

CHAPITRE 7

Les Algues

1 Généralités

1.1. Définition

On regroupe sous l'appellation d'algues, les embranchements de Protoctistes comprenant une majorité d'espèces phototrophes.

L'appareil végétatif des algues est un thalle. C'est un appareil végétatif de structure simple, c'est-à-dire présentant un niveau peu développé de différenciation cellulaire et, en principe, dépourvu d'organes spécialisés.

1.2. Diversité de l'appareil végétatif

1.2.1. Thalles unicellulaires

Les algues unicellulaires sont:

- soit flagellées et donc nageuses: algues monadoïdes (Euglènes, Chlamydomonas, Péridiniens, beaucoup de Chrysophycées, etc.); on les appelle souvent les phytoflagellés;
- soit dépourvues de flagelles et alors incapables de se mouvoir par elles-mêmes: algues coccoïdes *Chlorella* (algue verte), toutes les Diatomées, etc.

La division cellulaire s'opère soit par bipartition (Euglènes, etc.), soit par endosporulation (Chlamydomonas, Chlorella, etc.). Des microfossiles semblables à des algues eucaryotiques unicellulaires actuelles sont bien représentés depuis -1 milliard d'années.

1.2.2. Le passage à la multicellularité

1.2.2.1. L'état cénobial

L'état multicellulaire représente évidemment une condition dérivée par rapport à l'état unicellulaire. Le niveau le plus élémentaire d'organisation multicellulaire est l'état cénobial. Un cénobe est une colonie cellulaire comprenant un nombre déterminé de cellules. Chez beaucoup d'espèces d'algues cénobiales toutes les cellules du thalle sont équivalentes et ne sont assemblées que de façon relativement lâche, souvent par l'intermédiaire d'un gel polysaccharidique.

Exemples chez les algues vertes : *Eudorina* (32 cellules), *Pandorina* (16 cellules) : chaque cellule ressemble très fort à une cellule de *Chlamydomonas*. Ce sont des organismes très apparentés, regroupés dans l'ordre des Volvocales. Toutes les cellules sont orientées dans le même sens et leurs flagelles battent de façon synchrone. Toutes les cellules peuvent se reproduire; ces organismes sont donc potentiellement immortels, comme des unicellulaires.

L'état cénobial existe chez des groupes d'algues très divers, flagellées ou non, notamment les algues dorées. La notion de colonie ou de cénobe est claire quand toutes les cellules sont identiques et participent toutes à la propagation de l'espèce par bipartition ou sporulation. Il existe d'autres cas plus complexes comme l'algue verte *Volvox*. Le thalle de *Volvox* a la forme d'une sphère creuse (jusqu'à un millimètre de diamètre) constituée d'une seule couche de cellules biflagellées unies par un gel polysaccharidique. C'est un état cénobial très élaboré, puisque les cellules sont reliées entre elles par des ponts cytoplasmiques, qui permettent l'échange de signaux chimiques assurant une certaine coordination des activités. De plus, il existe une différenciation cellulaire, qui procède d'une division du travail. En effet, seules quelques cellules particulières, située dans une région bien délimitée du cénobe, assurent la reproduction sexuée, en fabriquant des gamètes. Il existe donc, chez *Volvox*, une différenciation entre des cellules somatiques, c'est-à-dire purement végétatives, et des cellules germinales, appelées à jouer un rôle dans la reproduction.

II.2.2.2. Avantages de la multicellularité

Des organismes fossiles identifiables comme étant des algues multicellulaires deviennent de plus en plus abondants vers la fin du Précambrien. Cet extraordinaire succès évolutif des organismes multicellulaires n'est explicable que si cette organisation nouvelle présente des avantages décisifs.

1. Le changement le plus immédiat qu'entraîne la multicellularité est évidemment l'accroissement de taille. Quels avantages peut-il procurer?

- diminution de la vitesse de sédimentation, avantage important pour des organismes planctoniques;
- évitement des prédateurs, parce qu'un cénobe est moins facilement phagocyté qu'une cellule isolée;
- comme le volume et la surface d'un objet augmentent respectivement selon le cube et le carré de ses dimensions linéaires, le rapport surface/volume diminue avec la taille de l'objet; la diminution des surfaces de contact avec le milieu extérieur facilite l'homéostasie de l'organisme et peut limiter l'impact des agressions physico-chimiques ou des maladies.

2. Un avantage plus subtil est lié à la division du travail. Chez un unicellulaire, la reproduction est un moment critique du cycle de vie durant lequel l'accomplissement de la division cellulaire interrompt les autres activités de la cellule (notamment les déplacements, l'acquisition des ressources, etc.) et met tout l'organisme au service de la reproduction. Chez un organisme pluricellulaire, certaines cellules peuvent se spécialiser dans la fonction de reproduction, alors que les autres poursuivent l'accomplissement normal de toutes les fonctions végétatives.

3. Chez un unicellulaire, un événement de reproduction (une mitose) produit deux cellules, mais l'organisme de départ n'existe plus en tant que tel; le gain net pour la population est donc d'un seul individu. Chez un pluricellulaire dont une ou plusieurs cellules se spécialisent dans la reproduction, l'organisme "parental" survit à la production de ses descendants: une mitose d'une cellule germinale produit deux cellules qui fonderont chacune un nouvel individu, le gain net est donc deux fois plus élevé que dans le cas d'un unicellulaire et le taux d'accroissement de la population sera évidemment plus rapide.

1.2.3. Thalles foliacés

Les cellules constituent une nappe, soit unistrate (ne comporte qu'une seule couche de cellules : ex.: gamétophyte de *Porphyra*) soit pluristrate (plusieurs couches de cellules : ex.: *Ulva*). Pas de différenciation et de spécialisation cellulaires, hormis l'existence de sporocystes ou de gamétocystes.

