

Les algues de la zone intertidale et leur zonation : des idées reçues aux données écologiques

Marc-André SELOSSE

Une idée reçue veut que les algues de la zone de balancement des marées soient verticalement réparties par groupe (algues vertes > algues brunes > algues rouges), en réponse à une variation progressive de la qualité de la lumière avec la profondeur. Or, les marées excluent précisément tout filtrage constant de la lumière et, sur le terrain, on trouve des algues de tous les groupes à chaque niveau de la zone de balancement des marées.

De l'époque de nos études, les algues nous laissent généralement un souvenir mitigé : certes belles, ou associées à des scènes de terrain plus mémorables par leurs scènes que par leurs enseignements biologiques, elles sont néanmoins complexes et très variées... En un mot, difficiles à apprendre ou à retenir. Lors de moi l'idée qu'elles constituaient un groupe simple : il y a d'ailleurs de bonnes raisons à leur diversité (encadré 1). Leur vrai rôle réside dans leur rôle écologique : elles sont productrices primaires en tous lieux, en milieu aquatique, bien sûr, mais aussi en milieu terrestre (des phanérogames aux algues des lichens). Cet article n'étudie pas dans la diversité des algues : il se limite aux trois grands groupes d'algues phycocellulaires représentés sur nos côtes (tableau 1). Il aborde un problème écologique facilement visualisable et très étudié : la vie des algues en « zone intertidale » ou zone de balancement des marées, c'est-à-dire l'espace situé entre les niveaux des basses et des hautes mers de vives eaux. Tous les littoraux ne sont pas affectés par les marées : sur les côtes françaises, elles touchent surtout l'Atlantique, la Méditerranée n'ayant que des marées de quelques dizaines de centimètres.

Comme tous les écosystèmes littoraux, riches en apports nutritifs terrigènes, la zone intertidale est très productive : sous nos latitudes, les écosystèmes littoraux ont une productivité primaire élevée, semblable à celle des forêts tropicales. Les algues y abondent donc.

► **Mots-clés** : algues, zone intertidale, zonation, pigments, phanérogames, stress, niche écologique.

■ **Marc-André Selosse**, Maître de conférences à l'Université Paris VI et au Muséum National d'Histoire Naturelle ; chargé de cours à la préparation à l'agrégation de SVT de l'ENS de Lyon (mar.selosse@wanadoo.fr).

Ce texte a bénéficié de la relecture critique de J.-C. Thomas (ENS Ulm) et F. Roussier (Paris VI/Muséum) ainsi que des documents fournis par E. Cahier (Station Biologique de Roscoff) et C.F. Boudoulique (Université de Marseille - La Seyne).

Encadré 1. – La diversité des groupes d'algues

On appelle « algues » l'ensemble des eucaryotes aquatiques photosynthétiques. Certaines algues sont toutefois terrestres, comme diverses algues vertes (Pleurococcoides) dont quelques-unes forment des lichens (*Trentepohlia*, *Trebouxia*...). Les végétaux terrestres et les algues vertes ont un ancêtre commun, mais on exclut conventionnellement les secondes du terme algue.

Sous cette appellation et l'autotrophie communes se cachent des groupes très différents. Et pour cause ! Au cours de l'évolution, l'état photosynthétique qu'elles partagent a été acquis à plusieurs reprises, par de nombreuses lignées d'eucaryotes distinctes, grâce à des endosymbioses intracellulaires. Toutes les algues ont intégré plus ou moins directement une cyanobactérie, à l'origine de leur plaste. Les algues vertes et rouges ont intégré une cyanobactérie libre, tandis que certaines algues ont intégré... une autre algue (le plaste des algues brunes dérive ainsi d'une algue rouge). Différents textes détaillent ces acquisitions multiples des plastides (voir par exemple *La Recherche* de mai 1997, n° 296, pp. 36-41). La variété des groupes d'algues s'explique donc par des origines évolutives variées !

Nous traiterons ici essentiellement de trois groupes d'algues, qui forment la majorité des algues pluricellulaires de nos côtes : les algues vertes, brunes et rouges – voir tableau I. Comme pour toutes les algues, leur photosynthèse est identique à celle des plantes terrestres : même cycle de Calvin, même flux d'électrons en « Z » dans les membranes thylakoïdiennes, même ATPase. Les différences majeures proviennent de l'équipement pigmentaire responsable de la collecte de l'énergie lumineuse (fig. 8).

Nous mentionnerons aussi les cyanobactéries, procaryotes photosynthétiques dotés de chlorophylle *a* et de phycobillosones (encadré 2). Ces procaryotes sont, tous l'avons dit, à l'origine des plastides des algues, mais vivent aussi à l'état libre sur nos côtes. Mais sont-ce des algues, comme leur ancien nom d'Algues bleues (Cyanophytes) le suggère ? Non, si l'on restreint le terme algue aux Eucaryotes. Mais cette restriction paraît arbitraire à certains, d'où les algologues qui définissent les algues comme l'ensemble des organismes à chlorophylle *a*, hormis les végétaux terrestres, et y incluent donc les cyanobactéries ! Querelle de définition, donc, qui ne doit pas laisser oublier deux faits : écologiquement, les cyanobactéries ont un rôle de producteur primaire proche des algues eucaryotes ; évolutivement, elles sont le « point commun » des algues eucaryotes, qui possèdent toutes un plaste... dérivant plus ou moins directement d'une cyanobactérie !

Les espèces d'algues intertidales ne sont pas réparties aléatoirement : elles forment des zonation successives, de haut en bas. Une idée communément acceptée, jusque dans les ouvrages par ailleurs les plus recommandables, veut que cette zonation se fasse par groupe (algues vertes > algues brunes > algues rouges) et résulte de la qualité spectrale de la lumière. Après avoir présenté cette idée, nous verrons que le constat n'est pas général et que la qualité de la lumière n'a aucun rôle. Nous montrerons ensuite quels facteurs expliquent cette zonation (en vérité, c'est une belle histoire d'écologie que celle-là !) et nous finirons en nous demandant si la qualité de la lumière joue un rôle dans la répartition des algues hors de la zone de balancement des marées. Cet article sera aussi l'occasion de rappeler diverses notions, en encadré, et des expériences classiques sur les algues, (possibles 1 et 2 en annexe).

	Algues vertes = Chlorophytes	Algues rouges = Rhodophytes	Algues brunes = Phaeophytes
Exemples	Ulves, Caulerpe, Entérozoophytes	Aspilum, Algues du noëli	Fucus, Acrophyllon, Laminaires
Pigments (Cf. Protocole 1)	Chlorophylles <i>a</i> et <i>b</i>	(b1, a et phycobili- somes (encadré 4)	Chlorophylles <i>a</i> et <i>c</i>
Polymère de réserve	amidon dans le plaste	amidon particulaire, cytosolique	= laminarines = en solution vacuolaire
Flagelles)	0, 1 ou plusieurs, tous identiques	jamais de flagelles	0 ou 2 flagelles : l'un court et pétri, l'autre long
Pareoi (Cf. Protocole 2)	cellulose et autres polymères (hétéro- sides sulfatés)	cellulose et poly- mères de galactose = sulfatés (carraghé- ranes et agars)	cellulose et acides alginaques (poly- mères d'acides man- nanoniques et galero- niques)
Remarques	proches des végétaux terrestres qui en des- cendent.	groupe original par le cycle de développe- ment notamment	proches des Diatomées et de cer- tains champignons comme le Miskou

TABLEAU 1. – Les trois grands groupes d'algues pluricellulaires de nos côtes et leurs particularités cytophysiologiques.

L'idée à rejeter : une zonation « par couleur » des algues, en fonction des longueurs d'onde disponibles

On sait que la pénétration de la lumière dans l'eau varie avec la longueur d'onde. La lumière rouge est absorbée dès les premiers mètres (fig. 1). Les longueurs d'ondes transmises le plus bas sont, normalement, bleues : les eaux bleues sont fréquentes en milieu océanique, ou le long des côtes à faible apport terrigène. Sur le littoral, comme en Bretagne, les eaux transmettent souvent mieux le vert. Plus turbides, elles comportent en effet de la matière organique en solution, issue de la dégradation des organismes : on parle de « matière jaune » absorbant dans le bleu (encadré 2) ; les eaux vertes comprennent aussi plus de phytoplancton, en raison des apports nutritifs côtiers (absorption dans le bleu et le rouge).

Les remarques qui suivent sont incorrectes, mais figurent malheureusement dans divers ouvrages généraux qui, par ailleurs, sont d'excellente qualité.

L'idée reçue : il y aurait une zonation des algues par groupe systématique : algues vertes > algues brunes > algues rouges, du haut vers le bas. Cette remarque a été formalisée par Oersted dès 1844, sur des côtes d'Europe septentrionale. Plus tard, Engelmann (1884) proposa d'expliquer ces observations par la variation de la lumière avec la profondeur. Vers le haut, les

algues vertes seraient en « complément » avec les végétaux verts terrestres, car soumises à des conditions d'éclairement subaquatiques. Puis, les algues brunes prennent le relais : elles possèdent d'abondantes xanthophylles, dont la fucoxanthine, qui absorbent de plus faibles longueurs d'onde (dans le bleu-vert) (fig. 2). Enfin, plus bas dans la zone intertidale, se trouvent les algues rouges dont les phycobilisomes (fig. 2 et 9) absorbent efficacement dans le bleu-vert, c'est-à-dire, les longueurs d'ondes pénétrant en profondeur. Autrement dit, les algues absorbent peu ou pas les longueurs d'ondes rams à leur niveau de la zone intertidale. Elles ont donc une couleur complémentaire à celle des longueurs d'ondes qui abondent à leur niveau (encadré 2), ce qui explique la zonation par groupe systématique.

Les côtes septentrionales étudiées par Oersted au XIX^e siècle, pauvres en espèces d'algues, montrent effectivement une telle zonation par couleur - mais c'est une coïncidence et non le fait d'une adaptation à la lumière. Beaucoup d'ouvrages dénoncent la généralisation abusive qui a été faite de ces observations, mais l'idée persiste dans de nombreux supports pédagogiques.

Selon cette théorie, on observerait sur le terrain une zonation algues vertes > algues brunes > algues rouges, complémentaire de la qualité de l'éclairement à chaque niveau de la zone intertidale.

