléculaire de 290.000, est constitué d'une structure principale rappelant le omicron-carraghénane sulfaté en C-2 et C-4, et de substitutions secondaires en 1,3,6; 1,4,6; 1,3,4 et 1,6.

Le polysaccharide présente, *in vitro*, une activité antitherpétique (HSV-1 DE₅₀ 30 $\mu\text{g ml}^{-1}$), sans montrer de toxicité sur la lignée de cellules Vero au-dessous de 200 $\mu\text{g ml}^{-1}$. Le mécanisme d'action a été attribué notamment à l'inhibition de l'attachement du virus sur les cellules-hôtes par interférence avec les processus d'adsorption. L'évaluation de l'activité anti-VIH-1 du polymère montre l'inhibition de la formation de cellules géantes, ou *syncytia*, et de l'activité de la transcriptase inverse à partir de 5 $\mu\text{g ml}^{-1}$, sans montrer de toxicité sur la lignée lymphocytaire MT4. L'efficacité maximale est observée lorsque les cellules sont traitées avant, au moment de l'infection et tout au long de l'infection. Le polymère sulfaté de *Schizymenia dubyi* présente une très haute spécificité en tant qu'inhibiteur de la réplication du VIH, *in vitro*. Il est, d'une part, non toxique pour les cellules lymphocytaires et il inhibe la formation des *syncytia*. Il offre

ainsi un avantage thérapeutique supplémentaire par rapport aux didéoxynucléosides (dont l'AZT) qui n'affectent pas le processus de formation des syncytia. D'autre part, son activité antivirale comprend un large spectre d'action qui s'étend à plusieurs virus enveloppés et non enveloppés dont l'*Herpes simplex* virus, de la stomatite vésiculaire et le virus de la poliomyélite. Il possède, par ailleurs, une activité antiprolifératrice, *in vitro*, sur la lignée de cellules bien différenciées telles que le carcinome bronchopulmonaire non-à-petites cellules (NSCLC). Le polysaccharide sulfaté est capable de bloquer à $60 \mu\text{g ml}^{-1}$ la prolifération des cellules pathologiques, en phase G 1 du cycle cellulaire et de façon irréversible. Ce mécanisme d'action représente l'une des caractéristiques de la différenciation terminale (2).

Le polysaccharide sulfaté de *Schizymenia dubyi* offre par conséquent plusieurs avantages. Cependant, avant toute application thérapeutique, il serait nécessaire de pouvoir préciser la structure fine du polymère, son éventuelle fragmentation en vue de l'obtention de fractions actives de faibles masses moléculaires, ses effets et sa toxicité *in vivo*.

- (1) Bourgougnon N., Roussakis C., Kornprobst J.M. & Lahaye M., 1994 - Effects *in vitro* of sulfated polysaccharide from *Schizymenia dubyi* (Rhodophyta, Gigartinales) on a non-small-cell-bronchopulmonary carcinoma line (NSCLC-N6). *Cancer Letters*, 85: 87-92.
- (2) Bourgougnon N., Lahaye M., Chermann J.C. & Kornprobst J.M., 1993 - Composition and antiviral activities of sulfated polysaccharide from *Schizymenia dubyi* (Rhodophyta, Gigartinales). *Biorganic and Medicinal Chemistry Letters*, 3: 1141-1146.

Isabelle FOURNET (Laboratoire d'Ecophysiologie et Biochimie des Algues Marines, Université de Bretagne Occidentale, Faculté des Sciences, 6 av. le Gorgeu, 29200 Brest).

Synthèse et dégradation des polysaccharides de l'algue rouge *Solieria chordalis* en fonction des conditions de culture.

L'amidon floridéen représente au même titre que l'amidon des plantes supérieures, une source de réserves énergétiques pour les algues rouges. C'est un polymère de grande taille constitué d'enchaînements d'unités glucose liées en α 1-4 et β 1-6. Dans le cadre de l'étude des voies de biosynthèses des polysaccharides chez certaines Rhodophytes, nous avons cherché les conditions de culture pouvant induire des synthèses puis des dégradations de l'amidon floridéen chez une algue en culture *Solieria chordalis*.

D'après nos résultats il est possible d'orienter le métabolisme de *Solieria*: d'une part on peut provoquer la synthèse de l'amidon floridéen en plaçant l'algue (préconditionnée 1 semaine à l'obscurité et ainsi appauvrie en amidon) sous un éclaircissement de $200 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ et en eau de mer naturelle; d'autre part il est possible de provoquer, consécutivement à cet enrichissement, la dégradation de l'amidon accumulé en diminuant l'éclaircissement ($50 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$) et en enrichissant le milieu en nutriments.

L'utilisation du ^{14}C comme traceur a montré que, lorsque *Solieria* est placé en conditions d'utilisation de son amidon, parallèlement à une réduction de la radioactivité totale de l'amidon floridéen témoignant de sa dégradation, une augmentation de marquage a lieu dans les carraghénanes. Ces résultats militent en faveur de l'hypothèse

selon laquelle les produits de dégradation de l'amidon floridéen chez cette *Solieria* pourraient être utilisés par l'algue pour la synthèse des carraghénanes.

Aux vues de ces résultats, nous émettons l'hypothèse que sous des conditions de cultures bien définies *Solieria chordalis* utilise son amidon pour la synthèse des carraghénanes.

Christine CHABROL, Annie PRAUD, Robert VALLS* et Louis PIOVETTI (Laboratoire de Recherches de Chimie marine des Organométalliques, Université de Toulon et du Var, BP 132, 83957 La Garde cedex; * Laboratoire d'Analyse et de Valorisation des Biomolécules, I.U.T. de Marseille, BP 157, 13388 Marseille cedex 13).

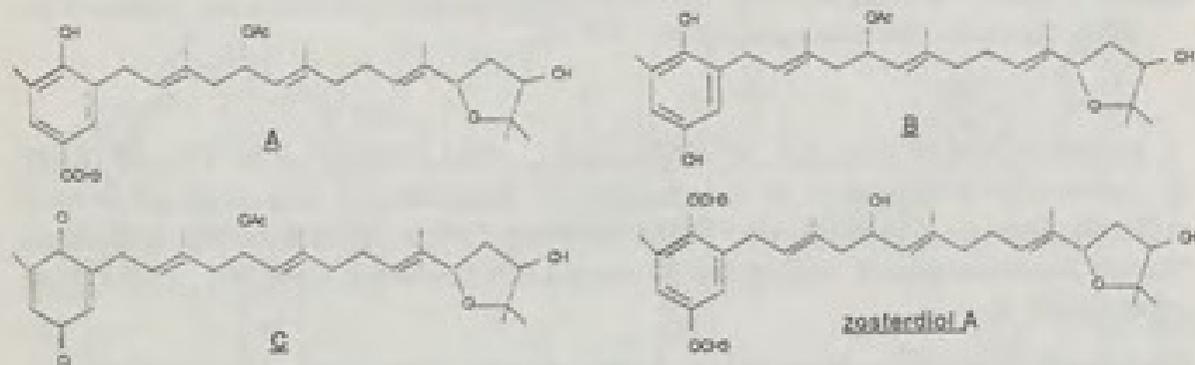
Les méroditerpènes de *Cystoseira crinita*. Leur contribution à l'étude chimiotaxonomique de l'espèce.

Les méroditerpènes sont des diterpènes à biogénèse mixte comprenant un noyau méthyl-hydroquinonique ou méthyl-quinonique auquel est fixée une chaîne latérale diterpénique qui peut être linéaire, cyclisée ou réarrangée. Ils sont considérés par certains auteurs comme des marqueurs chimiotaxinomiques du genre *Cystoseira* (Piattelli, 1990; Valls *et al.*, 1993).

Dans cette communication, nous décrivons les méroditerpènes de *Cystoseira crinita* (Desfontaines) Bory in Montagne, une algue brune de la famille des Cystoseiracées récoltée, sur la côte méditerranéenne varoise, de Six-Fours (Le Brusç) à Saint-Raphaël (Boulouris).