1.2.4. Thalles filamenteux et cladomes; foliarisation

Il s'agit de thalles multicellulaires, dont les cellules sont assemblées en files. La forme la plus simple est celle d'un filament unisériel non ramifié (une seule file de cellules), comme chez la *Spirogyre*. Une variante consiste en l'apparition de ramifications, elles-mêmes de structure unisériée. Ici aussi, toutes les cellules ont les mêmes fonctions.

Les cladomes sont des thalles en principe dressés, présentant des ramifications plus régulières. Ils comportent un axe principal. Cet axe peut être constitué d'une seule file (cladome uniaxial) ou de plusieurs files de cellules parallèles et étroitement accolées (cladome multiaxial). L'axe porte à intervalles réguliers des bouquets de ramifications filamenteuses.

Si plusieurs filaments parallèles et leurs ramifications restent étroitement accolés dans un même plan, le thalle peut s'organiser en une "feuille" plus ou moins découpée. Cette foliarisation est fréquente chez les algues rouges.

Les algues brunes sont un groupe d'algues exceptionnelles par la complexité de leur thalle. Elles montrent un degré de différenciation cellulaire plus important que celui des autres groupes d'algues et leur thalle comporte souvent plusieurs régions très distinctes, correspondant à des organes spécialisés dans une fonction particulière. On se reportera au chapitre correspondant pour plus de détails.

I.2.5. Le thalle siphonal

Une autre voie évolutive a conduit à des cellules tubuliformes de grande taille. Ces cellules deviennent polynucléées à la suite de nombreuses divisions nucléaires sans formation de paroi cellulaire. Cette organisation céno-cytotique (gr. céno: en commun, cyto: cellule) ou siphonale est fréquente chez les algues vertes, notamment *Cladophora* et *Caulerpa*. Ces organismes violent donc le principe couramment admis selon lequel une cellule ne comporte obligatoirement qu'un seul noyau!

1.3. Les critères de classification des algues

La classification moderne des algues accorde une importance prépondérante aux critères biochimiques (nature des pigments, des matières de réserve et des parois cellulaires) et cytologiques (organisation cellulaire, présence d'organites particuliers).

I.3.1. Les pigments

I.3.1.1. Trois groupes de couleurs

Sur base de la composition de l'équipement pigmentaire, trois grands ensembles peuvent être dégagés:

1°) Dominance de phycoérythrine: algues rouges. Un seul embranchement: les Rhodophyta. La chlorophylle a (éventuellement accompagnée de chl d) est toujours masquée par des phycobilines (seul groupe d'Eucaryotes, avec les Cryptophyta, possédant ces pigments!).

2°) Dominance de xanthophylles: lignée des algues brunes et dorées (jadis réunies sous l'appellation de Chromophytes). Quatre embranchements morphologiquement et cytologiquement très divers (Cryptophyta, Chrysophyta, Phaeophyta, Pyrrhophyta) ont en commun un équipement pigmentaire comprenant: chl a + chl c et des xanthophylles abondantes masquant les chlorophylles; leur couleur varie du jaune doré au brun.

3°) Dominance des chlorophylles: lignée des algues vertes. Deux embranchements (Euglenophyta et Chlorophyta *sensu lato*) possèdent les chl a et b comme pigments dominants déterminant leur couleur verte caractéristique.

I.3.1.2. Importance écologique de la pigmentation

En milieu marin, la vie des algues n'est possible qu'à des profondeurs relativement faibles (maximum 100 à 200 m selon la turbidité de l'eau) où l'intensité lumineuse est suffisamment élevée pour permettre la photosynthèse: cette gamme de profondeurs est appelée la zone euphotique.

Toutefois, la qualité de la lumière (composition spectrale), autant que son intensité, est d'une importance écologique considérable. L'absorbance de l'eau est spécifique de la longueur d'onde considérée. En première approximation, on peut retenir que les longueurs d'onde les plus longues sont les plus fortement absorbées. Il s'ensuit que la composition spectrale de la lumière varie avec la profondeur, avec une tendance générale à un enrichissement relatif en rayonnement de courte longueur d'onde (bleu et vert) aux grandes profondeurs.

Par conséquent, une algue doit être capable d'utiliser d'autant mieux les longueurs d'onde courtes qu'elle vit à plus grande profondeur. Ainsi, les algues vertes, dont les pigments absorbent très bien la lumière rouge, sont généralement cantonnées très près de la surface. A l'extrême opposé, les algues rouges, disposant de pigments dont le pic d'absorption est décalé vers les courtes longueurs d'onde, constituent la majorité du peuplement algal aux niveaux les plus profonds compatibles avec la photosynthèse. Cette adaptation chromatique se traduit donc globalement par l'étagement suivant, de haut en bas du rivage: algues vertes → algues brunes → algues rouges.

Cette règle générale souffre toutefois de nombreuses exceptions, car l'écologie des algues est également déterminée par d'autres facteurs du milieu, comme, par exemple, la durée d'exondaison à marée basse et le degré d'agitation de l'eau.

I.3.2. Les matières de réserve

Les produits de l'activité de la photosynthèse qui s'accumulent dans les cellules varient selon les groupes. Les substances de réserve appartiennent essentiellement au groupe des glucides. Elles sont dites figurées lorsqu'elles forment des amas solides visibles au microscope. Ce sont :

- . l'amidon, caractéristique des Chlorophyta, où il est stocké dans les plastes;
- . le rhodamylon ou amidon floridéen, caractéristique des Rhodophyta (extraplastidial);

. le paramylon caractéristique des Euglenophyta, le cryptamylon (Cryptophyta), etc.

Les réserves sont dites non figurées lorsqu'elles sont en solution dans le suc vacuolaire; citons:

. la laminarine, polymère de glucose des Phaeophyta

. le mannitol, polyalcool dérivé du mannose, présent chez de nombreuses algues, en particulier les Phaeophyta.

Enfin, des globules lipidiques existent chez beaucoup d'algues, spécialement les Phaeophyta et Chrysophyta.