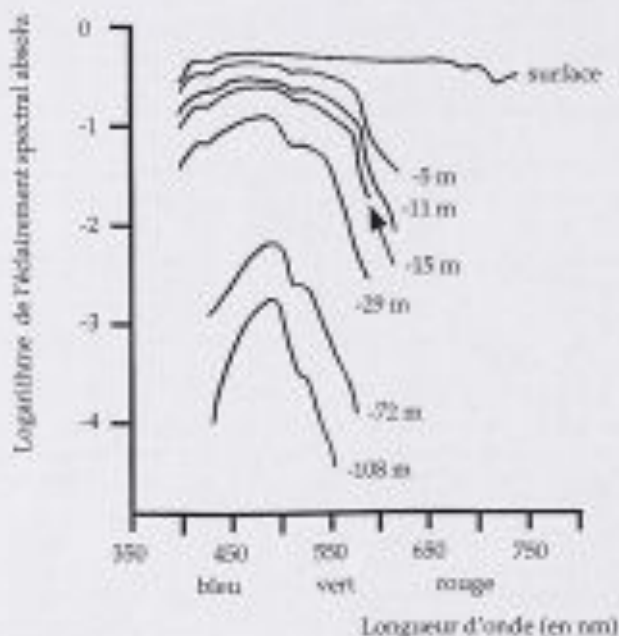
Encadré 2. - Quelques définitions autour de la couleur et des spectres

Les longueurs d'ondes visibles pour l'œil humain s'étendent entre 400 et 800 nm. La couleur d'un corps résulte de l'ensemble des longueurs d'ondes non absorbées et donc renvoyées à l'œil de l'observateur. La couleur d'un corps est donc **complémentaire** de celle de la lumière qu'il absorbe : la somme de ces deux couleurs constitue en effet la lumière blanche qu'il reçoit.

Longueur d'onde absorbée	Couleur complémentaire
violet	jaune
bleu	orange
vert	rouge
jaune	violet
orange	bleu
rouge	vert

Dans ce texte, nous considérerons souvent le **spectre d'absorption** des algues (absorption de lumière par le thalle en fonction de la longueur d'onde). En réalité, il conviendrait d'étudier plutôt le **spectre d'action** (intensité de photosynthèse en fonction de la longueur d'onde), mais en première approximation, ces spectres se superposent dans le visible : c'est-à-dire que l'essentiel de la couleur des algues est dû aux pigments photosynthétiques. Une exception, toutefois : les phérotanins des algues brunes, composés protecteurs mais non photosynthétiques (fig. 10), contribuent, plus que les xanthophylles, à la couleur bruite de ces algues.

Une notion importante est le **point de compensation** (conditions où la photosynthèse égale la respiration). Il peut être exprimé, selon le facteur limitant, en concentration de CO₂, d'oxygène ou bien en intensité lumineuse. En deçà de ce point, les végétaux ne peuvent se développer, ni survivre longtemps, faute de pouvoir se nourrir.



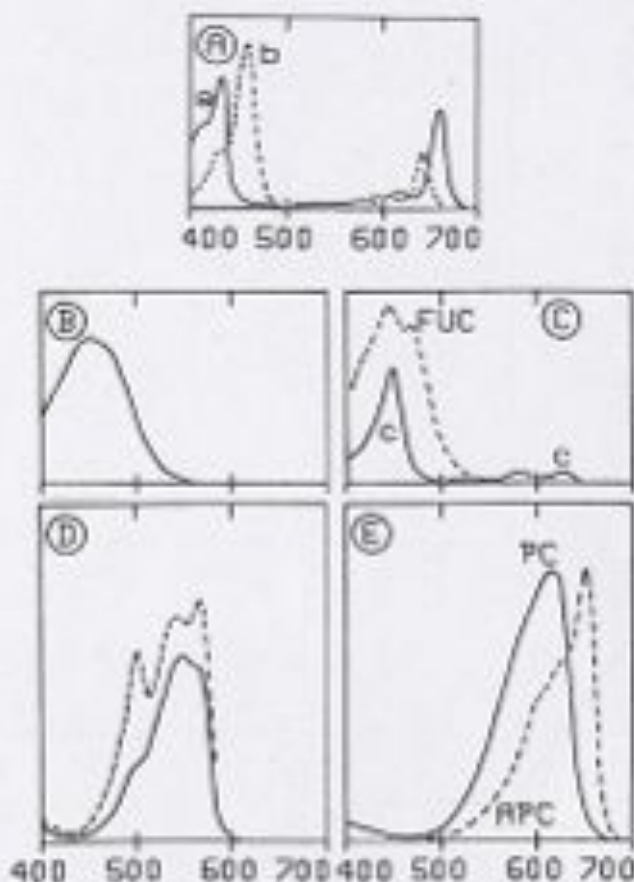
1. — Evolution du spectre lumineux en fonction de la profondeur dans une eau océanique (eau bleue, d'après Morel & Coloumance, 1972). L'axe en ordonnée est logarithmique.

Une telle zonation ne s'observe pas sur le terrain !

J'ai écrit le premier jet de ce texte en restant de la plage, en août 1999, à Belle-Ile en Mer : je m'étais amusé à chercher des exceptions à cette zonation... et j'en avais trouvé de nombreuses : de si nombreuses qu'en fait il n'y a, sur le terrain, aucune règle générale de cette nature. Les trois groupes d'algues sont présents dans la zone intertidale (première ligne du tableau II) et en chaque point, on peut trouver des algues des trois groupes (fig. 3) !

Cette année-là, à Belle-Ile, des Ulves avaient prospéré, attachées sur les rochers sous le niveau des Fucus, créant l'impression d'une ceinture verte continue, sous les algues brunes des hauts rochers. J'avais fait la même observation à Roscoff, dans le Finistère, au début de juillet (fig. 4B). On pourrait donc avoir l'impression d'une zonation différente : mais cette généralisation est tout aussi fautive !

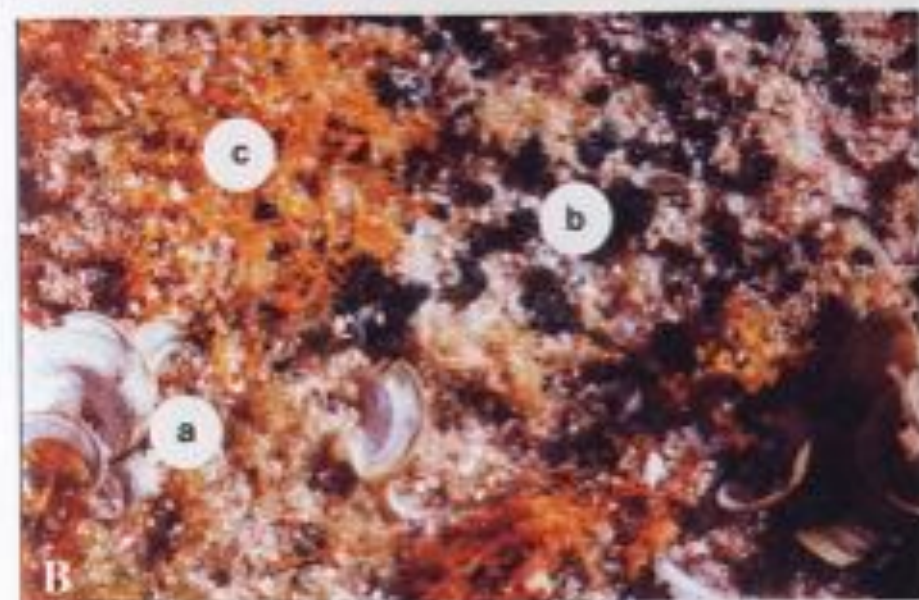
En fait, les algues vertes sont réparties dans toute la zone intertidale (fig. 4B). En soulevant les thalles de Fucus vésiculeux, on découvre une algue verte, plus petite et sombre, en filaments ramifiés : *Cladophora rupestris* (fig. 3A). Plus en profondeur se trouve Ulva ovocœux, une Ulve brunâtre qui peut vivre dans les conditions d'éclairement faibles.



2. - Quelques spectres d'absorption de pigments photorécepteurs (d'après Lüning, 1990) : (A), chlorophylles a et b, trait continu et discontinu respectivement, dans l'éther ; (B), sphéroviridine dans l'éthanol ; (C), chlorophylle c (trait continu) et fucoxanthine (trait discontinu) dans l'acétone ; (D), deux phycoérythrines d'algues rouges ; (E) : allophycocyanine et phycoérythrine, trait continu et discontinu respectivement. On notera toutefois que ces spectres ne reflètent pas nécessairement le résultat biologique : le contexte biochimique cellulaire (protéines liées au pigment, par exemple) est susceptible de décaler les maximums d'absorption. En abscisse, longueur d'onde en nm.

Niveaux	Algues vertes	Algues brunes	Algues rouges
Dans la zone intertidale seulement	57 %	30 %	15 %
Sous la zone intertidale strictement	28,5 %	30 %	18,5 %
Indifféremment	14,5 %	40 %	66 %

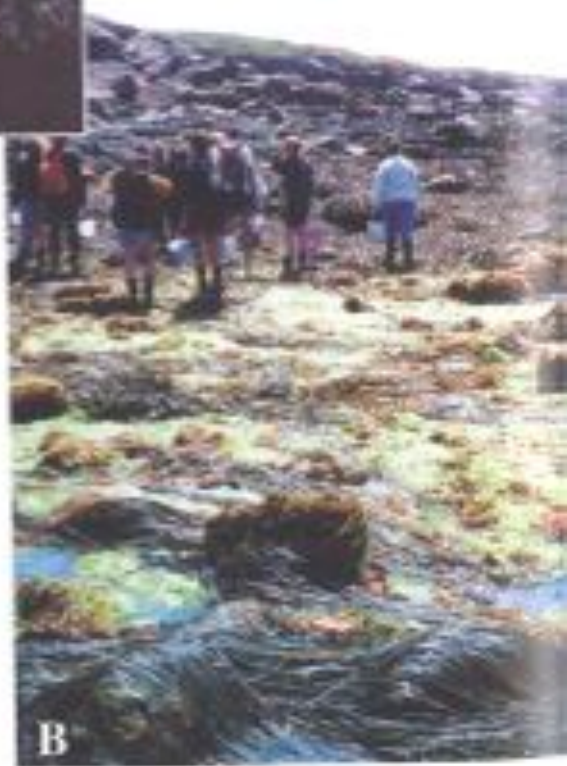
TABLEAU 1. - Pourcentage d'espèces des trois grands groupes d'algues à différents niveaux (modifié de Chapman, 1979, in Parfitt et Hawkins, 1996).