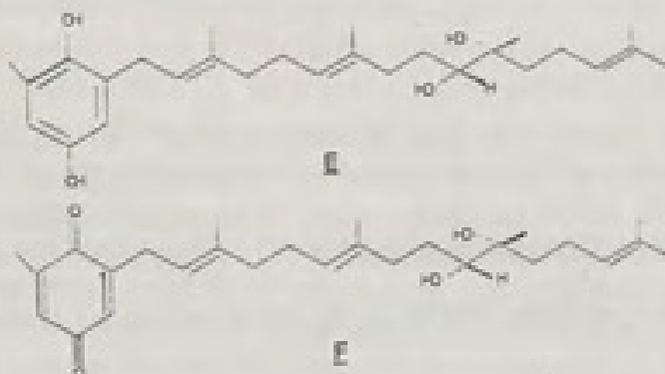
Les nouveaux métabolites (A, B et C) dérivent du zosterdiol A (D), un méroditerpène isolé d'une espèce de profondeur (*Cystoseira zosteroides* (Turner) C. Agardh)) par des auteurs siciliens (Amico *et al.*, 1989).

Leur isolement a été effectué par des méthodes de chromatographie à partir de l'extrait étheré de l'algue sèche, et l'élucidation de leur structure a été réalisée grâce à des techniques de physico-chimie structurale (UV, IR, SM, RMN 1D et 2D).



Ces résultats montrent que la structure chimique caractéristique de *Cystoseira crinita* récoltée sur la côte varoise est le méroditerpène B accompagné de son dérivé méthoxylé en C4' (A) et parfois de son dérivé quinonique C.

A l'inverse, des auteurs siciliens ont précisé que la même espèce récoltée sur la côte sicilienne est caractérisée par la structure chimique E accompagnée de son dérivé quinonique F (Amico *et al.*, 1988).



Il semblerait donc que l'on puisse distinguer deux "variétés chimiques" de l'espèce: la variété varoise avec le méroditerpène B et la variété sicilienne avec le composé E. Ces deux "variétés chimiques" peuvent être classées dans le groupe des espèces à méroditerpènes linéaires de la classification chimique du genre *Cystoseira* proposée par Valls *et coll.* (Valls *et al.*, 1993).

En complément de l'étude chimiotoxinomique, la variation saisonnière de la composition en méroditerpènes de la "variété chimique" varoise, basée sur une technique de dosage par chromatographie liquide haute performance, sera également présentée.

Amico V., Piatelli M., Neri P. & Ruberto G., 1988 - Meroditerpenoids from *Cystoseira* spp., *J. Nat. Prod.* 51: 191-192.

Amico V., Neri P., Oriente G. & Piatelli M., 1989 - Tetraprenyltoluquinols derivatives from the brown alga *Cystoseira zosteroides*, *Phytochemistry* 28: 215-219.

Piatelli M., 1990 - Chemistry and taxonomy of Sicilian *Cystoseira* species, *New J. Chem.*, 14: 77-782.

Valls R., Piovetti L. & Praud A., 1993 - The use of diterpenoids as chemotaxonomic markers in the genus *Cystoseira*, *Hydrobiologie*, 260/261: 549-556.

V. MESGUICHE¹, R. VALLS¹, A. VARGAS¹, L. PELLEGRINI² et M. PELLEGRINI²
 (1. Laboratoire d'Analyse et de Valorisation des Biomolécules, Université d'Aix-Marseille III, Traverse Charles Susini, 13388 Marseille Cedex. 2. Laboratoire de Biologie Marine Fondamentale et Appliquée, 70 route Léon Lachamp, Case 901, 13288 Marseille Cedex 9).

Variations de la composition chimique de *Cystoseira amentacea* variété *stricta*.

Dans un précédent travail, nous avons décrit pour *Cystoseira amentacea* variété *stricta*, l'existence de variation de composition selon le lieu et selon la saison de récolte, variations que l'on avait qualifiées respectivement de type géographique et de type saisonnier (Valls *et al.*, 1993a). Dans ce travail, nous nous sommes intéressés aux

variations saisonnières; nous avons récolté les deux types d'algues (type I Sausset les pins, type II Toulon) mois par mois, sur une année. Nous avons ensuite évalué la quantité d'extrait étheré contenu dans les deux types d'algues, en fonction du mois de récolte (figure 1). Les courbes obtenues montrent que le pourcentage d'extrait évolue de manière semblable pour les deux types d'algues.

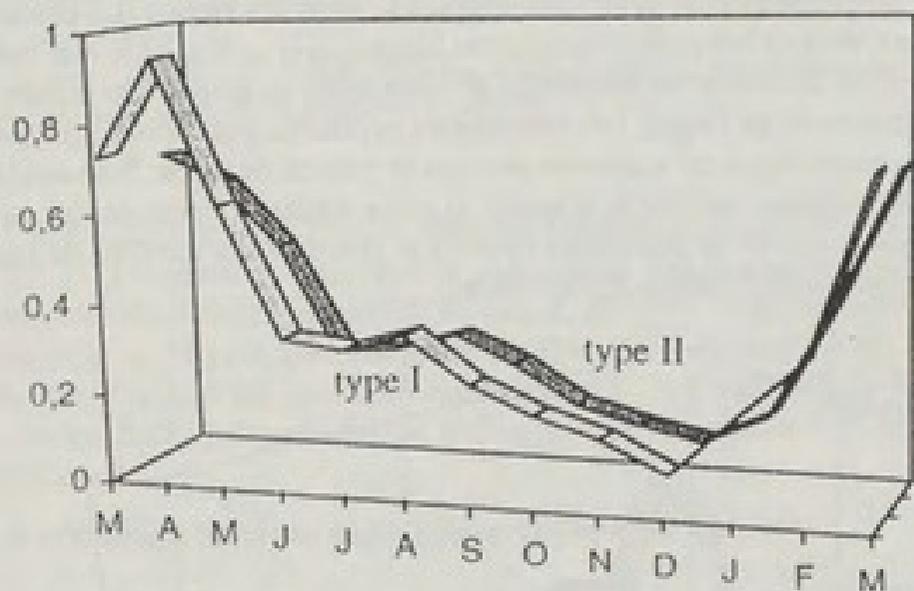


Figure 1 - % Ext / A.S.

Les métabolites majoritaires contenus dans l'extrait étheré ont été isolés: le cystokétal, le chromane du cystokétal, molécules déjà isolées et identifiées lors de précédents travaux (Amico *et al.*, 1982 et 1987), la méthoxy-bifurcarénone, le chromane du cystokétal non méthylé, la cystoquinone et le chroménol qui sont de structure originale (Valls *et al.*, 1993b) [voir figure 2].