I.3.3. La paroi

La paroi cellulaire de beaucoup d'algues eucaryotiques est formée de polysaccharides acides, groupés sous le nom de composés pectiques. Ils peuvent être associés à de la cellulose, notamment chez les algues vertes.

En outre, les algues rouges et les algues brunes possèdent des composés très particuliers apparentés aux polysaccharides et désignés sous le nom de phycocolloïdes (alginates des algues brunes, carragénanes des algues rouges). Nous en étudierons les propriétés plus loin.

La paroi peut aussi s'imprégner de composés minéraux qui la rendent rigide, principalement:

- la silice (polymère amorphe de SiO_2): beaucoup de Chrysophyta, en particulier toutes les Diatomées;

- le carbonate de calcium: beaucoup de Rhodophyta et de Chlorophyta.

Cette minéralisation constitue une stratégie de défense contre les prédateurs.

I.3.4. Les caractères cytologiques

Le nombre et la forme des chloroplastes sont extrêmement variés chez les algues et permettent de caractériser certains groupes (ex.: Conjugatophycées: plastes hélicoïdaux, réticulés, perforés, etc.). A l'appareil plastidial sont souvent liés un ou plusieurs organites incolores, réfringents, de forme circulaire, appelés pyrénoides, enfermés dans l'enveloppe du ou des plastes, et au niveau desquels peut s'accumuler de l'amidon.

La position et la morphologie des flagelles sont variées:

- flagelles insérés latéralement (la cellule est dite pleurokontée) ou au sommet (cellule acrokontée);

- flagelles sont semblables entre eux, la cellule est dite isokontée, si ils sont différents, elle est dite hétérokontée. La différence porte sur leur longueur, leur orientation et leur structure. Chez une cellule hétérokontée, un des deux fouets est souvent dépourvu de toute appendice et est dirigé vers l'arrière, tandis que l'autre porte des appendices appelés mastigonèmes et est dirigé vers l'avant de la cellule.

Chez les algues pluricellulaires (Chlorophyta, Rhodophyta, Phaeophyta) les flagelles, quand ils existent, ne sont présents que chez les gamètes et/ou les spores.

Tableau récapitulatif des caractères distinctifs des principaux groupes d'algues

	N Spp.	Pigments	Réserves	Paroi	Flagelle	Uni ou pluricellulaires	Habitat
Pyrrhophyta	2000 - 3000	chl a, c, caroténoïdes (péridinine)	amidon	cellulose en plaques	0 ou 2, latéraux inégaux	uni	mer + eau douce
Euglenophyta	1000	Chl a, b, caroténoïdes	Paramylon	pellicule souple protéinique	1-3 apicaux inégaux	uni	eau douce
Chrysophyta	6700	Chl a, c, caroténoïdes (fucoxanthine)	chrysolaminarine + lipides				mer + eau douce
Chrysophyceae				cellulose (+ silice, + calcaire)	2, apicaux, inégaux	uni-pluri	
Xanthophyceae				cellulose	2, apicaux, inégaux	uni-pluri	
Diatomophyceae				silice + cellulose	0	uni	
Chlorophyta	7000	Chl a, b, caroténoïdes	Amidon	cellulose + autres polysac.		uni-pluri	mer + eau douce + terrestres
Chlorophyceae					2 (4) apicaux égaux	uni - pluri	mer + eau douce + terrestres
Charophyceae					2 subapicaux	pluri	eau douce
Rhodophyta	4000 - 5000	Chl a, phycobilines, caroténoïdes	rhodamylon	cellulose + agar ou carragéen (+ CaCO ₃)	aucune cellule flagellée	pluri	Marines (eaux chaudes)
Phaeophyta	1500	Chl a, c, caroténoïdes (fucoxanthine)	Mannitol Laminarine	cellulose + alginates	2, latéraux inégaux	pluri	mer (eaux froides)

4. EMBRANCHEMENT DES PYRRHOPHYTA (Dinophycées : Péridiniens) (3000 espèces)

Pigments : Chl a, c2, caroténoïdes abondants (diadinoxanthine, diatoxanthine, dinoxanthine, péridinine). Couleur rouge-brunâtre. Hétérotrophie facultative ou obligatoire chez certaines espèces.

Parois : Plaques cellulosesiques polygonales sous la membrane plasmique.

Réserves : Amidon

Flagelles : 2, latéraux, inégaux (voir ci-dessous). La cellule se déplace en tournoyant.

Organisation-type : Organisation cellulaire très originale. Deux thèques séparées par un sillon équatorial parcouru par un des flagelles. Thèque inférieure avec un sillon longitudinal perpendiculaire au sillon équatorial et parcouru par le second flagelle. Cellule souvent protégée par une carapace de plaques cellulosesiques polygonales

Types morphologiques : En grande majorité unicellulaires. Espèces aberrantes sans sillons ni thèques à l'état adulte, mais présents au stade de la spore. Quelques espèces cénobiales (ex. : Polykrikos) ou pluricellulaires filamenteuses.

Particularité cytologique : Chromosomes visibles durant tout le cycle mitotique, ainsi que la membrane nucléaire et le nucléole (caractères considérés comme primitifs).

Reproduction :

- Asexuée par bipartition ou endosporulation
- Sexuée : très rare et/ou mal connue

Ecologie : Plancton marin, avec adaptations morphologiques et physiologiques favorisant la flottabilité: appendices, etc. (voir diatomées). Nombreuses espèces vivant en symbiose dans des cellules de certains animaux. Chez les coraux : péridiniens symbiotiques : "zooxanthelles" dépourvues de paroi cellulosesique et de flagelles ; rôle clé dans le fonctionnement du récif corallien (dépôt de carbonate de calcium).

Fossiles : Tests (= paroi cellulaire plus ou moins incrustée de minéraux) abondants dans divers types de sédiments marins au moins depuis le début du Cambrien.