3. - À chaque niveau, des algues de tous les groupes peuvent être présentes. (A) Un rocher en zone intertidale à Roscoff, dans le Finistère : parmi les algues brunes, le *Fucus* vésiculeux (a) et *Ascophyllum nodosum* (b), une algue rouge, *Chordaria crispus* (c) et une algue verte, *Cladophora rupestris* (d). (B) Sur un autre rocher, près de Bonifacio, en Méditerranée, l'algue brune *Padina pavonica* (a) côtoie les algues vertes comme *Dasycladus verrucularis* (b) et des algues rouges du genre *Laurencia* (c).



ns 4. – (A) On peut parfois éprouver l'impression d'une zonation par couleur des algues les plus abondantes : souvent de nombreuses algues vertes surmontent les algues brunes (ici, *Polysiphonia coralloides*). (B) Mais ailleurs, comme à Roscoff en juillet 2000, des algues vertes (*Ulves*) prolifèrent sous la ceinture de *Fucus* (prise plus haut, sous les pieds du groupe de vacanciers). Ces zonation ne sont pourtant pas strictement vérifiées si l'on regarde de près à chaque niveau (fig. 3)...



Quant aux algues rouges, il en existe très haut dans la zone de balancement des marées. Le fond des cuvettes rocheuses de haut niveau, qui retiennent un peu d'eau mais pas assez pour affecter la qualité de la lumière, est recouvert d'algues calcaires, des Corallinacées : *Plymatolithon leucomandii* et *Lithophyllum incrustans* (fig. 5). Le genre *Porphyras*, dont une espèce est cultivée au Japon, pousse aussi haut dans la zone intertidale (fig. 6). Dans les arêtes des rochers battus par les vagues et dépourvus de grandes algues, pousse une petite algue rouge gazeuse et rase : *Ceramium corymbosum*. D'autres algues rouges, comme *Milnesiobrya rubra*, se trouvent à tous les niveaux de la zone intertidale.

Quant aux algues brunes, il y en a de bas en haut : elles comptent des espèces très bien adaptées à la vie en zone de balancement des marées (*encadré 3*). Ce sont les plus nettement zébrées, car chaque espèce est inféodée à un niveau (fig. 7), depuis les *Polyctia canaliculata* les plus élevées (fig. 4A), en passant par les *Farula spiralis*, *F. vesiculosa*, *F. serrata* (voir *Acrophyllium nodosum* et surtout l'algue japonaise introduite, *Sargassum muticum*), jusqu'aux différentes *Laminaires*, toujours immergées sauf lors des vives eaux.

Enfin, des groupes photosynthétiques unicellulaires, comme les Diatomées ou les Cyanobactéries, ne montrent pas non plus de position préférentielle dans la zone intertidale.

À bien réfléchir, les algues de ce milieu sont émergées en moyenne à mi-temps. Le jeu des marées implique plus de 50 % d'émergence au-dessus du niveau de mi-marée (aux mortes eaux, *Polyctia canaliculata* n'est pas immergée à marée haute). Bien avant la qualité de la



5. – Algues d'une cuvette rocheuse d'eau de mer, située près du niveau de la haute mer. On observe des Entéromorphes (algues vertes) et un encroûtement rougeâtre au fond de la fesse, constitué de Corallinacées. Ces algues rouges calcaires tolèrent un fort éclairement et des variations de salinité, mais pas l'émergence : elles s'arrêtent un peu en dessous du niveau de l'eau retenue (ce qui marque le niveau minimal de l'eau durant les jours de forte évaporation).

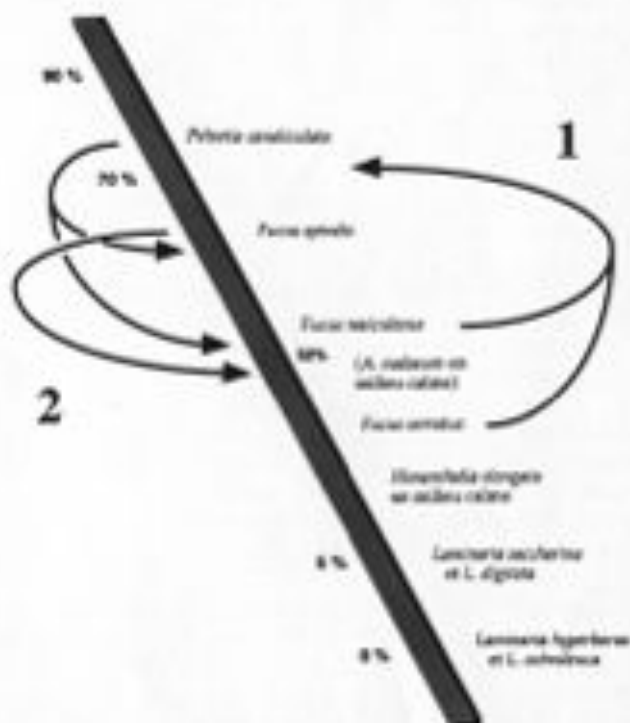


Fig. 6. – Les rochers qui émergent transitoirement en haut des plages sont colonisés par diverses algues opportunistes : parmi des Entéromorphes (vertes) poussent de larges thalles de *Porphyra* brunâtres (photo de P. Cordonis, prise en fin d'hiver à Morgat - Finistère).



lumière, c'est cette émergence bi-quotidienne qui caractérise la zone intertidale. Conséquence sur la qualité de la lumière : comme la tranche d'eau est d'épaisseur variable, la filtration de la lumière n'est pas identique au cours du temps. La qualité de la lumière à chaque hauteur de la zone intertidale dépend donc du stade de la marée et n'est pas constante... Il n'y a même pas zonation verticale de la qualité de la lumière !

Donc (1) il n'y a pas sur le terrain de zonation par « couleur », ni par groupe systématique et (2) la qualité de la lumière varie dans le temps à chaque niveau de la zone intertidale. Pourtant, comme les algues brunes l'illustrent nettement (fig. 7), beaucoup d'espèces intertidales forment effectivement des zones (ou ceintures) constantes : il nous faudra expliquer pourquoi. Mais insistons d'abord sur l'égalité des groupes d'algues face aux conditions d'éclairement et à l'émergence.



7. - Répartition des grandes algues brunes sur le littoral rocheux atlantique. (A - page ci-contre), les ceintures à Roscoff : (a), *Pelvetia canaliculata*, (b), *Fucus spiralis*, (c), *Fucus vesiculosus*, (d), touffe isolée d'*Ascophyllum nodosum* (photo S. Heusser). (B), les principales expériences de transplantation de Fuciales mentionnées dans le texte (réalisées par Norton dans les années 1970) sont représentées par des flèches numérotées :

1 : vers le haut, les transplantations se soldent toujours par la mort des algues transplantées ;
2 : vers le bas, on observe une survie à la condition d'enlever régulièrement les espèces poussant habituellement sur le site de transplantation, faute de quoi les transplants sont éliminés par compétition.

Le pourcentage d'émergence au cours du temps est indiqué pour différents niveaux (le lien du niveau exact des marées dépend en fait de l'agitation du milieu : les éclaboussures dues aux vagues en milieu agité font « remonter » les ceintures vers le haut par humectation du rocher).

Encadré 3 - Le Fucus, une algue subaérienne

Les Fucus vivent dans la zone intertidale, où ils sont soumis à l'immersion deux fois par jour. La position par rapport à la mi-marée des espèces les plus élevées dans la zonation littorale (*Fucus vesiculosus* et *F. spiralis*, fig. 7) leur impose d'être plus souvent émergées que submergées. D'ailleurs, l'activité photosynthétique de *F. spiralis* est maximale lorsque l'algue est hydratée à 95 %, c'est-à-dire, peu après le retrait de la mer : la photosynthèse atteint alors 1,5 fois celle d'un thalle complètement hydraté ! A marée basse, les thalles sont soumis à des conditions de type aérien : milieux desséchant, gel d'hiver, ruissellement d'eau douce s'il pleut... De plus, le fort rayonnement lumineux peut altérer les pigments photosynthétiques - surtout lorsque la dessiccation limite le déroulement de la phase sombre de la photosynthèse. Des pigments phénoliques noirs caractéristiques des algues brunes, les **phlorotannins**, permettent une photoprotection (Fig. 10). Ces molécules se trouvent dans des vacuoles particulières, les physodes : leur pH élevé permet une mise en évidence par le bleu de crésyl (plutôt rose dans les autres compartiments cellulaires, cet indicateur coloré apparaît bleu dans les physodes). Les phlorotannins disparaissent d'ailleurs lorsqu'on chauffe les algues brunes dans l'eau, car ils sont hydrosolubles (la chaleur détruit la structure cellulaire). Contrairement à une idée répandue, l'eau chaude ne solubilise pas seulement les pigments photosynthétiques comme les xanthophylles, plutôt hydrophobes, mais surtout des phlorotannins (fig. 8).