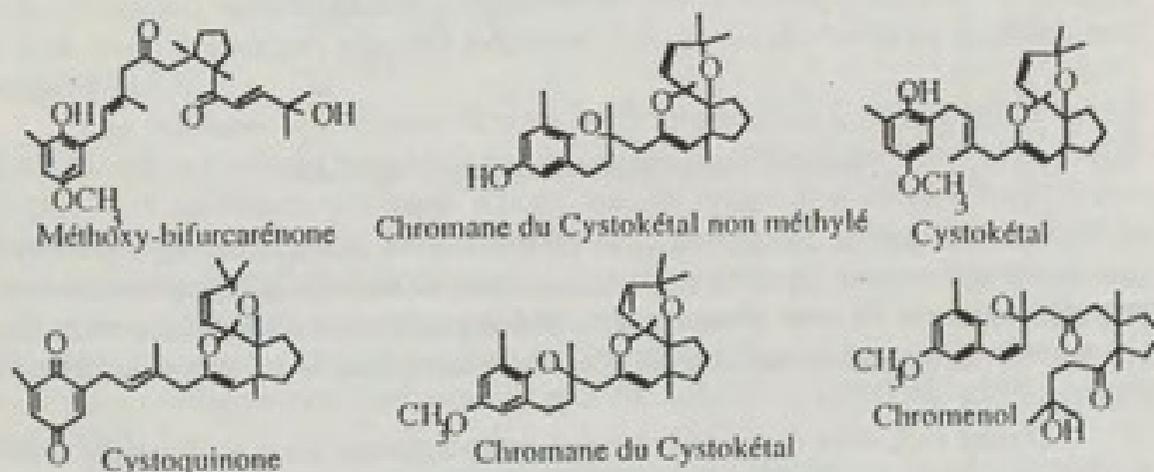


Figure 2

Nous nous sommes intéressés ensuite à la quantité des composés présents dans les algues. Nous présentons ici les résultats des dosages concernant les principaux métabolites du type I; nous avons suivi tout au long de l'année, l'évolution quantitative (en % massique par rapport à l'algue sèche) de quatre de ces métabolites (voir figure 3). La cystoquinone est présente en très faible quantité par rapport aux autres métabolites, cependant sa concentration est maximale pendant la période où l'algue est fertile; la présence de ce métabolite est donc peut-être reliée à cette fonction. Le chromane du cystokétal non méthylé est présent en quantité significative et l'on note une concentration maximale en décembre; ce métabolite pourrait donc participer à la préparation de la phase de croissance de l'algue. Le chromane du cystokétal n'est présent que ponctuellement et sa concentration est maximale pendant la période de repos. Il ne semble donc pas nécessaire à l'algue quand elle a atteint sa taille adulte; on peut penser qu'il a un rôle de protection contre les prédateurs (oursins et poissons) au moment où l'algue est vulnérable (petite taille en début de croissance).

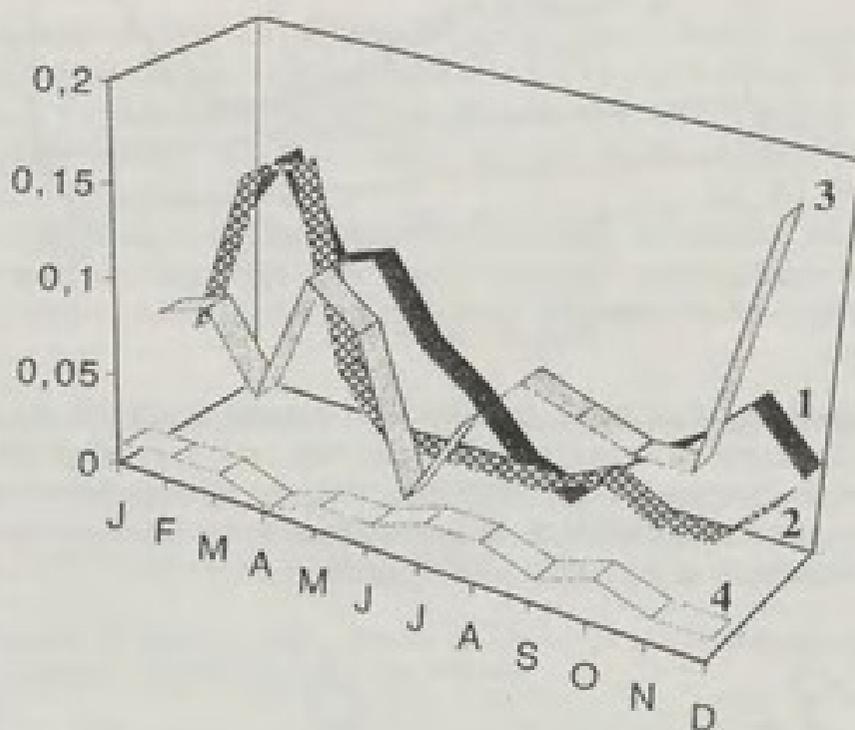


Figure 3 - Pourcentage des composés / algue sèche

Pour essayer de comprendre plus précisément la fonction de ces métabolites, nous avons réalisé deux sortes de tests. Nous avons fait tester la méthoxybifurcarénone et le chroménol sur les oeufs d'oursins: nous avons trouvé une faible activité antimittotique pour le chroménol et une activité plus importante pour la méthoxybifurcarénone ($ED_{50} = 12 \mu\text{g ml}^{-1}$).

D'autre part, nous avons fait des tests antiradicalaires sur cinq des métabolites: le cystokétal, le chromane du cystokétal, la méthoxy-bifurcarénone, la cystoquinone et le chroménol; seuls deux sont actifs: la cystoquinone et le chromane du cystokétal possèdent une activité antiradicalaire notable par rapport au témoin.

Références

- Amico V., Oriente G., Piatelli M., Ruberto G. & Tringali C., 1982 - A Quinone-Hydroquinone Couple from the Brown Alga *Cystoseira stricta*. *Phytochemistry* 21, 2: 421-424.
- Amico V., Oriente G., Neri P., Piatelli M. & Ruberto G., 1987 - Tetraprenyltoluquinols from the Brown Alga *Cystoseira stricta*. *Phytochemistry*, 26, 6: 1715-1718.
- Valls R., Mesguiche V., Pellegrini L. & Pellegrini M., 1993a - Variation de la composition en méro-diterpènes de *Cystoseira amentacea* var. *stricta* sur les côtes méditerranéennes. *Cryptogamie, Algol.* 14, 2-3: 92-93.
- Valls R., Piovetti L. & Praud A., 1993b - The use of diterpenoids as chemotaxonomic marker in the genus *Cystoseira*. *Hydrobiologia* 260-261, 549-556.

Robert VALLS¹, Elisabeth PÉTARD¹, Philippe AMADE², Louis PIOVETTI¹ et Jacques ARTAUD¹ (1. Laboratoire d'Analyse et valorisation des Biomolécules, Université d'Aix-Marseille III, 142, Traverse Charles Susini, BP 157, 13388 Marseille Cedex 13; 2. Laboratoire de Physiologie Cellulaire et Comparée, Université de Nice-Sophia Antipolis, Parc Valrose, BP 71, 06108 Nice Cedex 02. 3. Laboratoire de Recherche de Chimie Marine des Organométalliques, Université de Toulon et du Var, BP 132, 83957 La Garde Cedex).

Étude de la fraction lipidique de l'algue verte *Caulerpa taxifolia*.

L'algue verte *Caulerpa taxifolia* (Vahl) C. Agardh Ulvophycée (Caulerpales) introduite accidentellement en Méditerranée a colonisé de grands territoires en une décennie et différents extraits présentent une toxicité (Pesando *et al.*, 1994). Les risques écologiques ainsi que les risques de transfert dans la chaîne alimentaire (qui peut aboutir à l'homme) ont conduit à une étude approfondie de la caulerpényne qui est le métabolite secondaire le plus important de la fraction lipidique.

Ce travail a montré que le taux de caulerpényne dans *Caulerpa taxifolia* dépend des conditions de conservation et de traitement de l'algue depuis sa récolte jusqu'au dosage de la toxine (Valls *et al.*, 1994; Amade *et al.*, 1994). Les traitements classiques de lyophilisation ou de séchage qui, généralement, ne modifient peu ou pas la composition chimique des algues, affectent fortement, dans le cas de *Caulerpa taxifolia*, cette composition.

Des variations importantes de taux de ce métabolite ont pu être mises en évidence suivant la nature du traitement mis en oeuvre: fixation à l'alcool, séchage, congélation, ... Les meilleures techniques d'extraction, de dosage et de stockage sont proposées après une étude de la dégradation de la caulerpényne dans différents milieux (température, acidité, dans l'eau de mer, ...).

Les variations saisonnières et bathymétriques du taux de caulerpényne sont présentées et corrélées à la température de l'eau et à la lumière reçue. On observe que les frondes contiennent environ trois fois plus de caulerpényne que les stolons (Amade *et al.*, 1995).