Affinités évolutives : Par leurs pigments et leurs cellules pleuro-hétérokontées, se rapprochent des Chrysophycées. La présence de pseudopodes (permettant la phagocytose) chez certaines espèces de Dinophycées est un des arguments qui permettent de rapprocher cet embranchement de certains Protozoaires (Foraminifères, Radiolaires, Thécamibiens).

Divers : Dans des conditions climatiques particulières, les pullulations de Péridiniens peuvent conduire à des phénomènes de "marées rouges", fréquemment observés sur les côtes atlantiques. De telles pullulations sont redoutables dans le cas des *Gonyaulax* sp. qui secrètent une substance toxique pour les animaux marins, poissons et mollusques notamment. Cette

toxicité est transmissible à l'homme par ingestion de fruits de mer. La toxine paralyse la fonction respiratoire.

Une Dinophycée aberrante, *Noctiluca miliaris*, à cellules incolores sphériques portant un gros tentacule court, est responsable de phénomènes de phosphorescence nocturne de l'eau de mer (bioluminescence).

5. EMBRANCHEMENT DES EUGLENOPHYTA (800 espèces)

Fiche signalétique

Pigments : Chl a, b, bêta-carotène, caroténoïdes divers; couleur verte. Hétérotrophie facultative ou obligatoire (absence de pigments) chez beaucoup d'espèces

Paroi : Pellicule souple, striée, constituée de bandelettes protéiniques hélicoïdales

Réserves : Paramylon extraplastidial

Flagelles : (1)-2-(3), apicaux, inégaux, insérés dans un puits flagellaire. Paraissent souvent 1-flagellées

Organisation-type : Unicellulaires. Cellules cylindriques à ovoïdes, à extrémité antérieure aplatie creusée d'un puits et postérieure pointue. Chloroplastes souvent nombreux. Plastes annulaires géants à paramylon. Stigma très visible.

Reproduction : Asexuée par bipartition, à partir du puit flagellaire. Reproduction sexuée inconnue.

Nutrition : Autotrophes, hétérotrophes (facultatifs ou obligatoires). Chez les espèces facultativement hétérotrophes : chloroplastes se désorganisant quand l'intensité lumineuse est faible et/ou la teneur de l'eau en matière organique est élevée: remarquable exemple de plasticité phénotypique.

Ecologie : Eaux douces, souvent enrichies en matière organique. Souvent indicatrices de pollution. Certaines espèces obligatoirement hétérotrophes sont commensales du tube digestif de certains invertébrés. Toutes les espèces ne croissent qu'en présence de vitamine B12, mais une teneur de 10-13 g/ml leur suffit. Leur croissance est utilisée comme contrôle commercial dans la fabrication de cette vitamine

Affinités évolutives : Par leur couleur et leur équipement pigmentaire, les Euglènes se rapprochent des Algues vertes et des Plantes. De nombreux autres caractères, biochimiques (présence de xanthophylles particulières, absence d'amidon) et cytologiques (pas de paroi cellulosique, cytopharynx, flagelles inégaux) les en éloignent cependant. Les espèces non pigmentées sont très voisines de certains groupes de Protozoaires.

6. EMBRANCHEMENT DES CHRYSOPHYTA (algues dorées)

Trois classes (parfois élevées au rang d'embranchements autonomes) ayant en commun les caractères suivants :

Pigments : Chl a, c1, c2, masquées par des caroténoïdes (fucoxanthine, lutéine, diadinoxanthine, etc). Couleur jaune à brun-doré.

Hétérotrophie obligatoire ou facultative chez certaines espèces.

Parois : Cellulose et/ou composés pectiques, avec imprégnation fréquente de silice amorphe (opale) ou de calcaire (CaCO₃).

Réserves : Chrysolaminarine, lipides

Flagelles : (1)-2, apicaux; présents parfois uniquement chez les gamètes mâles; totalement absents chez certaines espèces, notamment les Diatomées isogames.

Cytologie : Présence de corps mucifères (corpuscules sous-membranaires accumulant un mucilage polysaccharidique susceptible d'être expulsé dans certaines circonstances) et ce corps physoïdes (corpuscules situés près du noyau et accumulant des composés chimiques fortement colorables, dont la fonction est mal connue).

Classe des Chrysophyceae (500 espèces) (pour mémoire; non développé dans ce cours)

Classe des Xanthophycées (600 espèces) (pour mémoire; non développé dans ce cours)

Classe des Diatomophycées ou Bacillariophycées (5600 espèces)

Classe très homogène bien caractérisée par l'organisation générale de la cellule. Unicellulaires à frustule siliceux (opale SiO₂) constitué deux thèques emboîtées, portant des sculptures très régulières. Grande vacuole centrale. Jamais de flagelles (sauf gamètes mâles chez les espèces oogames)

Types morphologiques: Unicellulaires (la majorité) et cénobiales (ex.: Asterionella, Chaetoceros)

2 types d'organisation:

- Diatomées pennées: un plan de symétrie (marqué par une fente médiane dans chaque thèque: le raphé)
- Diatomées centriques: un axe de symétrie.

Mouvements : Les diatomées pennées peuvent se déplacer par glissement sur le substrat grâce à un courant cytoplasmique au niveau du sillon médian du frustule (raphé).

Reproduction :

- Asexuée par un processus de bipartition semiconservative du frustule; à chaque division une des deux cellules filles est toujours d'une taille inférieure à la cellule initiale.
- Sexuée: cycle monogénétique diploïde par cystogamie isogame le plus souvent (cycle monogénétique diploïde), parfois anisogame, parfois oogamie (chez les Diatomées centriques uniquement). Dans tous les cas le ou les zygote(s) formé(s) ont une taille supérieure à celle de chacune des cellules de départ.