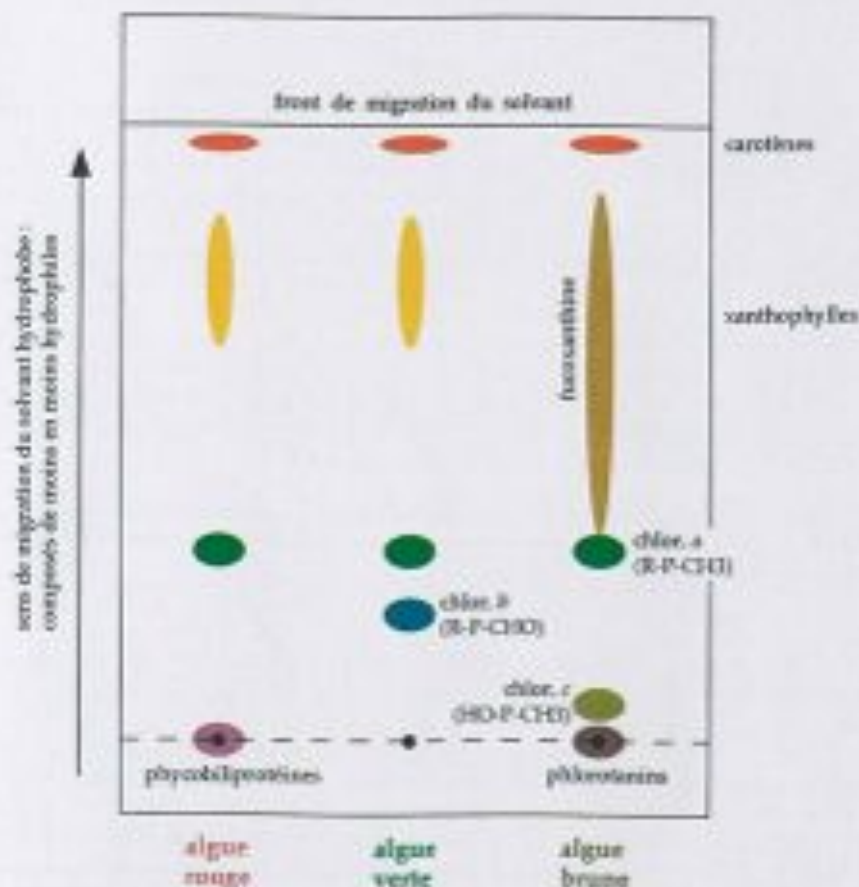
L'adaptation à un milieu potentiellement desséchant se retrouve dans les **structures reproductrices**. Les renflements reproducteurs, ou réceptacles, sont riches en mucilage retenant l'eau. Les gamétocytes y sont formés dans des cryptes, ou conceptacles, également riches en mucilage. La protection est double : d'une part, les cystes ne sont pas directement exposés, d'autre part, des filaments stériles producteurs, les paraphyses, assurent une protection en limitant les mouvements osmotiques - l'analogie avec les cryptes stomatolites des plantes de milieu sec est frappante... Chez une autre algue de la zone intertidale, l'Algue japonaise (*Enteromorpha flexilis*), la fécondation a lieu dans les cryptes (fécondation interne), qui sont hermaphrodites : celles-ci abritent les premières divisions du zygote. L'Algue japonaise libère des embryons... comme les Archéogamètes !

Chez *F. vesiculosus* et *F. spiralis* en revanche, les gamètes sont libérés dans le milieu à marée haute, et la fécondation est effectivement externe et aquatique : on dit la première fécondation décrite (Thuret, 1854). Elle implique, comme chez la plupart des algues brunes, des phénomènes émis par l'ovule, qui attirent les spermatozoïdes. Ces molécules hydrophobes, dont le fucoxanthine, ont une odeur qui aide à distinguer les thalles mâles, inodores, des thalles femelles, fortement fruités. Leur caractère hydrophobe est ainsi une adaptation à des zones de surface, riches en bulles d'air.

Entre les algues brunes intertidales existe aussi une compétition pour la lumière à marée haute : des adaptations favorisant un port dressé (flottants des Fucus et d'*Acosphyllon nodosum*) prennent alors tout leur sens. Ces algues ont donc des caractéristiques amphibies. Phénomènes et fécondation externe sont assez fréquents en milieu aquatique - mais la physiologie végétative et la production des gamètes sont nettement subaériennes chez les Fucus. D'ailleurs, le plus élevée des algues brunes, *Polysiphonia confinis* (fig. 6A), meurt si on lui impose une immersion prolongée.

Tous les groupes d'algues peuvent supporter des éclaircissements de qualités spectrales très variées.

La qualité de la lumière n'affecte aucun groupe d'algues en particulier. Au sein de tous les groupes d'algues existent de fortes variabilités de l'équipement pigmentaire, entre espèces ou entre individus de même espèce. Certes, il existe des « signatures pigmentaires » propres à chaque groupe (tableau 1 et fig. 8), liées à la présence de pigments majeurs ; mais leur abondance relative est variable, et des pigments photosynthétiques accessoires peuvent modifier le spectre d'absorption. Cette variabilité permet à tous les groupes de supporter des éclaircissements variés, notamment dans la « fenêtre du vert » (490-650 nm), où n'absorbent pas les chlorophylles.



8. - Affine d'une chromatographie sur papier des pigments des trois groupes d'algues pluricellulaires marines (voir protocole 1 en annexe). Noter que, sur une plaque de silice, les xanthophylles migrent moins loin et se trouvent en-dessous des chlorophylles a et b. La formule des chlorophylles est indiquée de façon succincte : P désigne le noyau tétrapyrolique et R, la queue aliphatique hydrophobe (phytyl).

Chez les algues vertes et brunes, les xanthophylles peuvent s'accumuler et modifier le spectre d'absorption : fucoxanthine des algues brunes ; siphonaxanthine d'*Ulva* *officinorum* qui absorbe vers 500-550 nm... (fig. 2, voir les formules de xanthophylles sur la fig. 6B). Pour les algues rouges et les cyanobactéries, la structure des bras des phycobilisomes (fig. 9) permet de modifier le spectre d'absorption, comme détaillé en encadré 4 : l'augmentation de la quantité de phycoérythrine améliore l'absorption dans le vert (fig. 2). Cela explique le beau rouge vif des algues rouges de profondeur et de celles découvertes aux vives eaux seulement. Dans les conditions de fort éclaircissement, les phycobilisomes ont des bras plus courts. Ceci entraîne la couleur brun-bleuté des *Porphyra* (fig. 6) ou bleuté de certaines *Laurencia* (fig. 10) : les phycobilisomes de ces algues contiennent relativement peu de phycoérythrine. Parfois, même les algues rouges paraissent verdâtres, comme *Codium* *coespitosum* en fin d'été : en raison de la faible quantité de phycobilisomes présents, la chlorophylle *a* et les caroténoïdes imposent leur couleur.

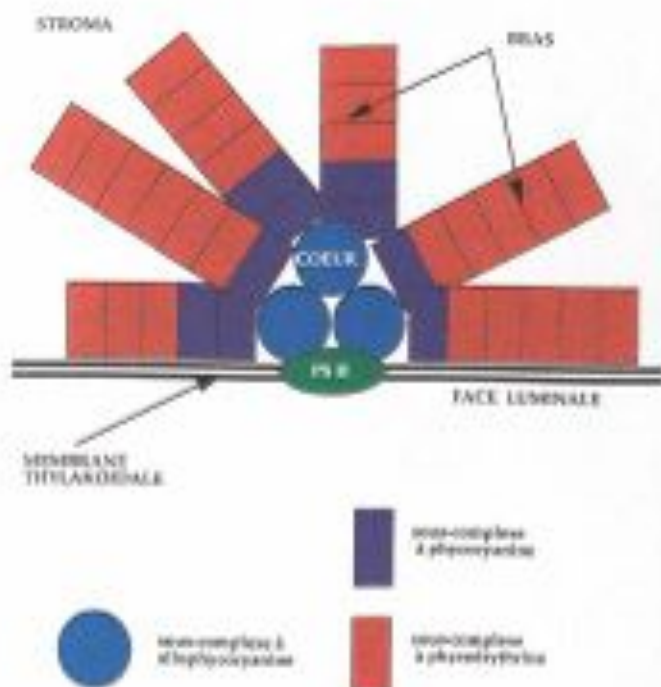
Les individus eux-mêmes ont la possibilité d'adapter leur équipement pigmentaire à différents éclaircissements, chez les algues rouges (encadré 4 et tableau III), mais aussi chez des algues vertes comme les *Ulva*.

Pour clore le chapitre de la variabilité pigmentaire interne à chaque groupe, notons que le spectre des pigments *in vivo* peut différer du spectre obtenu *in vitro* (fig. 2). L'environnement moléculaire, et plus particulièrement protéique (= ensemble des protéines de l'antenne auxquelles sont associés les pigments), peut en effet modifier ce spectre. Nous en connaissons de nombreux exemples : considérons, dans l'œil humain, la rhodopsine qui capte la lumière au moyen d'un groupement prosthétique, le rétinal (dérivé de la vitamine A, elle-même issue du carotène). Il existe trois formes de rhodopsine qui absorbent respectivement dans le bleu (maximum à 420 nm), le vert (535 nm) et le rouge (565 nm) : l'environnement protéique suffit à changer le spectre d'absorption du rétinal ! De même, la couleur rouge des crustacés cuits, due à un caroténoïde, l'astaxanthine, n'est révélée qu'après que la cuisson ait dénaturé les protéines qui se lient à lui et modifient son spectre *in vivo*. Prenons un dernier exemple, plus lié aux algues : le maximum d'absorption de la fucoxanthine est décalé de 50 nm vers le vert dans les cellules d'algues vertes. L'environnement moléculaire est une autre source de plasticité du spectre d'absorption au sein des groupes d'algues !

Tous les groupes d'algues ont la possibilité d'utiliser les radiations bleu-vert et possèdent des espèces capables d'ajuster leur composition pigmentaire aux conditions chromatiques du milieu.

Tous les groupes d'algues peuvent affronter les stress associés à l'émergence en zone intertidale

L'émergence représente plusieurs stress physico-chimiques simultanés. D'abord, le retrait de l'eau coupe toute alimentation hydrique et minérale. Si le soleil brille, deux stress s'ajoutent : intensité d'éclaircissement accrue (UV notamment) et dessiccation. Par mauvais temps, deux autres stress sont possibles : gel d'eau arrivée d'eau douce par la pluie. D'une façon générale, les stress sont nutritifs, thermiques, lumineux, osmotiques et oxydatifs - l'oxygène est plus abondant et plus facilement renouvelé dans l'air que dans l'eau. Globalement, le milieu intertidal est plus imprévisible que le milieu aquatique pur. Nous allons considérer deux exemples de stress parmi tous ceux qui s'exercent : le problème de l'excès de lumière et le stress osmotique. Les groupes de grandes algues sont égaux devant ces stress...



B. - Structure des phycobilisomes, volumineuses antennes extrinsèques des Cyanobactéries et des Algues rouges (repris de Sétlisse, 1996). On distingue des bras qui rayonnent à partir d'un cœur. Le modèle proposé est celui établi pour les Cyanobactéries : les bras sont plus nombreux et orientés dans toutes les directions de l'espace chez les Algues rouges. Voir aussi l'encadré 4.