Les algues élevées en aquarium présentent une diminution rapide du taux de caulerpényne. L'ensemble des variations (saisonnières, bathymétriques, selon l'échantillon, selon le traitement, ...) rend délicate l'interprétation de l'influence de cette toxine

sur les animaux marins herbivores nourris à partir d'algue d'aquarium. Une approche plus sûre de la dispersion de la caulerpényne dans la chaîne alimentaire consiste peut-être à additionner la nourriture des animaux de caulerpényne pure (ou d'extrait d'algue) afin de maîtriser ce paramètre.

Traitement de l'algue	% de caulerpényne / algue sèche totale	
	février 1994	novembre 1994
Fixée dans l'alcool sur place	1,4	---
Fixée dans l'alcool dès réception	1,3	2,4
Séchée à l'étuve ventilée à 40°C	1,2	3,4
Séchée à l'étuve ventilée à 60°C	1,5	4,2
Séchée à l'étuve ventilée à 80°C	1,8	5,2
Congelée puis extraite à l'alcool	0,4	0,1
Congelée, séché, extraite à l'éther	0,3	0,1
Conservée 15 jours en aquarium	0,8	---
Conservée 28 jours en aquarium	0,7	---
Conservée 38 jours en aquarium	1,2	---

Le dosage de la caulerpényne dans les animaux marins nécessite de nombreuses précautions en raison des interférences possibles de composés ayant un comportement chromatographique identique à celui de la caulerpényne. Des résultats sont proposés et on note que la présence de cette toxine dans les animaux (aplysies, gonades d'oursin, moules, mullets et serrans) n'a pas été mise en évidence ou en quantité très faible (une dizaine de ppm). La caulerpényne ne semble pas accumulée dans une chaîne alimentaire mais on constate des modifications dans l'organisme des animaux qui l'ont consommée. On peut penser qu'elle est en partie métabolisée et agit sur les organites des animaux qui la consomment sous une forme chimique modifiée qu'il est nécessaire d'identifier et de doser. Des composés non signalés précédemment ont été isolés de l'extrait: il s'agit du phytol et d'un acide gras ramifié dont la structure est en cours de détermination. Ces composés comme la caulerpényne peuvent conduire à une valorisation dans différents domaines du fait de leur structure chimique.

Valls R., Artaud J., Amade P., Vicente N. & Piovetti L., 1994 - Determination of caulerpenyne a toxin from the green alga *Caulerpa taxifolia* (Caulerpaceae). *J. Chromatogr. A* 663, 1: 114-118.

Amade P., Valls R., Bouaïcha N., Lemée R. & Artaud J., 1994 - Méthodes de dosages de la caulerpényne produite par *Caulerpa taxifolia*. In: *First International Workshop on Caulerpa taxifolia*, Nice, 17-18 janvier 1994. Ed. GIS Posidonie, Marseille, France.

Pesando D., Lemée R., Durand-Clement M., Dubreil A., Amade P., Valls R., Berhaud J., Pedrotti M.L., Fenaux L., Guerreiro A., Pietra F. & Meinesz A., 1994 - Risques liés à la toxicité de *Caulerpa taxifolia*. In: *First International Workshop on Caulerpa taxifolia*, Nice, 17-18 janvier 1994. Ed. GIS Posidonie, Marseille, France.

Amade P., Lemée R., Pesando D., Valls R. & Meinesz A., 1995 - Variations de la production de caulerpényne dans *Caulerpa taxifolia* de Méditerranée. In: *International Workshop on Caulerpa taxifolia*, Barcelone, 17-18 janvier 1995. Ed. GIS Posidonie, Marseille, France.

J.Y. FLOCH, R. PAJOT et V. MOURET (Laboratoire d'Ecophysiologie et Biochimie des Algues marines, Université de Bretagne Occidentale, B.P. 809, 29285 Brest Cedex).

Propagation de l'algue brune japonaise *Undaria pinnatifida* (Harv.) Sur. sur les côtes atlantiques françaises.

L'algue brune *Undaria pinnatifida* est une laminaire originaire de l'Asie du Sud-Est. Elle a été introduite en 1983 sur les côtes atlantiques françaises par l'Ifremer lors d'essais de culture en mer ouverte à l'île de Groix, à l'île d'Ouessant et dans l'estuaire de la Rance (Pérez *et al.*, 1984). Des observations effectuées à l'île d'Ouessant quelques années plus tard avaient permis d'établir que l'algue s'était échappée de son périmètre de culture et qu'elle se reproduisait librement *in situ*: la population sauvage d'*Undaria* y était estimée à plus de 20.000 sporophytes au printemps de 1988 et l'algue était considérée comme une espèce nouvelle pour l'Atlantique (Floch *et al.*, 1991). Des observations réalisées plus tard à St Malo ont montré que l'algue s'était établie également dans cette région, sur substrat rocheux, parmi les laminaires locales, non loin du site de culture de la Rance (Castric-Fey *et al.*, 1993).

Une expérience d'ensemencement de spores sur fond rocheux a été tentée à Ouessant, en 1988, dans le but de tester les aptitudes d'*Undaria pinnatifida* à s'installer dans son nouveau biotope. Des sporophylles mûres étaient placées, près du fond, le long de transects choisis dans trois situations hydrodynamiques différentes de la baie de Lampaul: abritée, semi-abritée et battue. L'ensemencement était réalisé depuis le niveau des basses mers jusqu'à des profondeurs de -15 mètres, parallèlement sur des fonds préalablement dénudés et sur des fonds où la flore locale était laissée en place.

Les résultats ont confirmé que *Undaria pinnatifida* était apte à se fixer sur les fonds rocheux, mais seulement 20 sporophytes étaient retrouvés cinq mois après le début de l'expérience, sur le site expérimental, alors que 600 sporophylles mûres avaient été initialement placées près du fond. En revanche l'algue brune *Saccorhiza polyschides* est apparue, dans le même temps, la plus apte à coloniser les surfaces préalablement dénudées, un résultat qui milite en faveur d'une possible compétition pour l'occupation du substrat entre l'algue autochtone et l'algue récemment introduite.

Par ailleurs, des observations réalisées à différents endroits de la baie de Lampaul à Ouessant, pendant la période de 1988 à 1993, ont montré que le champ de culture de *Undaria pinnatifida*, toujours en activité pendant cette période, était la source de propagation de l'algue le long de la côte Sud de la baie. *Undaria* s'est fixée parmi les algues autochtones depuis le niveau des basses mers de morte eau jusqu'à -18 mètres de profondeur, avec une prédilection pour les niveaux à *Himantalia elongata*. On l'a trouvée également dans les cuvettes de l'estran situées près des basses mers. D'après ces observations il semblerait que *Undaria pinnatifida* subisse une forte concurrence de la part des laminaires pérennantes locales: la densité de l'algue introduite était notablement plus faible là où la densité des laminaires autochtones était la plus élevée.

D'autres essais de culture d'*Undaria pinnatifida* sont venus s'ajouter aux précédents ces dernières années en différents sites des côtes bretonnes: dans tous les cas l'algue introduite est retournée à l'état sauvage à partir du site de culture, et elle s'y est maintenue même dans les cas où la culture a été abandonnée depuis plusieurs années (Groix, Aberwrach, Lézardrieux, St Malo, Sein). L'algue se propage de proche en pro-

che parmi les espèces locales. De plus, dans tous ces sites, l'algue se révèle particulièrement apte à s'installer sur les structures artificielles (flotteurs, filières à moules, etc...). Elle croît vigoureusement chaque année depuis l'automne jusqu'à l'été.

Enfin dans trois sites: Granville (C. Billard, communication personnelle), Perros Guirec et rade de Brest (nos observations personnelles), l'algue *Undaria pinnatifida* a été retrouvée fixée sur les pontons des ports de plaisance sans qu'aucun essai de culture n'ait été signalé dans les environs immédiats. Ces observations posent le problème des différents modes de propagation de l'espèce sur nos côtes. Le fait que nous ayons observé de jeunes sporophytes d'*Undaria pinnatifida* fixés sur la coque de bateaux, sous la ligne de flottaison, à Granville en 1994, pourrait signifier que l'algue se sert des coques de bateau comme véhicule. Dès lors il faut s'attendre à voir *Undaria pinnatifida* poursuivre sa croisière dans les divers ports européens dans un proche avenir. Elle a d'ailleurs déjà été signalée en Galice (Santiago Caamano *et al.*, 1990) et à Venise (Curiel *et al.*, 1994).