Ecologie : Constituant majeur des planctons marin et d'eau douce, avec des adaptations accroissant la flottabilité (appendices sétiformes, colonies en chaînettes, réserves lipidiques). Parfois épiphytes sur des plantes aquatiques (épiphyton). Certaines espèces ne tolèrent qu'une gamme très étroite de conditions environnementales (spécialement: pH, teneur en sels dissous) et sont utilisées comme bioindicateurs de la qualité des eaux. De même, comme les frustules accumulés dans les sédiments restent parfaitement identifiables, ils permettent de reconstituer l'histoire chimique d'un milieu lacustre (paléoécologie).

Utilisations : Terre de diatomées: roche sédimentaire pulvérulente constituée de frustules fossiles, exploitée en carrière comme agent abrasif très doux ou entrant dans la composition de filtres industriels; mélangée à la trinitroglycérine, elle entre dans la fabrication des bâtons de dynamite.

Cycle de reproduction sexué des diatomées isogames

Deux individus morphologiquement semblables se rapprochent. Leur noyau diploïde subit une méiose; un seul des quatre noyaux haploïdes-fils est fonctionnel et se comporte comme un gamète. Les 2 thèques du frustule des deux partenaires s'écartent, et les deux cytoplasmes, puis les deux noyaux haploïdes, fusionnent. Le zygote diploïde, deux fois plus gros que les cellules parentales, synthétise un nouveau frustule.

Le cycle est typiquement monogénétique diploïde. Il y a isogamie. Chaque cellule parentale se comporte comme un gamétocyste et, comme les gamètes sont dépourvus de motilité propre et se rencontrent grâce à la fusion des contenus des 2 gamétocystes, on peut parler de cystogamie.

Le cas des diatomées illustre parfaitement le fait qu'une reproduction sexuée n'est pas un mécanisme de multiplication cellulaire : en effet à partir de 2 cellules parentales, ce cycle ne génère qu'un seul zygote-fils et conduit donc à une décroissance du nombre d'individus !

7. EMBRANCHEMENT DES CHLOROPHYTA (algues vertes, 7000 espèces)

Fiche signalétique

Pigments : Chl a, b, (alpha), bêta-carotène, xanthophylles diverses (lutéine, zéaxanthine).
Couleur verte.

Réserves : Amidon vrai, accumulé dans les chloroplastes ou dans des plastes incolores particuliers (amyloplastés)

Paroi : Cellulose, parfois avec imprégnation de calcaire.

Affinités évolutives et paléontologie : Ces caractères rapprochent les Algues vertes des Plantes supérieures (Règne des Métaphytes), qui en seraient issues. Les plus anciens fossiles rapportés aux Algues vertes sont des unicellulaires du Précambrien en Californie, datés d'environ 1,3 milliard d'années. Parmi les groupes pluricellulaires, seules les espèces à paroi calcifiée, en particulier les Characées, ont laissé des fossiles abondants mais aucun n'est plus ancien que 500 millions d'années.

Embranchement très homogène au point de vue biochimique, très hétérogène au point de vue morphologique.

Les systèmes anciens sont basés sur la morphologie externe du thalle et les modalités de la reproduction et reconnaissent 3 classes parfois élevées au rang d'embranchements autonomes: Zygothécées, Chlorophycées, Charophycées. Ces classes sont définies plus loin.

Cette classification apparaît actuellement artificielle et un système nouveau, fondé sur les caractères cytologiques (modalités de la division cellulaire, appareil flagellaire) a été proposé en 1975; il n'est pas développé dans le cadre de ce cours.

Classe des Zygothécées ou Conjugatophycées (4000 espèces) (pour mémoire; non développé dans le cadre de ce cours)

Classe des Chlorophycées (Algues vertes sensu stricto)

Classe très diversifiée au point de vue de la morphologie du thalle et du cycle de reproduction.

Flagelles : Chez la plupart des espèces, au moins un type cellulaire (spores ou gamètes mâles) montre 2 flagelles apicaux égaux et ressemble à des cellules végétatives du type *Chlamydomonas*

Morphologie : Les algues vertes ont des représentants au niveau unicellulaire, cénobial et pluricellulaire. On peut expliquer leur grande diversité morphologique comme dérivant d'un

type ancestral unicellulaire, par une succession de modifications élémentaires des processus morphogénétiques, selon différentes lignées.

Biologie :

- Reproduction asexuée par spores directes flagellées ou non. Chez les espèces cénobiales, les mitospores s'organisent immédiatement en cénobe-fils, parfois selon des modalités complexes (*Volvox*).
- Reproduction sexuée. Les trois types fondamentaux de cycles de développement se rencontrent chez les algues vertes.

Modalités de gamie très diverses, mais jamais de cystogamie.

Planogamie isogame (ex. : certaines *Ulva*), anisogame (ex.: certaines *Ulva*), oogamie (ex.: certains *Chlamydomonas*, *Volvox*). Chez les types siphonnés, les gamétocystes se forment par cloisonnement d'un diverticule du thalle; parfois la totalité du thalle se résout en gamètes (holocarpie). Les gamètes mâles ressemblent toujours à des *Chlamydomonas*.

Ecologie : Les Chlorophycées montrent la plus large amplitude écologique de toutes les classes d'algues. Elles sont marines (planctoniques ou fixées), dulcicoles, (planctoniques ou fixées), terricoles, saxicoles ou épiphytiques (ex.: *Pleurococcus* formant une poudre verte caractéristique à la surface des troncs d'arbre). En mer, elles occupent le plus souvent les faibles profondeurs. Certaines Chlorophycées unicellulaires vivent sur neige en montagne; elles produisent de grandes quantités de caroténoïdes, qui les protègent du rayonnement solaire très intense; elles donnent à la neige une teinte rouge ou orange caractéristique. Certaines espèces unicellulaires (zoochlorelles) entrent en symbiose avec des animaux (planaires, mollusques) ou avec des champignons (symbiose lichénique). Les chloroplastes de certaines algues vertes cénocytiques (ex.: *Codium*) peuvent vivre en symbiose avec certains mollusques marins nudibranches. Le mollusque broute l'algue, mais les chloroplastes ne sont pas digérés : ils pénètrent dans certaines cellules du mollusque et y restent actifs; l'animal peut, dans ces conditions, produire plus d'oxygène qu'il n'en consomme et se comporte donc comme un photoautotrophe !