Eclairement ^a	PE ⁺⁺	PC ⁺⁺	APC ⁺⁺	PC/APC
40	30,8 ± 4,1	10,5 ± 0,15	7,1 ± 1,8	1,5
200	15 ± 4,1	5,6 ± 1,7	3,15 ± 0,7	1,7
400	5,8 ± 2,7	3,7 ± 1,4	1,75 ± 0,6	2,1

^a $\mu\text{mol photons m}^{-2}\text{s}^{-1}$

⁺⁺ 10^{-6} μg par cellule

TABLEAU III. - Adaptation pigmentaire d'une culture de l'algue rouge unicellulaire *Rhodella violacea* selon l'éclairement : la quantité d'APC traduit la quantité de phycobilisomes et la quantité relative de PE et PC par rapport à l'APC reflète leur composition. Données d'après Bernard et al., 1996 (*J. Phycol.*, 32 : 265-271).

Encadré 4 - La structure et les adaptations des phycobilisomes

Les phycobilisomes sont des complexes protéiques multimériques jouant le rôle d'antennes réceptrices de lumière chez les algues rouges, mais aussi chez les cyanobactéries. Ils sont localisés sur la face externe (cytoplasmique) de la membrane des thylakoïdes et comportent des protéines colorées reliées par des protéines de liaison incolores. Les protéines colorées doivent leur couleur à un noyau tétraprotéique ouvert qui capte la lumière et sont de trois types (fig. 2B, E et 9) :

- les **phycoérythrine** (PE) rouges (maximum d'absorption : 565 nm) ;
- les **phycocyanines** (PC) bleues (maximum d'absorption : 620 nm) ;
- les **allophycocyanines** (APC) bleues (maximum d'absorption : 650 nm).

D'une taille avoisinant 600 nm, les phycobilisomes comprennent un cœur et des bras (fig. 9). Le cœur est composé de différentes sous-unités d'allophycocyanine arrangées en trois cylindres juxtaposés. De ce cœur rayonnent des bras, composés d'un empilement de sous-complexes en forme de disques de 12 nm de diamètre et de 6 nm de hauteur. Du côté interne de ces bras, les sous-complexes comprennent 12 sous-unités de phycocyanine, tandis qu'à l'extrémité distale, ils comportent 12 sous-unités de phycoérythrine. L'architecture des antennes permet un transfert unidirectionnel d'énergie :

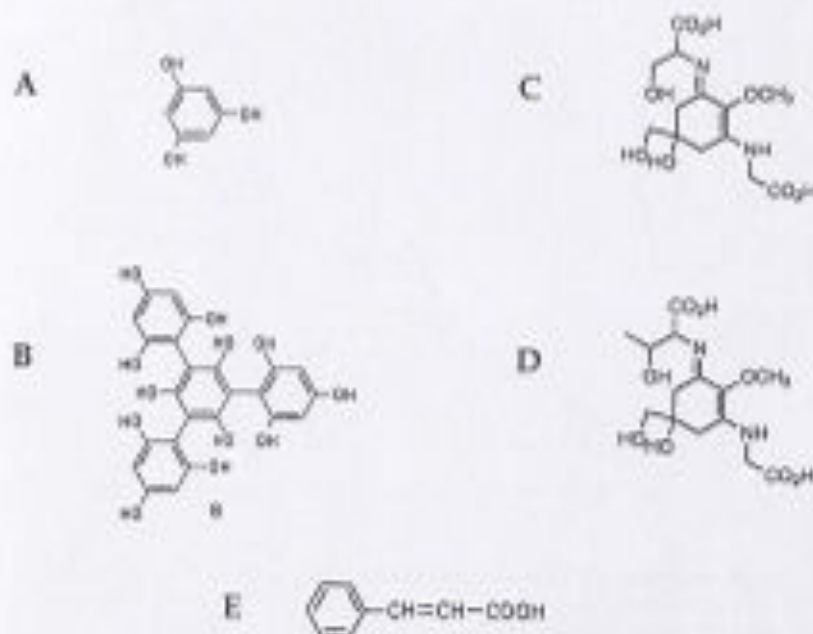
phycoérythrine > phycocyanine > allophycocyanines > PS II (680 nm)

Les longueurs d'onde activant ces pigments sont croissantes, donc leurs énergies d'activation décroissantes (il faut $h \cdot c / \lambda$, avec h , constante de Planck et c , célérité de la lumière dans le vide) : l'énergie d'excitation d'un pigment peut donc exciter le suivant. Le transfert, par un phénomène de résonance inductrice (énergie directement transmise entre pigments), est rendu possible par la proximité des pigments entre eux au sein du phycobilisome (fig. 9). Cet équipement pigmentaire permet d'absorber notamment dans la « fenêtre du vert » (450 - 650 nm) où n'absorbent pas les végétaux verts (fig. 9). Mais le coût de la synthèse de telles antennes, qui représentent jusqu'à 60 % des protéines totales du plaste, explique probablement qu'une telle stratégie ne soit pas générale chez les algues. Les xanthophylles (fig. 2B, C) permettent d'ailleurs une adaptation semblable.

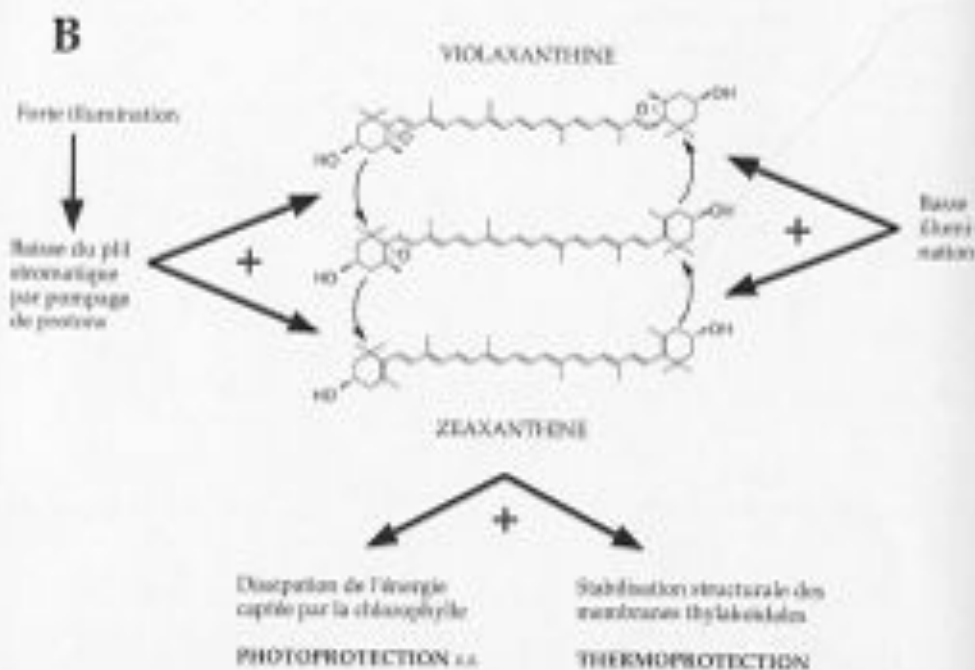
Certaines algues rouges et certaines cyanobactéries peuvent adapter leurs phycobilisomes à l'éclairement. Les uns sont capables d'ajustements quantitatifs (nombre de phycobilisomes par cellule, comme l'algue rouge *Aglaothamnion aegleum*) qui les adaptent à des éclaircissements plus ou moins intenses. D'autres sont capables d'adapter la composition des bras des phycobilisomes (rapport PE/PC) selon la qualité spectrale de l'éclairement, comme l'algue rouge *Griffithsia pacifica*. On parle d'**adaptation chromatique complémentaire**, c'est-à-dire la synthèse préférentielle du pigment absorbant les radiations présentes. C'est le cas de la cyanobactérie *Calothrix*, qui est vert bleu en lumière rouge (synthèse de PC et APC) et rouge en lumière verte (synthèse de PC, APC et PE). Des algues rouges comme *Rhodella violacea* sont à la fois capables de réguler la quantité de phycobilisome et leur composition, comme l'indique le tableau III.

Dans les conditions naturelles, on a décrit, chez *Pyrocyra* et *Cladonia*, une augmentation du rapport phycoérythrine/chlorophylle a lors de transplantations dans des microsites moins illuminés. On le voit, un même organisme peut s'adapter à des éclaircissements très variables : c'est donc bien que la qualité de la lumière n'a qu'un rôle limité dans la répartition des espèces, au moins pour celles présentant de telles propriétés !

Dans la zone intertidale, la lumière peut être excessive : lorsque les algues sont desséchées et incapables de photosynthétiser, l'appareil photosynthétique peut être photo-oxylé par un flux quantique trop intense. La détérioration des forts éclaircissements est notamment assurée par des molécules photoprotectrices, généralement dotées de cycles aromatiques qui interceptent la lumière et surtout les UV. Les algues vertes disposent de phénylpropanoïdes, molécules dérivées de la phénylalanine par désamination (fig. 10) : ce sont les précurseurs de la lignine des végétaux terrestres. Les algues brunes possèdent des phlorotannins, molécules vasculaires de nature phénolique, en grande partie responsables de la couleur brune de ces algues (encadré 3 et fig. 10). Enfin, les algues rouges, mais aussi quelques algues brunes et vertes, disposent d'acides aminés particuliers à radicaux cycliques, proches de la mycosporine des champignons (fig. 10) qui absorbent en particulier dans l'UV (absorption maximale entre 300 et 360 nm). Ajoutons que, comme les végétaux terrestres, les algues possèdent un cycle des xanthophylles, qui permet la synthèse de zéaxanthine lors de trop forts éclaircissements (fig. 11). La zéaxanthine est capable de transformer l'énergie d'activation de la chlorophylle en chaleur, évitant ainsi que l'énergie non utilisée pour la photosynthèse ne crée des radicaux libres (fig. 11). Le cycle des xanthophylles existe chez les algues vertes, les algues brunes, mais aussi peut-être certaines algues rouges. Un cycle un peu différent, mais fonctionnellement semblable, a été décrit chez les diatomées. Notons que le stress par excès de lumière se produit aussi hors des mers à marées (voir plus bas), pour les algues les plus proches de la surface.



10. – Les composés photoprotecteurs des algues. Les phlorotannins des algues brunes sont dérivés de monomères phénoliques (A, fucol des Fucus) qui peuvent se polymériser (B, tétrafucol). Les algues rouges (et d'autres algues) possèdent des acides aminés proches de la mycosporine (C, shionine ; D, composé nommé « porphyrine 304 »). E, le squelette carboné (acide phénylpropanoïque) dont dérivent les phénylpropanoïdes des algues vertes. Ces composés protecteurs sont multifonctionnels : ils peuvent aussi contribuer à la défense contre les pathogènes et les herbivores.