Bibliographie

- Castric-Fey A., Girard A. & L.Hardy-Halos M. Th., 1993 - The distribution of *Undaria pinnatifida* (Phaeophyceae, Laminariales) on the coast of St. Malo (Brittany, France). *Bot. Mar.* 36: 351-358.
- Curiel D., Rismondo A., Marzocchi M. & Solazzi A., 1994 - *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar (Laminariales, Phaeophyta) nella laguna di Venezia. *Lavori Soc. Ven. Sc. Nat.* 19: 121-126.
- Floch J.Y., Pajot R. & Wallentinus L., 1991 - The japanese brown alga *Undaria pinnatifida* on the coast of France and its possible establishment in European waters. *J. Cons. int. Explor. Mer* 47: 379-390.
- Pérez R., Kaas R. & Barbaroux O., 1984 - Culture expérimentale de l'algue *Undaria pinnatifida* sur les côtes de France. *Sc. Pêche* 343: 1-15.
- Santiago Caamano J., Duran Neira C. & Acuna Castroviejo R., 1990 - Aparicion de *Undaria pinnatifida* en las costas de Galicia (España). Un nuevo caso en la problematica de introduccion de especies foraneas. C.I.S., Santiago de Compostela, Informes tecnicos, n° 3: 1-43.

C. BILLARD, J. FRESNEL et V. VERON (Laboratoire de Biologie et Biotechnologies Marines (Phycologie), Université de Caen Basse-Normandie, 14032 Caen Cedex, France).

A la découverte des Chlorarachniophyceae, à propos d'une espèce de *Chlorarachnion* en culture à Caen.

L'algue qui a été isolée à partir d'un prélèvement provenant de l'Adriatique possède des propriétés odorantes et 3 types de cellules en culture: coccoïdes à paroi plus ou moins épaisse, amiboïdes et flagellées. Le stade coccoïde est largement dominant. Les cellules amiboïdes, essentiellement unipolaires, peuvent s'anastomoser grâce à leurs prolongements filopodiaux mais ne constituent pas de réseau plasmodial étendu. Le stade amiboïde montre des capacités phagotrophes mais facultatives car l'algue est aisément cultivable en absence de proies. Les zoïdes sont uniplastidiés, dépourvus de stigma et uniflagellés, le fouet étant enroulé autour de la cellule et inséré dans son tiers antérieur.

Au niveau cytologique, l'algue est caractérisée par de nombreux plastes vert vif non amylières, munis chacun d'un pyrénioïde très proéminent et d'abondants granules de réserves solides et cytoplasmiques. Les cellules coccoïdes vacuolisées accumulent en outre des particules orangées plus ou moins volumineuses et susceptibles d'être expulsées. Les chloroplastes ont une structure agranaire, sans lamelle périphérique. Chaque plaste est entouré par quatre membranes, les deux membranes de l'enveloppe plastidiale et deux autres constituant le réticulum endoplasmique chloroplastique (CER). La membrane externe du CER, sans ribosomes, ne présente pas de relations avec l'enveloppe nucléaire. A chaque plaste est associé un nucléomorphe situé à la base du pyrénioïde et localisé dans le compartiment périplastidial entre l'enveloppe plastidiale et le CER. Outre le nucléomorphe, ce compartiment renferme des ribosomes mais aucun granule de réserves. Chaque pyrénioïde, incisé verticalement par un prolongement du compartiment périplastidial, est surmonté d'une calotte de réserves. Les mitochondries sont caractérisées par des crêtes tubulaires.

L'ensemble de ces particularités morphologiques et cytologiques place sans ambiguïté cet organisme parmi les Chlorarachniophycées, classe récemment décrite (1) de microalgues vertes, marines, à caractères amiboïdes. Pour l'heure deux genres seulement sont reconnus, *Chlorarachnion* (2 espèces) et *Cryptochlora* (1 espèce), et nous considérons provisoirement notre organisme comme une nouvelle espèce de *Chlorarachnion*. Seules les espèces de ce genre ont été examinées au niveau ultrastructural. Elles présentent une grande homogénéité sauf en ce qui concerne le nucléomorphe: tantôt localisé à la base du pyrénioïde - *Ch. globosum* (2) et *Ch. sp. nov.* - tantôt serti à son extrémité distale comme chez *Ch. reptans* (1). La localisation spatiale du nucléomorphe pourrait éventuellement servir de base à une nouvelle coupure générique.

L'originalité du phylum des Chlorarachniophytes proposé dès 1984 par Hibberd & Norris sera soulignée. Outre des particularités propres (organisation de la cellule flagellée) ces organismes combinent en effet des caractères de différentes lignées

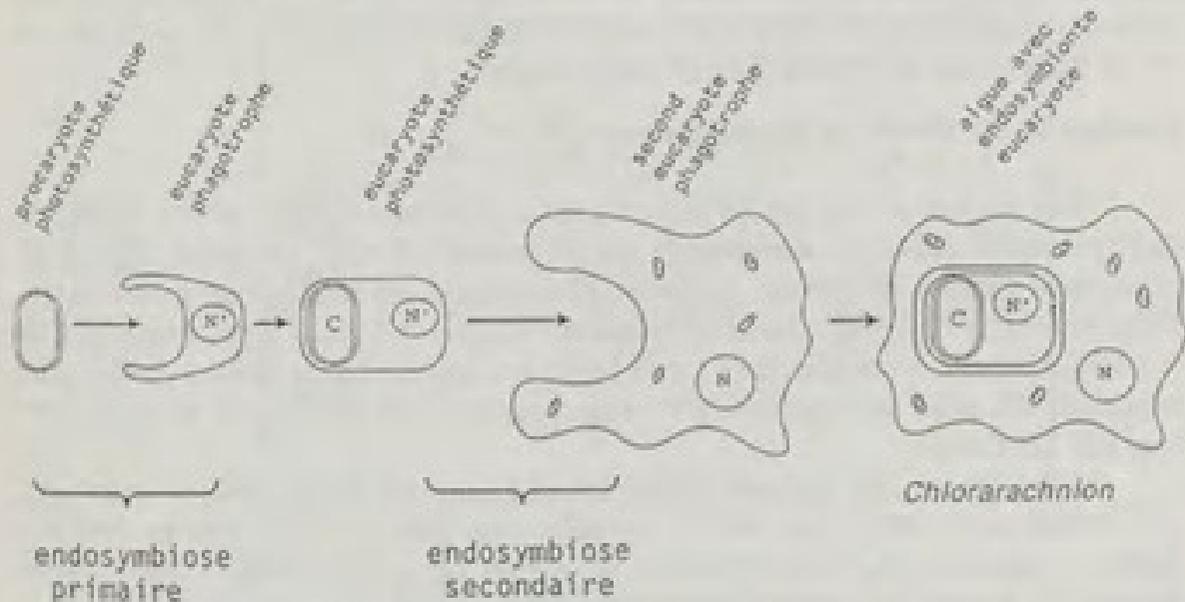


Fig. 1 - Schéma illustrant les événements symbiotiques hypothétiques à l'origine de l'acquisition des chloroplastes chez les Chlorarachniophycées (d'après Mc Fadden *et al.*, 1994).

algales. En dehors des Cryptophycées, les Chlorarachniophycées sont les seules algues où la présence d'un nucléomorphe est attesté (3). Il contient trois chromosomes codant notamment pour les ARN ribosomiaux du compartiment périplastidial (4). Comme les Cryptophycées, les Chlorarachniophycées sont des organismes chimères résultant d'une double endosymbiose.

La composition pigmentaire des Chlorarachniophycées, avec présence notamment de chlorophylles a et b (5), laisse à penser que l'eucaryote photosynthétique phagocyté au cours de la symbiose secondaire aurait été une Chlorophyte, voire un ancêtre des Prasinophycées.