Classe des Charophycées (300 espèces)

Caractères de l'embranchement, plus:

Flagelles : Spermatozoïdes hélicoïdaux à deux flagelles subapicaux déjetés latéralement

Organisation cellulaire : Chloroplastes et amyloplastés très différenciés. Paroi souvent imprégnée de calcaire

Morphologie : Classe très homogène, caractérisée par des thalles complexes, érigés, cladomiens, à rameaux verticillés.

Biologie – Reproduction : La classe est caractérisée par un cycle oogame, monogénétique haploïde, mais surtout par des gamétocystes de structure complexe, protégés par des cellules stériles, annonçant les gamétanges tuniqués des Métaphytes. L'organe mâle est un globule, entouré d'écussons reliés au centre du globule par un pédoncule unicellulaire, le manubrium, et refermant plusieurs spermatocystes formant des chaînettes cellulaires. L'organe femelle est un nucule, formé d'une paroi de 5 filaments hélicoïdaux, surmonté d'une couronne à 5 dents, et renfermant une oosphère géante. La fécondation donne un zygote entouré d'une paroi résistante, qui sédimente sur le fond. La méiose a lieu à la germination. Trois des méiospores constituent une poche nourricière, la quatrième produit un nouveau gamétophyte.

Ecologie : Eaux douces et saumâtres non polluées

Divers : Les parois calcifiées des zygotes de Charophycées sont tellement résistantes que ces organes peuvent être retrouvés dans les sédiments anciens dont ils constituent des fossiles révélateurs de leur origine lacustre. Les entre-noeuds des Charophycées sont constitués d'une cellule géante et sont fréquemment utilisés, pour cette raison, comme matériel expérimental en physiologie végétale.

8. EMBRANCHEMENT DES RHODOPHYTA, Classe unique des Rhodophycées (Algues rouges) (5000 espèces)

Fiche signalétique

Pigments : Chl a, d. Phycoérythrine (pigment rouge dominant), phycocyanine, alpha et bêta carotène; diverses xanthophylles (lutéine, ..)

Réserves : "Amidon floridéen" (= rhodamylon) extraplastidial (polymère de α 1,4 et α 1,6 D-glucose).

Parois : Interne: cellulose. Externe: (cellulose) + phycocolloïdes mucilagineux: agar-agar (à base de galactose) et carragéen (= carragéénanes, polymères complexes de galactose sulfaté). Parfois incrustation de CaCO₃ (famille des Corallinaceae).

Flagelles : Aucune cellule flagellée

Organisation cellulaire : Présence de communications intercellulaires (synapses) obturées par un bouchon lenticulaire lipo-protéinique. Phycobilisomes à la surface externe des thylacoïdes.

Variation morphologique : Presque toutes pluricellulaires. Morphologie très variée: trichomes, cladomes uni- ou multiaxiaux, etc. Certaines espèces montrent une convergence avec les Plantes (soudure de plusieurs filaments formant des thalles ressemblant à des feuilles). Thalles toujours moins massifs et à différenciation moins marquée que chez les algues brunes.

Biologie : Cycles fondamentalement trigénétiques iso- ou hétéromorphes. La phase carposporophytique, diploïde, est toujours parasite du gamétophyte femelle. Le développement de cette phase diploïde supplémentaire, intercalée entre la phase gamétophytique et la phase méiosporophytique est propre aux algues rouges. On l'interprète comme un mécanisme compensant la rareté relative des gamies, liée à l'absence de flagelles chez le gamète mâle, par une multiplication clonale de chaque zygote formé.

Ecologie : Presque toutes marines, surtout des régions chaudes et tempérées. Epilithes ou épiphytes, parfois parasites. Grâce à leur équipement pigmentaire particulier, elles sont capables d'utiliser la lumière verte et peuvent vivre à des profondeurs d'où sont exclues les algues vertes et brunes (jusqu'à 100 m). Une espèce a été notée à 268 m de profondeur, record absolu chez les algues: à cette profondeur, l'intensité lumineuse n'atteint que 0,0005% de sa valeur à la surface.

Une famille particulière, les Corallinaceae, à thalle encroûté de calcaire, contribue à l'édification des récifs coralliens.

Relations phylogénétiques : Les Rhodophyta montrent une originalité certaine au sein des Algues eucaryotes, en particulier par la présence constante de phycobilines, l'absence de flagelles, la nature des matières de réserve, la présence de synapses intercellulaires, etc. Par plusieurs de ces caractères, elles se rapprochent des Cyanobactéries, et il est maintenant admis que leurs plastes descendent des Cyanobactéries par endosymbiose: c'est avec les plastes des algues rouges que les Cyanobactéries montrent le plus de ressemblance.

Les Rhodophytes les mieux fossilisées sont les espèces encroûtantes, dont la présence est attestée au moins depuis 700 millions d'années.

Utilisations :

1) Phycocolloïdes : agar-agar ou agarose. Extraction industrielle par ébullition, à partir de *Gelidium* (Etats-Unis, Japon, etc.: 10.000 tonnes/an). Usage: dans les laboratoires scientifiques, sert à solidifier les milieux de culture bactériologique; agro-alimentaire, cosmétiques, etc.: usages multiples semblables à ceux des alginates (voir algues brunes).

2) Phycocolloïdes : carragén ou carrageenanes. Extraction industrielle par ébullition à partir de *Chondrus* et *Gigartina* (Europe, Etats-Unis) et *Eucheuma* (Indonésie: culture dans des

“fermes marines”). 20.000 tonnes/an. Usages: industries alimentaires: épaississants et gélifiants des produits à base de lait et d’eau. Cosmétiques.