11. – Le cycle des xanthophylles et la photoprotection. (A) Destinées possibles de l'énergie d'excitation de la chlorophylle : elle peut être évacuée vers la chaîne de transfert des électrons, sans quoi elle risque de créer des radicaux libres. En présence de zéaxanthine, à même d'être excitée par la chlorophylle activée, l'énergie peut être transformée en chaleur par la désactivation de cette molécule. (B) Le cycle des xanthophylles proprement dit : la zéaxanthine s'accrète lorsque de fortes irradiances se produisent, permettant alors la photoprotection. La zéaxanthine contribue aussi à stabiliser les membranes thylakoïdales contre l'agitation moléculaire, liée à l'élévation de température : le fonctionnement des protéines membranaires risque d'être altéré et la perméabilité membranaire pourrait augmenter. Lorsque l'éclairement est faible, la zéaxanthine est retransformée par une double époxydation en violaxanthine, qui n'interagit pas avec la chlorophylle activée.

La résistance aux stress osmotiques (caractère euryhalin) existe également dans tous les groupes. Les algues vertes tolèrent bien la dessalure. Elles colonisent avec succès les sédiments d'eau douce, contribuant par là à l'idée répandue qu'elles sont situées haut dans la zone intertidale. Mais certaines algues rouges supportent aussi l'eau douce : c'est le cas d'une algue rouge croûteuse très commune, *Hildenbrandia rubra* (une forme voisine se trouve également en eau douce !). Craignant l'éclairement direct, elle se moule dans la zone intertidale sous les surplombs rocheux et notamment dans les grottes... même lorsque ruiselle de l'eau douce. Stress opposé, l'élévation de salinité est bien tolérée des Corallinacées des flaques qui se reconnoissent au soleil (fig. 5). La dessiccation, stress osmotique extrême, est difficilement supportée au sein même de chaque groupe. Certaines algues évitent la dessiccation, en particulier grâce à des polymères pariétaux très hydrophiles (voir protocole 2 en annexe). Mais ces polymères, polysaccharides sulfatés ou carboxylés, existent dans tous les groupes ! Cependant, la vitesse de dessiccation n'est pas toujours corrélée à la tolérance à l'émerision : certaines espèces tolèrent donc plus la dessiccation qu'elles ne l'évitent. La tolérance à la dessiccation est avérée chez certaines algues brunes, qui sont en fait de véritables organismes subaériens (*occulé 2*), mais les algues vertes (*Entérosmorphus* et *Ulves*) ou rouges (comme *Porphyra*, qui sèche totalement au soleil à basse mer !) sont capables de supporter sans dommage les pertes en eau.

D'autres algues tolèrent moins bien la dessiccation, indépendamment de leur position systématique : Laminaires rostreuses au bas de la zone intertidale, Corallinacées cantonnées aux flaques d'eau entre les rochers (fig. 5), *Cladophora repens* proéminent à basse mer sous les thalles affaiblis de *Fucus* (fig. 3A). Notons que la dessiccation implique aussi un stress nutritionnel, en interdisant les prélèvements dans le milieu : les algues tolérant une longue dessiccation doivent avoir une efficacité absorbée accrue à marée haute. Ainsi, *F. vesiculosus* peut endurer de plus longues dessiccations si, lors de la submersion, l'eau de mer est enrichie en nutriments : ses capacités d'absorption minérale sont limitées et lui imposent un temps d'immersion minimale.

La variabilité de la résistance à l'émerision est donc grande dans chaque groupe d'algue et permet à chacun de peupler tous les niveaux de la zone intertidale.

La limite supérieure des espèces dépend de facteurs physiques (résistance à l'émerision)

L'intensité et la durée des stress propres à la zone intertidale varient évidemment avec la durée de l'émerision, donc avec la position verticale dans la zone intertidale : ainsi, plus l'algue est située en hauteur, plus l'émerision est longue et plus l'assèchement, le gel, etc... sont potentiellement intenses. Il existe donc une *variation verticale de l'intensité des contraintes intertidales*. Or, la sensibilité des algues au stress d'émerision croît vers le bas de la zone intertidale (espèces de moins en moins euryhalines et/ou eurythermes). Par exemple, les algues des bas niveaux supportent mal les fortes luminosités (courtes longueurs, d'onde ou particulier). Les Laminaires ne supportent ni le gel ni des salinités inférieures à 26 ‰, ce qui les cantonne au bas de la zone intertidale ; les thalles qu'on voit parfois à marée basse de fortes eaux, sont de l'année et passent rarement l'hiver : le repeuplement s'effectue chaque année à partir de parents situés plus bas.

Les transplantations d'algues brunes vers le haut, c'est-à-dire dans les ceintures d'où elles sont absentes, illustrent bien cette incapacité à endurer les conditions de zones plus élevées : les transplantations de type 1 de la figure 8 conduisent à la mort du transplant. Sur les côtes

chiliennes et mexicaines, des tremblements de terre provoquant un exhaussement de la côte ont mené ces expériences : les algues surélevées sont progressivement mortes et les ceintures ont repris leur limite supérieure habituelle par rapport au niveau moyen des marées. La colonisation du milieu par chaque espèce est donc « bloquée vers le haut » par ses capacités physiologiques face à un ou plusieurs stress liés à l'émerision (Fig. 4).

Les stress liés à l'émerision sont probablement déterminants : en effet, sur les côtes où la mer est très agitée, créant des vagues et des *Aelobosaurus* fréquentes, les ceintures végétales restent en hauteur. La position des ceintures résulte donc non pas du niveau moyen des marées, mais plutôt de la fréquence d'aspergites - il en résulte de pénibles querelles sur les subdivisions de la zone de balancement des hautes et basses mers, définies selon les années à partir des niveaux des marées ou à partir des ceintures de végétation, dont la position intègre l'hydrodynamisme du site. Toutefois, l'excès de lumière, par suite de la proximité du milieu aérien, aurait un rôle important dans la zonation des ceintures : au Canada, l'étagement persiste sur des côtes sans marées, et donc sans émerision, situées à quelques kilomètres de côtes à marées. Certains auteurs pensent que le stress quantique, près de la surface, contribuerait à maintenir la zonation hors de toute émerision en limitant la croissance de certaines espèces. Cette remarque vaut aussi pour la Méditerranée, où on connaît des espèces fuyant la lumière, comme l'algue verte *Halimeda* rose sur nos côtes.

Notons que les espèces ne sont pas sensibles aux mêmes stress liés à l'émerision : selon le stress qu'on supprime, des espèces différentes reviennent dans la zone intertidale. Dans les crevasses d'eau retenue par les rochers (fort éclaircissement et variations de salinité, mais pas de dessiccation), ce sont des algues rouges croissantes (Fig. 5) ; dans les grottes coïnes des surplombs et les crevasses des rochers (variations de salinité et dessiccation, mais éclaircissement limité), d'autres espèces dominent (*Halimeda* rubra et *Ceramium* compris d'autres algues rouges).

Certains facteurs biologiques modifient localement la limite supérieure actuelle, car plus une espèce est proche de ses limites physiologiques, plus elle devient sensible à un stress supplémentaire. C'est le cas de la pression des herbivores. Lors de la marée noire du Forêt-Casson, au Sud de l'Angleterre, la destruction de la faune et de la flore fut suivie d'une recolonisation dont étaient absentes, dans un premier temps, les puilles (brotteurs de gemmation) et les balanes (filteurs qui consomment les propagules, spores ou zygotes). Les limites supérieures de *Laminaria digitata* et d'une autre algue brune, *Brouardella elongata* (« Haricot de mer » des collecteurs d'algues alimentaires), étaient alors plus hautes de 1,5 à 2 m ! Au bout d'une dizaine d'années, avec le retour des animaux, tout revint dans l'ordre habituel. Certains travaux indiquent même une légère remontée de la limite supérieure des ceintures d'algues si l'on défriche les algues dominant la ceinture immédiatement supérieure : la compétition interspécifique joue donc, mais faiblement. En effet, ces remontées qui se font jour lorsqu'on supprime les consommateurs ou les compétiteurs auraient un rôle négligeable, car les individus qui s'installent plus haut seraient vulnérables à long terme, sensibles à un séchage ou à un bris froid. Les facteurs physiques dominent donc sur le long terme.

Ainsi, la variation verticale de l'intensité des stress liés à l'émerision impose la limite supérieure des espèces en zone intertidale. Si la lumière joue, c'est surtout quantitativement, et par excès, et non par ses longueurs d'ondes. Mais il s'agit d'une zonation des espèces et non des groupes d'algues.

La limite inférieure des espèces dépend de facteurs biotiques (compétition)

Reste à comprendre le(s) facteur(s) limitant l'extension des ceintures d'algues vers le bas, où les conditions sont plus « favorables » de par une immersion (moins longue). On pourrait penser que l'immersion prolongée constitue un stress intense - de fait, *Polysiphonia canaliculata* meurt si on lui impose une immersion prolongée. Mais les expériences de transfert de thalles vers le bas (transplantations de type 2 sur la figure 7) incriminent un autre facteur : les transplants survivent mais sont rapidement envahis, dépassés puis remplacés par les algues habituelles du niveau de transplantation. Ils ne survivent que si on élimine sélectivement les espèces d'algues dominant normalement, ce qui revient à perturber la compétition naturelle pour l'occupation de l'espace.

Le développement des transplants n'est pourtant pas médiocre : dans le cas de *Fucus spiralis*, des expériences montrent que la zone de croissance optimale (en l'absence de compétiteur) se trouve sous la zone que cette espèce colonise effectivement ! Toutefois, la compétition interspécifique avec les algues résidentes interdit leur développement. Chaque espèce paraît « repoussée vers le haut » par cette pression compétitive et ne survit qu'au sommet de sa zone de répartition potentielle, là où elle n'est pas concurrencée (fig. 12). Une très belle illustration en existe au bord de la mer Baltique : les Laminaires sont absentes de cette mer, à cause de sa faible salinité (faible évaporation).

Sur les littoraux baltiques, *Fucus serratus* (fig. 7) descend et colonise les niveaux habituellement occupés par ces algues. De même, lors d'une phase de conquête, après un défrichement artificiel ou un nouvel affoulement, il est fréquent que les algues présentes aient des répartitions inhabituelles tant que le peuplement reste peu dense : lorsque la colonisation s'avance, la densité de population crée progressivement les conditions de l'élimination sélective et les ceintures habituelles apparaissent. De nombreuses expériences sur les côtes américaines, y compris sur des algues rouges, ont permis de généraliser le rôle de la compétition interspécifique dans la limite inférieure des ceintures.