Les résultats préliminaires de la composition stérolique d'une Chlorarachniophycée sont présentés pour la première fois ici. Des mono-, di- et triméthylstérols ont été détectés sous forme libre, estérifiée et acylée glycosylée. Ces stérols ne correspondent pas à ceux identifiés chez les Prasinophycées et les Chlorophycées ou les Cryptophycées (6) mais les molécules semblables ont déjà été identifiées chez la plupart des Dinophycées et chez certaines Raphidophycées (6).

Références

- (1) Hibberd D.J. & Norris R.E., 1984 - *J. Phycol.* 20: 310-330.
- (2) Ishida K. & Hara Y., 1994 - *Phycologia* 33: 351-358.
- (3) Ludwig M. & Gibbs S.P., 1989 - *J. Phycol.* 25: 385-394.
- (4) McFadden G.I., Gilson P.R., Hofmann C.J.B., Adcock G.J. & Maier U., 1994 - *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 91: 3690-3694.
- (5) Sasa T., Takaichi S., Hatakeyama N. & Watanabe M.M., 1992 - *Plant Cell Physiol.* 33: 921-925.
- (6) Patterson G.W., 1992 - *Physiology and biochemistry of sterols* (Patterson G.W. & Ness W.D., eds.) American Oil Chemists' Society, Champaign: 118-157.

Alain COUTÉ¹ et Nicolas BAILLY² (1. Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire de Cryptogamie, 12 rue Buffon, F-75005 Paris, France. 2. Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire d'Ichtyologie Générale et Appliquée, 43 rue Cuvier, F-75231 Paris Cedex 05, France. E-Mail: bailly@mnhn.fr).

Un bilan de dix années de Phycologie européenne.

Les travaux publiés par les phycologues européens dans cinq revues classiques de Phycologie à diffusion internationale ont été recensés. Il s'agit de *British Phycological Journal* (devenu récemment *European Phycological Journal*), *Cryptogamie: Algologie*, *Journal of Phycology*, *Nova Hedwigia* et *Phycologia*. L'étude a pris en compte les dix dernières années (de juin 1983 à juin 1993) et a concerné près de 800 articles dont le premier auteur est un ressortissant d'un pays européen ou évolue dans un laboratoire d'un état de l'Europe.

L'analyse de ces travaux montre que l'Angleterre est le pays le plus actif (31,1%) suivie par la France (20,7%) et l'Allemagne (11,3%). Elle met en évidence également que la revue *British Phycological Journal* vient en tête avec 31,5% d'articles publiés par des auteurs européens. Il ressort aussi que les algues pluricellulaires sont plus étudiées (54,2%) que les unicellulaires, et que les marines (52,4%) prédominent sur les dulçaquicoles. Les recherches concernent préférentiellement les pluricellulaires

(64%) parmi les marines, et les unicellulaires (61,3%) parmi les dulçaquicoles. Par ailleurs, plus de 80% des investigations portent sur cinq groupes seulement parmi lesquels arrivent en tête les Chlorophytes (28,4%), suivis des Rhodophytes (16,2%), des Diatomophycées (15,1%), des Cyanophytes (11,6%) et des Dinophycées (11,4%). Enfin, morphologie et ultrastructure associées constituent le thème prioritaire (46,7%) précédant ainsi la physiologie (27,9%).

Cet examen bibliographique, incomplet car ne prenant en compte que cinq des journaux phycologiques d'audience internationale, donne cependant une image intéressante des tendances européennes de la discipline durant la dernière décennie. Il fait ressortir aussi l'importance du nombre de taxons nouveaux décrits (165). Effectués sans l'aide de base de donnée informatisée préétablie, il met également en évidence l'avantage d'une numérisation rationnelle des données de la littérature et le rôle fondamental du choix judicieux des mots-clés, tant des points de vue taxinomique que thématique. Une telle démarche réalisée à l'échelle mondiale permettrait une synthèse à intervalle de temps réguliers en même temps qu'une analyse de l'évolution des tendances afin de recadrer les axes de recherches.

G. TREMBLIN¹ et J.M. ROBERT² (1. Laboratoire de Biologie et Physiologie Végétales, Faculté des Sciences, Université du Maine, 72017 Le Mans. 2. Laboratoire de Biologie Marine, (EP CNRS 61), ISOMER, Université de Nantes, 2 rue de la Houssinière, 44072 Nantes Cedex 03, France).

Photosynthèse apparente chez *Haslea ostrearia* au stade pigmenté; effets de la lumière, de la température et de la salinité.

La diatomée pennée, *Haslea ostrearia* Simonsen est l'agent du verdissement des huîtres. Elle présente la particularité d'élaborer, dans certaines conditions, un pigment

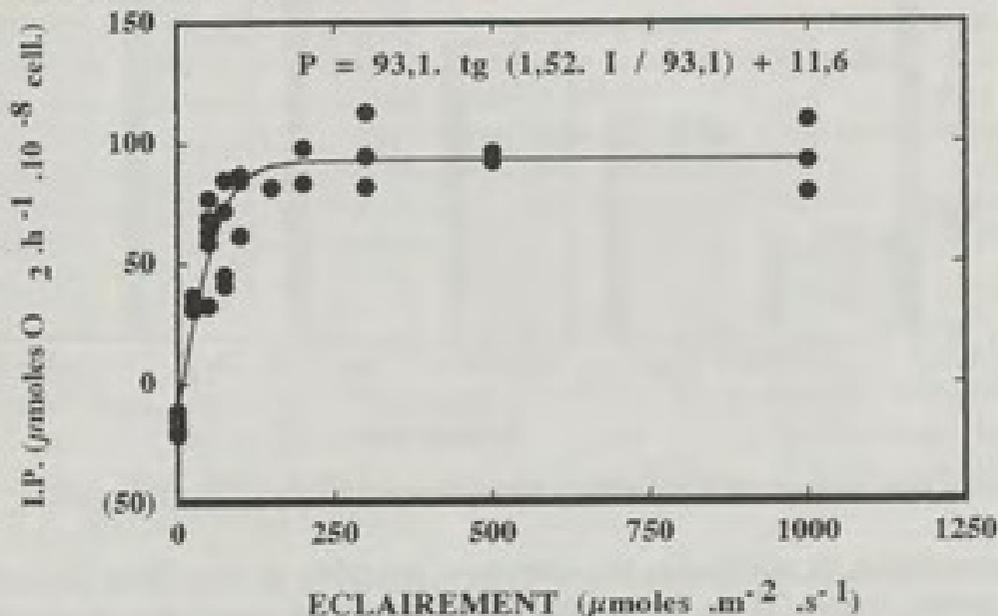


Fig. 1 - Effets de la lumière sur la photosynthèse apparente de *Haslea ostrearia*.