3) Amendements calciques: algues rouges encroûtantes (*Lithothamnium*), récoltées sur certaines côtes européennes (Bretagne : connues sous le nom de maërl), et épandues sur les champs après broyage.

4) Consommation directe de certaines espèces, (surtout *Porphyra*, cultivée en "parcs" comme les huîtres: 60.000 ha au Japon, chiffre d’affaires: 540 millions de dollars; recherche scientifique très active visant à l’optimisation des conditions de culture) ("Nori"; 35% de protéines, + vitamines, etc.).

Cycle de Porphyra (Rhodophyta)

Porphyra est une algue rouge dont la phase morphologique la plus visible est un thalle foliacé unistrate d'une dizaine de centimètres de diamètre. Ces thalles sont haploïdes et se comportent comme des gamétophytes: les cellules de leur marge se différencient en gamétocystes. Chez une partie des gamétophytes, identifiés a posteriori comme mâles, chaque gamétocyste se résout en de nombreux gamètes non flagellés et de petite dimension: les spermaties. Chez les autres thalles, chaque gamétocyste (oocyste) se transforme en une seule oosphère.

La rencontre des gamètes se fait au hasard des mouvements de l'eau. Le zygote, contenu dans le gamétocyste femelle, se résout par mitoses en plusieurs cellules diploïdes, les carpospores, qui sont dispersées dans l'eau. Les carpospores germent habituellement sur une coquille de mollusque bivalve et produisent un petit thalle filamenteux très ramifié, qui passe habituellement inaperçu. Ce thalle est un méiosporophyte. Il différencie des méiosporocystes produisant chacun 4 méiospores haploïdes. Ces méiospores fondent une nouvelle génération gamétophytique.

En conclusion, le cycle peut être interprété soit comme trigénétique soit comme digénétique selon que l'on considère ou non les carpospores comme une phase à part entière. Il faut remarquer que le carposporophyte ne manifeste aucun accroissement par rapport au zygote. Dans les deux hypothèses, le cycle est hétérothallique (2 catégories de gamétophytes) et hétéromorphe.

Le stade filamenteux (méiosporophyte) a longtemps été considéré comme une espèce à part entière (nommée *Conchocelis*) qui était classée dans un groupe d’algues rouges très éloigné de *Porphyra*. Cette confusion avait des conséquences néfastes pour la culture des *Porphyra* au Japon, puisque le stade *Conchocelis* présent dans les parcs à *Porphyra*, était considéré comme indésirable et à ce titre, était éliminé.

Interprétation adaptative du carposporophyte

La génération carposporophytique est une caractéristique exclusive des algues rouges. Sa seule fonction connue est d'élaborer de nombreuses copies (carpospores) du zygote de départ, par multiplication végétative. Ce processus peut être interprété comme un mécanisme accroissant la probabilité pour un zygote de donner naissance à au moins un sporophyte. Un tel mécanisme est vraisemblablement avantageux chez les espèces où aucune cellule n'est flagellée. Dans ces conditions, la rencontre des gamètes est un événement rare, laissé au hasard des transports passif par l'eau. D'autre part, la rencontre d'un substrat favorable par le zygote et les spores est elle aussi rendue plus difficile par l'absence de flagelles.

9. EMBRANCHEMENT DES PHAEOPHYTA Classe unique des Phéophycées (Algues brunes) (1500 espèces)

Fiche signalétique

Pigments : Chl a, c, bêta-carotène, caroténoïdes abondants (fucoxanthine, diatoxanthine, lutéine). Couleur brune

Paroi : Cellulose. Imprégnation par alginates (polymères d'acides D-mannuronique et L-guluronique) ("phycocolloïdes") (jusqu'à 10-40% du poids sec du thalle)

Réserves : Laminarine et mannitol vacuolaires. (+ lipides)

Flagelles : 2 latéraux, inégaux (1 long flagelle à mastigonèmes dirigé vers l'avant et 1 flagelle lisse vers l'arrière); uniquement chez les spores et/ou gamètes.

Organisation type : Toujours pluricellulaires. Thalles les plus complexes de toutes les algues, souvent très massifs, (jusqu'à 100 mètres!) avec différenciation de cellules particulières (notamment "cellules en trompette" transporteuses de produits de la photosynthèse) et d'organes spécialisés (crampons, stipes, frondes, flotteurs) constituant autant de convergences morphologiques avec les Métaphytes. Contrairement à ce qu'on observe chez tous les autres groupes d'algues, la croissance du thalle des algues brunes est organisée par une cellule initiale apicale ou par un massif méristématique intercalaire localisé entre le stipe et le limbe. Les laminaires possèdent par exemple des crampons servant à l'accrochage au substrat rocheux, un stipe (organe cylindrique de support) et un limbe élargi accomplissant la photosynthèse. On trouve à l'intérieur du stipe des cellules particulières, dites cellules en trompette; ce sont des cellules allongées, assemblées bout à bout et constituant des organes de conduction de matières organiques élaborées; les extrémités de ces cellules sont munies de perforations. Le thalle de la plupart des algues brunes est très massif, étant constitué de

nombreuses couches de cellules. Ceci explique l'existence chez beaucoup d'espèces d'organes assurant la flottaison du thalle: les aérocystes ou vésicules aérifères. Ces organes sont des cavités du thalle gonflées d'air, jouant le rôle de bouées. Ces structures complexes ne peuvent se mettre en place que grâce à des centres organisateurs strictement localisés. Il s'agit d'une cellule souvent située à l'extrémité du thalle, et qui est le siège principal ou exclusif des activités mitotiques.