Notons que les consommateurs contribuent aussi à fixer la limite inférieure : sur l'île de Man, dans les années 50, l'éradication expérimentale des patelles, qui broient les gemmations, ainsi que de toutes les algues intertidales, a été suivie d'une phase de reconquête où la limite inférieure des algues brunes diffère beaucoup de celle des côtes non perturbées. On suppose qu'il existe une taille critique à partir de laquelle les gemmations ne craignent plus les broyeurs : à un niveau donné de la zone intertidale, les algues qui poussent le plus vite échappent en moyenne plus souvent à ces consommateurs. De même, la mort de *Polysiphonia canaliculata* lorsqu'on soumet cette algue brune à une immersion continue, maintenue plus haut, proviendrait peut-être d'une sensibilité accrue à certains parasites, qui ne tolèrent pas une immersion trop prolongée.

La création des algues intertidales est une leçon magistrale sur la répartition des végétaux et la notion de **niche écologique** : la niche écologique potentielle est définie par les contraintes physiques. Celle-ci est souvent plus large que la niche effectivement réalisée : les contraintes biotiques (compétition interspécifique, parasitisme, broyage...) restreignent la niche dite réalisée ou réelle, sous-espace de la niche potentielle effectivement occupé (fig. 12).

La compétition interspécifique, et dans une moindre mesure, les consommateurs ou les parasites, imposent donc la limite inférieure des espèces.

Biostrasse façonnée par un(s) de surface
(ou tout autre paramètre) de la "niche" de l'espèce(s)



12. - Niche écologique réalisée et potentielle. La niche peut être représentée comme un intervalle de conditions où se développe l'espèce (ici, la position verticale dans la zone intertidale). Le principe écologique de « l'exclusion de niche » postule que deux espèces aux caractéristiques identiques ne peuvent partager durablement une même niche sans s'exclure : les espèces se « partagent », équitablement ou non, la zone où leurs niches se chevauchent. Il s'ensuit une réduction de la niche occupée par chaque espèce, en présence de ses compétiteurs.

Faut-il en déduire pour autant que la zonation des algues ne résulte jamais des conditions d'éclairement et de leur variation en fonction de la profondeur (fig. 1) ? Qu'en est-il hors de la zone intertidale ?

La question se pose tout d'abord pour les algues situées dans l'infrafauciel (fig. 7) : immergées constamment, elles sont soumises à un éclairement d'intensité et de qualité variable avec la profondeur. Il y a bel et bien une lutte pour la lumière à ce niveau, comme en témoigne la zonation des Laminaires (fig. 7). Aux niveaux supérieurs vivent des espèces pouvant de stipes courts (*Laminaria saccharina*, *L. digitata*) - cette particularité limite d'ailleurs leur exposition lors d'émersions aux vives eaux (fig. 3). Aux niveaux inférieurs, des espèces à stipe dressé (*L. hyperborea* et *L. ochroleuca*) prennent le relais, compensant par leur port la variation d'éclairement. Toutefois, sur la côte est américaine où *L. hyperborea* n'existe pas, *L. digitata* peut descendre à 15-20 m de profondeur (contre seulement 2-4 m en Europe) ; sur nos côtes, des expériences d'élimination sélective de *L. hyperborea* montrent le même résultat : les laminaires à stipe flexible sont reléguées vers le haut, car moins compétitives pour capter la lumière à marée haute. Ces niveaux comprennent des espèces à flotteurs (comme l'algue brune *Haldimannia filiformis*) et des épiphytes (dont beaucoup d'algues rouges comme *Pilayella littoralis*), qui tirent grâce à ces adaptations pour obtenir de la lumière.

Dans les premiers mètres sous la zone intertidale, la compétition joue encore, mais lorsque la profondeur croît, les espèces sont contraintes à tolérer un éclairement verdâtre ou bleuâtre (fig. 7), indépendamment des marées. On passe progressivement à des stratégies de tolérance à l'éclairement, qui fixent la limite inférieure de répartition de chaque espèce (fig. 17). Les adaptations pigmentaires jouent alors un rôle majeur : évidemment, les phyco-billosomes des algues rouges (fig. 9), absorbent dans le vert, leur assurent un succès fréquent. Dans l'Atlantique, le « marbré », constitué par l'accumulation de thalles calcifiés d'algues rouges (Corallinales aux formes arborescentes : *Lithothamnion coralloides* et *Phylloporhynchus calcareus*) peuple des fonds de 20 à 30 mètres, par exemple sur les côtes bretonnes. En Méditerranée, en dessous de 20 à 40 mètres, où n'arrive que 5 % des radiations solaires, se trouve le « coralligène », une formation à Corallinales (*Pseudolithothamnion rubicundum*, *P. expansum* et *Mesophyllum lichenoides*). Notons que c'est une corallinacée non identifiée qui bat le record absolu de profondeur (250 m).

Mais des algues comme *Ulva ulvaceae* réussissent aussi en profondeur ! En Méditerranée, le record de profondeur appartient même à deux algues vertes, qui atteignent 100 m de fond : *Pilayella littoralis* en Méditerranée orientale, et le Caulerpe (*Caulerpa axifolia*), qui envahit actuellement la Méditerranée occidentale (dans le dernier cas, on a toutefois suggéré que l'algue exploitait en hétéotrophe la matière organique de son substrat vaseux). La dernière ligne du tableau II montre bien que tous les groupes existent sous la zone de balancement des marées. L'équipement pigmentaire de l'espèce, bien plus que sa position systématique, est donc en jeu dans le succès en profondeur...

À bien y regarder, l'idée selon laquelle seules les algues rouges peuvent descendre en profondeur grâce à leurs phyco-billosomes, qui absorbent dans le vert (fig. 2D et E), est incohérente. Les algues vertes et brunes, dotées de xanthophylles (fig. 2B et C), peuvent absorber dans le bleu : or, dans beaucoup d'eaux claires (fig. 1), ce sont ces radiations qui pénètrent le plus ! S'il était vrai que les caractéristiques pigmentaires « typiques » de chaque groupe régissaient la répartition bathyétrique, on ne devrait même pas affirmer que les algues rouges atteignent toujours les plus grandes profondeurs !



13. - Sur nos littoraux, la répartition verticale des algues fixées résulte schématiquement de trois facteurs :

- 1 : tolérance à l'émergence au-dessus du niveau des basses mers de vives eaux (zone intertidale) ;
- 2 : tolérance à la qualité spectrale et à la faible intensité de l'éclairement sous-marin en dessous de celui-ci (intra-littoral) ;
- 3 : compétition interspécifique.

Les deux premières contraintes sont minimales au voisinage des basses mers de vives eaux, où se trouvent les algues les plus compétitives (stratégie C), mais les moins résistantes aux deux types de contraintes. Plus on s'éloigne de cette zone, plus la compétition diminue - mais plus les stress augmentent : les algues ont alors des stratégies de type B (voir l'encadré 5).

Il est d'ailleurs plus à propos de dresser deux grandes catégories écologiques : **sciaéphiles** et **photophiles**, rattachant respectivement les endroits ombragés et les endroits éclairés. On remarque bien, sur la figure 1, qu'indépendamment de la qualité de la lumière, l'intensité lumineuse totale décroît rapidement avec la profondeur (attention à l'échelle logarithmique). La limite de profondeur pour une algue est son point de compensation pour l'intensité lumineuse (encadré 2), où l'éclairement devient insuffisant à réaliser ses besoins photosynthétiques. D'une espèce à l'autre, les points de compensation énergétique diffèrent - mais la gamme couverte est sensiblement la même d'un groupe à l'autre, même si les Algues rouges, rhiphosés, semblent bien prédestinées à de bas points de compensation.

Notons que, comme pour la limite supérieure en zone intertidale, des facteurs peuvent moduler la limite atteinte dans l'infralittoral : par exemple, dans certaines régions, l'illumination artificielle des coursiers démontre qu'ils réduisent la profondeur maximale des Laminaires. Ici encore, plus une espèce est proche de ses limites physiologiques, plus elle devient sensible à un stress supplémentaire - le recul en présence de biostrucos indique que la capacité physiologique de tolérance se « répartit » en quelque sorte entre les différents stress.

Enfin, dans la zone pélagique, le phytoplancton est également aisé. La lumière joue un rôle, mais il existe aussi des contraintes physico-chimiques : les eaux océaniques ou lacustres sont souvent stratifiées, avec des couches de surface plus chaudes et plus oligotrophes que les couches profondes. Là encore, l'équipement pigmentaire de l'espèce compte plus que sa position systématique. Notons que les algues planctoniques, par définition non fixées, peuvent aussi ajuster leur position dans la colonne d'eau pour se stabiliser à l'optimum de profondeur. Ces mouvements sont autorisés par des flagelles ou, chez les cyanobactéries (constituants communs voire majeurs de phytoplancton), par la synthèse de vésicules à gaz, petits flottants intracellulaires. Il s'en suit des mouvements verticaux diurnes (le jour, vers l'optimum photosynthétique (celui-ci varie avec l'espèce et l'ensembllement), et le soir, vers les profondeurs pour échapper aux prédateurs du zooplancton).

En pleine eau, c'est-à-dire en zone pélagique ou dans l'infralittoral, l'équipement pigmentaire permet une adaptation aux modifications qualitatives et quantitatives de la lumière avec la profondeur. Mais l'équipement de l'espèce est plus déterminant que son rattachement systématique.



Milieu riche mais stressant, la zone intertidale est densément peuplée et abrite une communauté algale très structurée. Contrairement aux idées reçues, la qualité de la lumière n'a pas un effet déterminant sur cette structuration : les espèces intertidales sont « prises en tenaille » entre leurs adversaires biologiques, compétiteurs et consommateurs, vers le bas, et des conditions physiques trop rudes vers le haut. Parmi les facteurs imposant la limite supérieure des espèces, les stress liés à l'inversion, sur les côtes à marées, et l'intensité de l'éclairement jouent un rôle majeur.

La structuration de la communauté végétale résulte donc (1) des capacités physiologiques propres des organismes face aux contraintes abiotiques et (2) de processus biotiques comme la compétition, toute le parasitisme et la consommation. Au passage, on illustre bien (fig. 12) la différence entre la niche écologique potentielle et la niche écologique réelle. Les mêmes considérations expliquent la association des espèces animales fixées en zone intertidale...