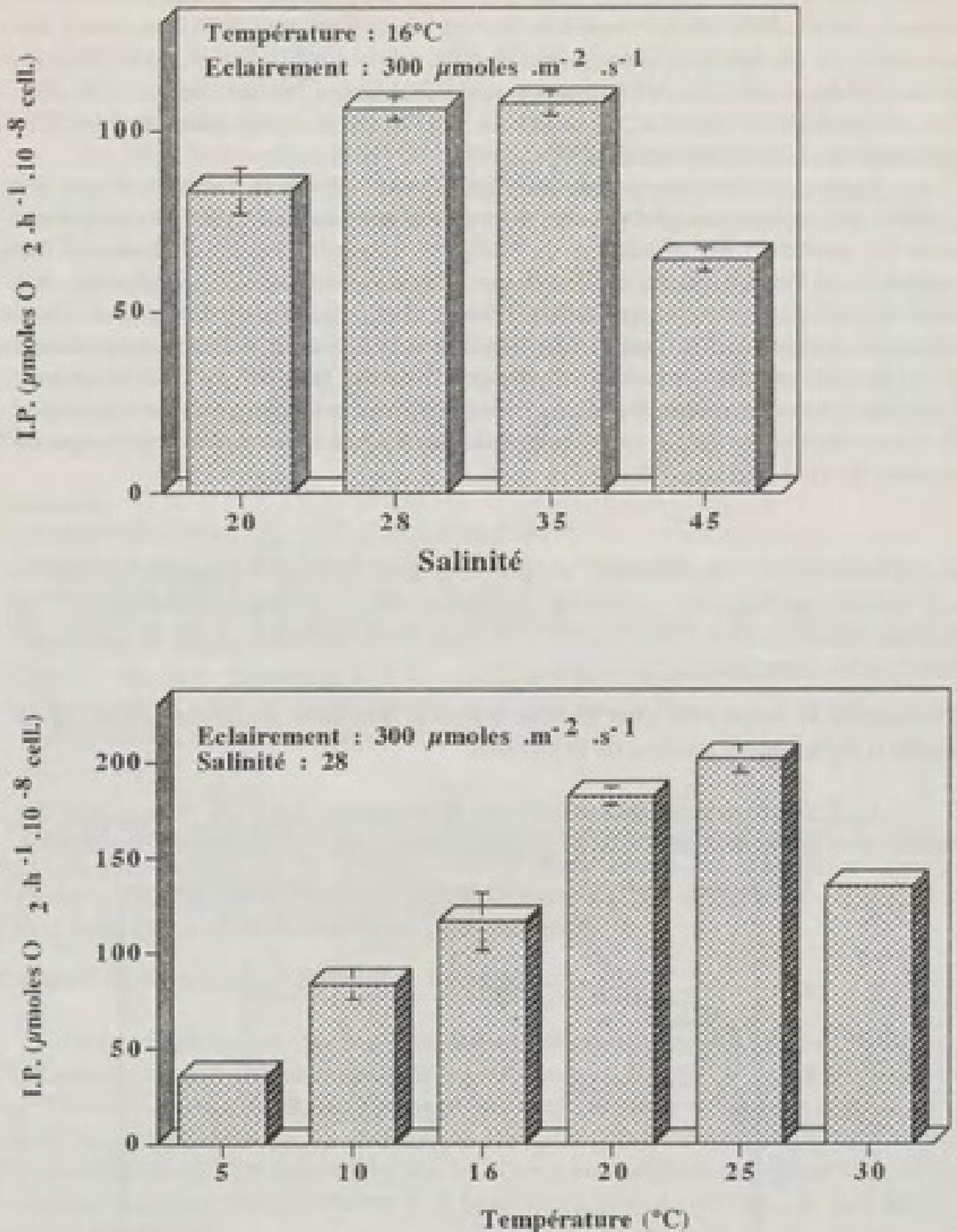


Fig. 2 - Effets de la salinité et de la température sur la photosynthèse nette d'*Haslea ostrearia*.

bleu hydrosoluble, la marennine, qui s'accumule aux pôles de la cellule. Nous avons précédemment montré (1) sur des cellules en culture que l'accumulation du pigment se traduit par une réduction importante de leurs capacités photosynthétiques. Aussi, afin de préciser les conditions optimales de productivité, l'action de trois facteurs du milieu

sur l'intensité de la photosynthèse (métabolisme de l'oxygène) a été étudié chez des algues ayant accumulé de la marennine (stade pigmenté selon Robert *et al.*, 1975) (2): la lumière, la température et la salinité (facilement modulables en culture hors mer).

Les algues sont cultivées en chambre thermorégulée (16°C) sous une intensité lumineuse de 100 $\mu\text{mole m}^{-2} \text{s}^{-1}$ dispensée à un rythme jour/nuit de 14h/10h. Lorsqu'elles ont atteint le développement souhaité (accumulation de pigment bleu), l'intensité du dégagement photosynthétique d'oxygène est suivi en conditions contrôlées à l'aide d'une électrode de Clark; un micro-ordinateur couplé au montage, saisit et traite les données, pilote le montage et calcule, pour chaque condition expérimentale, l'intensité photosynthétique apparente exprimée en $\mu\text{moles d'O}_2$ rejeté par heure et pour 10^6 cellules.

Une courbe moyenne d'action de la lumière sur l'activité photosynthétique de *H. ostrearia* a été tracée (Fig. 1) après ajustement des points expérimentaux à une fonction tangente hyperbolique (Jassby & Platt, 1976) (3). Il en ressort que l'activité photosynthétique mesurée à 16°C et en eau de mer de salinité 28 atteint son niveau de saturation ($93,1 \pm 3,7 \mu\text{moles d'O}_2$ rejetées par heure et pour 10^6 cellules) lorsque l'éclairement dépasse 100 $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$. dans ces conditions (éclairement saturant), des températures plus élevées (20 et 25 °C) stimulent significativement la photosynthèse; par contre des variations de la salinité (augmentation ou diminution) ne modifient pas ou même réduisent l'activité photosynthétique des algues (Fig. 2).

Les réponses photosynthétiques aux différents paramètres abiotiques observées ici sont en bonne correspondance avec les variations de l'activité estérasique non spécifique (prise comme un indicateur biochimique de l'activité métabolique globale des cellules) précédemment mesurées par Minier *et al.* (4) (1993), sur ce même matériel.

Références

- (1) TREMBLIN G. & ROBERT J.M., 1995 - Photosynthèse chez *Haslea ostrearia* en relation avec sa pigmentation bleue. - soumis au C.R.A.S.
- (2) ROBERT J.M., PAGES J. & PRAT D., 1975 - Application de la biométrie cytologique à la définition des stades de développement du *Navicula ostrearia* Bory: incidences de l'évolution pigmentaire de claires à huîtres. *Physiol. Vég.* 13: 223-241.
- (3) JASSBY A.D. & PLATT T., 1976 - Mathematical formulation of the relationship between photosynthesis and light for phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* 21: 540-547.
- (4) MINIER C., CALGANI F. & ROBERT J.M., 1993 - *In vivo* characterization of esterase activity in *Calothrix* PCC 7601, *Haslea ostrearia* and *Prorocentrum micans*. *Bot. Mar.* 36: 245-252.

A. RAHAOUI¹, R. KLING¹, J.P. HUVENNE² et B. SOMBRET² (1. Laboratoire de Cytophysiologie végétale et Phycologie, Université des Sciences et Technologies de Lille, Bât. SN-2, 59655 Villeneuve d'Ascq. 2. Laboratoire de Spectrochimie Infrarouge et Raman (CNRS, UPR A2631 L), Université des Sciences et Technologies de Lille, Bât. C-8, 59655-Villeneuve d'Ascq).

Utilisation de la microspectroscopie IRTF pour la caractérisation *in situ* des composés pariétaux du gamétophyte et du sporophyte de *Porphyra umbilicalis* (L.) Kützling (Rhodophyta-Bangiophycidae).

De nombreux travaux portant sur la structure chimique des polysaccharides dans les phases alternées des algues à cycle de vie haplodiplophasique ont montré une relation étroite entre la nature des polysaccharides et le type de génération.

Chez *Chondrus crispus* (Gigartinacée) (McCandless *et al.*, 1973) et *Iridaea cordata* (McCandless *et al.*, 1975), les lambda-carragénanes sont présents dans la phase diploïde tandis que les kappa-carragénanes le sont dans la phase haploïde.

Chez *Porphyra tenera* (Mukai *et al.*, 1981), les parois cellulaires du thalle foliacé renferment essentiellement des xylanes, alors que chez le thalle filamenteux elles comportent, comme chez *Porphyra umbilicalis*, de la cellulose.

Chez les Bryopsidacées, les parois des gamétophytes des genres *Derbesia* et *Bryopsis* renferment des xylanes alors que celles des sporophytes comportent des mannanes (Chen L. *et al.*, 1973; Huizing H.J. & Rietema H., 1975).