Reproduction :

- Reproduction sexuée très fréquente; cycles digénétiques iso- ou hétéromorphes; les espèces les plus massives sont généralement digénétiques à sporophyte dominant ou monogénétiques diploïdes. Planogamie ou oogamie.
- Reproduction asexuée par fragmentation ou sporulation.

Evolution des cycles: les espèces les moins massives, considérées comme primitives, ont des cycles digénétiques isomorphes isogames. Les espèces plus massives montrent une tendance à la réduction de l'haplophase, qui va de pair avec une anisogamie. Cette évolution culmine chez les Fucales, qui ont un cycle monogénétique diploïde et une oogamie.

Ecologie : Presque toutes marines, surtout des régions tempérées et froides. Rivages rocheux océaniques; certaines espèces forment des populations très denses flottant en haute mer (Sargasses !).

Affinités évolutives : Les cellules mobiles (gamètes et spores) des Phéophycées sont tout à fait semblables aux cellules végétatives des algues unicellulaires hétérokontées: Chrysophycées, Péridiniens, etc. desquels les algues brunes se rapprochent également par la nature de leurs pigments et de leurs matières de réserve.

Utilisation par l'homme

- Algine et sels dérivés (alginates)

Extraction industrielle à partir des Laminaires en Europe et des *Macrocystis* en Californie: 20.000 tonnes/an.

La viscosité du colloïde peut être ajustée à volonté, elle dépend de sa concentration, de son degré de polymérisation, de la proportion des résidus ac. mannuronique et guluronique et est affectée par l'addition de différents sels de calcium.

Les sels solubles forment des solutions incolores et inodores, ne coagulant pas à l'ébullition et restant stables à la congélation. Utilisation dans les industries alimentaires: liants, épaississants et stabilisateurs (additifs alimentaires E 401 - 402 - 403 - 404: sirops, crèmes, potages, sauces, etc.). Industrie du papier: encollage et glaçage. Produits cosmétiques: crèmes, savons, shampoings. Industries chimiques: peintures et vernis, cirages, etc., pharmaceutiques, chimiques (peintures et vernis, enduits divers) (producteurs: Californie, Grande-Bretagne: 20.000 T/an).

Les sels insolubles servent à fabriquer des pellicules protectrices lavables pour toutes sortes d'objets. Industrie pharmaceutique: enrobage des gélules.

- Jadis: Extraction industrielle d'iode et de potassium. Les algues brunes sont extrêmement riches en sels minéraux divers (jusqu'à 30% de K et Na dans les cendres).

- Agriculture : épandage sur les terres cultivées comme fertilisant ("goémon"; surtout jadis); fabrication de farines pour bétail et pour volailles (richesse en sels minéraux)

- Alimentation humaine, surtout en Extrême-Orient (Kombu: aliment à base de *Laminaria japonica*); contenu énergétique faible (polysaccharides non assimilables), mais apport minéral important

- La laminarine et la fucoïdine (produits du métabolisme photosynthétique) sont des anticoagulants efficaces utilisés en pharmacie.

Les algues brunes ont une productivité primaire très élevée et sont à la base de nombreuses chaînes trophiques en milieu océanique. Des tentatives de plantation ont été réalisées sur les côtes californiennes dans l'espoir d'y accroître la productivité secondaire (crustacés, poissons).

Fossiles : Dépourvues d'incrustations minérales, les algues brunes se fossilisent mal contrairement aux algues vertes et rouges. Des empreintes datant du Trias sont les plus anciens témoignages certains de la présence des algues brunes; des données plus douteuses font remonter leur origine au Dévonien.

Cycle d'un Fucus dioïque (Phaeophyta)

Les thalles de *Fucus* sont diploïdes. Ils ont la forme de lanières rubanées ramifiées dichotomiquement, et montrent deux types d'épaississements. D'une part, le long de la nervure médiane, des vésicules gonflées de gaz jouent le rôle de flotteurs (aérocystes); d'autre

part, aux extrémités du thalle, des réceptacles contiennent les structures productrices de gamètes.

Chaque réceptacle est criblé d'un grand nombre d'orifices qui assurent une communication entre autant de conceptacles et le milieu extérieur. Un conceptacle se présente comme une cavité tapissée de poils stériles pluricellulaires (paraphyses) mêlés de gamétocystes pédicellés. Les conceptacles d'un réceptacle mâle contiennent des filaments pluricellulaires courts, ramifiés, terminés par des gamétocystes mâles (spermatocystes). Chaque gamétocyste mâle subit une méiose et chacune des 4 cellules haploïdes qui en sont issues subissent immédiatement 2 à 5 mitoses qui aboutissent à la formation de petits gamètes pleurokontés hétérokontés, des spermatozoïdes, qui seront libérés dans l'eau. Les conceptacles d'un réceptacle femelle contiennent des oocystes à pédicelle unicellulaire non ramifié. Chaque oocyste subit une méiose suivie de 0 ou 1 mitose et produit donc 4 -8 oosphères, qui seront libérées dans l'eau.

La rencontre des gamètes est guidée par un chimiotactisme. La gamie est une oogamie. Le zygote germe sur un substrat approprié et se développe en nouveau thalle.

En conclusion, une seule génération morphologique assure le déroulement du cycle, et correspond à des thalles diploïdes. Le cycle est donc monogénétique diploïde. Les méiospores se comportent comme des gamètes et la méiose peut donc être qualifiée de gamétique. Chez ce type de cycle, par conséquent, les gamétophytes sont diploïdes.

Certains auteurs, néanmoins, s'appuyant sur le fait que les cellules issues de la méiose subissent une ou plusieurs mitose, considèrent que la phase haploïde est pluricellulaire et que le cycle est digénétique à gamétophyte extrêmement réduit.

Chez certaines espèces de *Fucus* qualifiées de monoïques, chaque thalle porte à la fois des réceptacles mâles et des réceptacles femelles. Chez d'autres, qualifiées de dioïques, chaque thalle ne produit qu'une seule catégorie de gamètes.