De telles variations qualitatives dans le contenu polysaccharidique s'observent aussi chez les Bangiophycées. C'est ainsi que chez *Porphyra tenera* (Mukai *et al.*, 1981) la phase haploïde (fronde foliacée) comporte des xylanes alors que la phase diploïde (thalle filamenteux, le *conchocelis*) renferme de la cellulose. Le même résultat est obtenu par Baldan *et al.* (1995) en microscopie électronique chez *Porphyra leucosticta* où, grâce au marquage à l'or colloïdal couplé à des enzymes, ils mettent en évidence, dans les strates pariétales les plus proches du cytoplasme, de la cellulose chez *conchocelis* et des xylanes chez le thalle foliacé.

Dans le présent travail à caractère biochimique mais aussi cytochimique, nous utilisons la microspectroscopie IRTF pour rechercher *in situ*, des différences structurales chez les polysaccharides pariétaux des thalles foliacés et filamenteux de *Porphyra umbilicalis*. Il s'agit d'une méthode physique d'étude des structures chimiques à l'échelle du microscope photonique, introduite récemment pour analyser de très faibles quantités de produits ou identifier *in situ*, des composés organiques cellulaires variés (protéines, lipides, polysaccharides, ...).

Utilisée *in situ*, cette méthode offre le double avantage d'une analyse non destructrice et d'une localisation topographique précise des composés dans les cellules et les tissus des êtres vivants animaux et végétaux.

Maureen *et al.* (1992) appliquent cette méthode à l'étude *in situ* de la composition chimique de la paroi des cellules de mésophylle d'oignon (*Allium cepa* - Liliacées). Elhaddaoui *et al.* (1995) qui travaillent sur la maladie d'Alzheimer, utilisent cette technique pour analyser les peptides amyloïdes des plaques séniles périneuronales.

Les travaux ressortissants à cette méthode encore peu usitée, commencent à faire leur apparition chez les Algues. Ainsi Sekkal *et al.* (1993 a, b) étudient les composés pariétaux de fronde de *Gracilaria verrucosa* (Rhodophyta, Gracilariacées), après diverses digestions enzymatiques et montrent ainsi que la région corticale du thalle est plus riche en agar que la région médullaire.

Grâce à la microspectroscopie IRTF, qui offre l'avantage de pouvoir analyser de faibles surfaces (entre 8,5 et 1,6 μm de diamètre), nous avons pu localiser dans des coupes transversales du thalle foliacé, des composés celluloseux dans les couches les plus externes de la paroi (pics caractéristiques dans la bande 1100-1200 cm^{-1}) et des polysaccharides de structures agarolide (porphyranes), dans les couches pariétales les plus externes (pics 930 et 1070 cm^{-1} rencontrés dans les analyses d'agar; pics 810-840

cm⁻¹ dûs aux groupements sulfates des carbone 2 et 4 des unités galactose du squelette agarose). L'analyse globale du thalle ne permet pas de mettre en évidence la cellulose, ceci est dû au fait qu'elle est masquée par les porphyranes qui sont majoritaires dans la paroi.

Chez *conchocelis*, les spectres issus respectivement, l'un de la paroi localisée à la périphérie du thalle (paroi péricline), l'autre de la région couvrant à la fois les parois péricline et anticline (paroi intercellulaire), ne montrent aucune différence. Leurs profils sont caractéristiques de la cellulose et ressemblent, de ce point de vue, à celui obtenu sur une coupe transversale de thalle foliacé dans la région périphérique (paroi péricline).

La microspectroscopie IRTF nous a permis de mettre en évidence, chez le thalle foliacé (gamétophyte), des composés cellulosiques dans la strate pariétale externe et des composés agaroides (porphyranes) dans la strate pariétale interne. Cette différence n'est pas observée chez le thalle filamenteux (*conchocelis*).

En conclusion, le résultat marquant obtenu dans ce travail, grâce à la microspectroscopie IRTF, est la mise en évidence de composés cellulosiques non décrits à ce jour dans les couches périphériques des parois périclines du thalle foliacé de *Porphyra umbilicalis*. Ce résultat est à attribuer à la possibilité qu'offre cette technique, de pointer avec une assez bonne précision (environ 10 µm de section) dans diverses régions d'un matériel biologique à analyser. La présence dans le thalle filamenteux de polysaccharides de nature cellulosique est par ailleurs en parfait accord avec les données de la littérature.

Bibliographie

- Baldan B., Andolfo P., Culoso F., Tripodi G. & Mariani, 1995 - Polysaccharide Localization in the cell wall of *Porphyra leucosticta* (Bangiophyceae, Rhodophyta) during the Life Cycle. *Bot. Mar.* 38: 31-36.
- Chen L., McLachlan J., Neish A.C. & Shacklock P.F., 1973 - The ratio of kappa- to lambda-carrageenan in nuclear phases of the Rhodophycean algae *Chondrus crispus* and *Gigartina stellata*. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 53: 11-16.
- Elhaddaoui A., Figorsch E., Delacourte A. & Turrel S., 1995 - Spectroscopic investigations of synthetic b-amyloid peptides of Alzheimer's disease. *J. Mol. str.* (in press).
- Huizing H.J., Rietema H., 1975 - Xylan and mannan as cell wall constituents of different stages in the life histories of some siphonous green algae. *Br. Phycol. J.* 10: 13-16.
- Huizing H.J., Rietema H. & Sietsma J.H., 1979 - Cell wall constituents of several siphonous green algae in relation to morphology and taxonomy. *Br. Phycol. J.* 14: 25-32.
- McCandless E.L., Craigie J.S. & Walter J.A., 1973 - Carrageenans in the gametangial and sporophytic stages of *Chondrus crispus*. *Planta (Berl.)* 112: 201-212.
- McCandless E.L., Craigie J.S. & Hansen J.B., 1975 - Carrageenan of gametangial and tetrasporangial stages of *Iridaea cordata* (Gigartinaceae). *Can. J. Bot.* 53: 2315-2318.
- McCann M.C., Hammouri M., Wilson R., Belton P. & Roberts K., 1992 - Fourier Transform infrared microspectroscopy in a new way to look at plant cell walls. *Plant Physiol.* 100: 1940-1947.
- Mukai L.S., Craigie J.S. & Brown R.G., 1981 - Chemical composition and structure of the cell walls of the conchocelis and thallus phases of *Porphyra tenera* (Rhodophyceae). *J. Phycol.* 17: 192-198.
- Sekkal M., Huvenne J.-P., Legrand P., Sombret B., Mollet J.-Cl., Mouradi-Giverneaud A. & Verduz M.C., 1993a - Direct structural identification of polysaccharides from red Algae by FTIR

- microspectrometry. I: Localization of agar in *Gracilaria verrucosa* Sections. *Microchim. Acta* 112: 1-10.
- Sekkal M., Declerck Ch., Huvenne J.-P., Legrand P., Sombret B. & Verdus M.-C., 1993b - Direct structural identification of polysaccharides from red Algae by FTIR microspectrometry. II - Identification of the constituents of *Gracilaria verrucosa*. *Microchim. Acta*, 112: 11-18.
- Percival E. & Mc Dovell R.H., 1967 - *Chemistry and Enzymology of Marine Algal Polysaccharides*. Academic Press London.



1995. "Journées phycologiques (3 et 4 avril 1995) dédiées à la mémoire de Georges GIRAUD (1930-1993)." *Cryptogamie. Algologie* 16(3), 133-166.

View This Item Online: <https://www.biodiversitylibrary.org/item/288712>

Permalink: <https://www.biodiversitylibrary.org/partpdf/309415>

Holding Institution

Muséum national d'Histoire naturelle

Sponsored by

Muséum national d'Histoire naturelle

Copyright & Reuse

Copyright Status: In copyright. Digitized with the permission of the rights holder.

Rights Holder: Muséum national d'Histoire naturelle

License: <http://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/4.0/>

Rights: <http://biodiversitylibrary.org/permissions>

This document was created from content at the **Biodiversity Heritage Library**, the world's largest open access digital library for biodiversity literature and archives. Visit BHL at <https://www.biodiversitylibrary.org>.