La figure 13 récapitule les pressions de sélection qui façonnent cette communauté. Vers le haut de la zone intertidale se trouvent des organismes qui maximisent leur investissement dans la lutte contre les stress (stratégie S, encadré 5) : la concurrence reste faible en raison des contraintes du milieu. Vers le bas, on trouve plutôt des espèces investissant dans la compétition (stratégie C, encadré 5) : ceci n'exclut pas, bien sûr, qu'elles ne supportent aucun stress). On peut remarquer que, plus on descend dans la zone intertidale (fig. 7A), plus le nombre d'espèces, la biomasse et le taux de couverture du substrat (plus de 90 % vers les basses mers de vives eaux contre moins de 10 % au niveau de *Phytolitia caespitosa*) augmentent, indices évidents d'une compétition accrue (fig. 13).

Sous la zone intertidale existe une structure en miroir : plus haut, les algues les plus compétitives (stratégie C) réussissent dans la lutte pour la lumière (fig. 13). Plus bas, la communauté est moins dense : la compétition devient moins déterminante que la tolérance à un faible éclaircissement, aux longueurs d'ondes particulières (stratégie S).

Les idées reçues ont la vie dure et la littérature de vulgarisation francophone leur paye souvent un lourd tribut. Les ouvrages traitant d'un sujet donné y paraissent moins souvent que dans la littérature anglophone (il est vrai que le lectorat quasi-mondial de celle-ci permet une plus grande productivité). Il s'ensuit souvent la perpétuation d'idées fausses ou obsolètes sur des organismes peu traités comme les algues...

Hélas ! les programmes d'enseignement, du secondaire à l'université, ne laissent qu'une part réduite aux écosystèmes océaniques et aux algues, souvent réduites à un catalogue systématique aride. Malgré les belles leçons d'écologie et de physiologie qu'elles recèlent, et une réelle occasion de « mettre en perspective » nos connaissances sur les plantes et les écosystèmes aériens, rien ne contribue actuellement à sortir les algues... de l'obscurité !



Pour en savoir plus :

- BIRTNES M.-D. – *The ecology of atlantic diatoms*. – Sinauer Associates, 417 pp., 1999.
CABIOCH J. et al. – *Guide des algues des mers d'Europe*. – Delachaux et Niestlé, 231 pp., 1992.
DRING M.-J. – *The biology of marine plants*. – E. Arnold, Londres, 199 pp., 1982.
LUNING K. – *Seaweeds : their environment, biogeography and ecophysiology*. – Wiley, New York, 527 pp., 1990.
PÉREZ M. – *Ces algues qui nous entourent (conception actuelle, rôle dans la biosphère et culture)*. – IFREMER, 155 pp., 1997.
RAFFAELLI D. et HAWKINS S. – *Intertidal ecology*. – Kluwer Academic Publishers, 356 pp., 1999.
SELOSSE M.-A. – *Les cyanobactéries, d'étonnants procaryotes photosynthétiques*. – *Biologie-Géologie 3-1998* : 481-529, 1998.
SELOSSE M.-A. – *La symbiose. Structures et fonctions, rôle écologique et évolutif*. – Vuibert, 154 pp., 2000.

Encadré 5 - La notion de stratégie écologique

Les organismes affectent leurs ressources à la gestion des divers problèmes qu'ils rencontrent : mais comme ces ressources sont limitées, chaque espèce tend à se spécialiser dans la gestion de certains problèmes, au détriment d'autres. Ces espèces réussissent alors particulièrement dans les biotopes où ces problèmes se posent. Dans des travaux sur les communautés végétales datant de 1977, Grime a décrit trois principales stratégies écologiques, correspondant chacune à des pressions de sélection différentes : compétition interspécifique forte, milieu posant des problèmes physiologiques, conditions changeantes dans le temps.

La **stratégie Compétitive (C)** optimise la compétitivité vis-à-vis des autres espèces ou encore la « combativité » et est favorisée en milieu riche et stable, donc densément peuplé. La stratégie C repose par exemple sur une forte croissance végétative ou sur la production de composés toxiques pour les autres espèces.

La **stratégie de tolérance au Stress (S)** réduit les vigueur végétative et reproductive mais développe des adaptations aux milieux hostiles. Elle peut reposer sur la production de certains enzymes ou de métabolites secondaires particuliers.

La **stratégie Rudérale (R)**, à forte vigueur reproductive (production de propagules), colonise rapidement les milieux riches mais neufs ou perturbés, où les concurrents sont éliminés par les perturbations. Le cycle de développement est souvent plus rapide que dans les deux cas précédents.

Ces stratégies sont discutées par certains auteurs, qui considèrent qu'elles rendent trop grossièrement compte du réel. Elles constituent toutefois une approche bien pratique de la diversité écologique et ont été transposées pour cela aux champignons et aux algues. Le littoral illustre bien les stratégies C et S chez les algues (fig. 13) :

la stratégie C, avec des organismes très compétitifs, domine vers le **bas de la zone intertidale**, où les conditions de lumière et d'immersion sont optimales ;

la stratégie S, avec des organismes tolérant le stress, domine en profondeur (faible éclaircement) et vers le **haut de la zone intertidale** (stress lié à l'évaporation).

On connaît aussi des algues de type R, comme les *Porphyra* ou certaines Entérosmorphes qui prolifèrent au printemps sur certains rivages, lorsque le climat redevient plus doux, ou sur des rochers temporairement émergés par le désensablement des plages (fig. 6). Cette stratégie, qu'on peut aussi qualifier d'opportuniste, est celle des algues qui se multiplient dans les conditions d'eutrophication : sur le littoral breton, sous l'effet des effluents agricoles, ce sont les Ulves (comme sur la figure 40) ; ailleurs, ce sont des algues rouges (comme *Agardhiopsis armata*) ou brunes (comme *Pyliocella littoralis*), voire des cyanobactéries ou des Diatomées.

Protocole 1 - Chromatographie de pigments d'algues

Cette manipulation se réalise sur des thalles frais dont les parois cellulaires sont peu épaisses (*Dicryota*, *Antithamnion*, *Ulva*, ...), ce qui facilite le broyage. On peut éventuellement utiliser un mélange de plusieurs espèces d'un groupe donné. L'extraction nécessite un mortier avec son pilon et du sable fin, ainsi qu'un support de migration (voir plus bas). On utilise deux solvants :

Solvant organique 1 pour l'extraction des pigments :

Acétone	90 % (en volume)
Méthanol	10 %

Solvant organique 2 pour la migration des pigments :

Ether de Pétrôle 60/80	85 ml.
Acétone	10 ml.
Cyclohexane	5 ml. (remplace le benzène, trop toxique)

Broyer rapidement au mortier le thalle avec un peu de sable de Fontainebleau. Ajouter 1 ml. de la solution 1, broyer à nouveau puis filtrer le broyat. Le filtrat peut être déposé. Le sable, abrasif, facilite l'opération de broyage, qui doit être rapide pour éviter l'altération des pigments. Ces opérations (les étapes suivantes en particulier) seront idéalement réalisées à l'abri de la lumière, qui favorise l'altération des pigments extraits, et à basse température. Les thalles sont broyés avant l'ajout de la solution d'extraction pour libérer les pigments et minimiser l'effet de fixation des pigments aux fragments de thalle par les solvants. Un extrait aqueux d'algues rouges pourra être réalisé également (broyage dans un tampon phosphate ou dans de l'eau de mer).

Les extraits sont déposés sur une feuille de papier ou, mieux, une plaque couverte de poudre de silice ou de cellulose. Pour limiter au maximum la taille du dépôt, on pourra sécher au sèche-cheveux pour éliminer le solvant 1 au fur et à mesure du dépôt, sans chauffer excessivement les pigments (risque de dénaturation thermique). On peut aussi utiliser de fins tubes capillaires, qui permettent de déposer de minuscules quantités sur le support. Lorsque tout le solvant 1 est évaporé, on dépose la base de la feuille (ou de la plaque) dans un récipient à l'obscurité contenant le solvant 2. Attention ! le dépôt pigmentaire doit être légèrement au-dessus du niveau du solvant ! On laissera l'atmosphère de la cuve de migration se saturer en vapeurs du solvant avant de commencer la migration.

Lorsque la migration est achevée (compter 10 min. sur plaque, surveiller la migration), on repère le front de migration par une marque pour calculer les *R_f* des pigments (*Relative front* : rapport distance parcourue par un pigment/distance parcourue par le front de migration), caractéristiques d'une substance dans un système chromatographique donné.

Le résultat fait l'objet de la figure 8. Dans le système adopté, la phase immobile est hydrophile et le solvant, hydrophobe. Les pigments seront d'autant plus entraînés (et donc leur *R_f* sera d'autant plus grand) qu'ils sont hydrophobes. Attention, la position des xanthophylles n'est pas la même sur silice et sur cellulose (ce qui souligne le rôle de l'affinité pour le support dans la migration différentielle) : sur plaque de silice, elles migrent moins que la chlorophylle. Noter les phycocyanins (voir encadré 3 et fig. 10) des algues brunes et les phycobiliprotéines des algues rouges (surtout dans l'extraction aqueuse) qui ne migrent pas. Toutefois, ces pigments sont mal extraits dans le solvant 1, relativement hydrophobe : on les extrairait mieux dans un tampon aqueux.

Protocole 2 - Extraction de composants pariétaux

Cette manipulation très simple permet d'obtenir les polysaccharides pariétaux des algues, grossièrement purifiés. Prélevez une poignée d'algues rouges comme *Gelidium* *sefuanu* ou *Cladonia crispus* (couramment appelées « petit goémon »), ou d'algues brunes :

Isopropanol	500 mL
Solution de NaOH 2%	10 mL
H ₂ O distillée	500 mL

Préparer pour la suite un bécier contenant de l'isopropanol et le maintenir dans la glace. Mettre une poignée de thalles dans une casserole avec environ 350 mL d'eau distillée et 10 mL de NaOH 2 %. Faire bouillir, en agitant avec une baguette, durant 15 minutes (on peut constater le changement de couleur des thalles : apparition de la chlorophylle par dissolution/dénaturation des phycobiliprotéines). Hacher grossièrement les thalles aux ciseaux, puis les remettre dans l'eau de cuisson qu'on aura laissée dans la casserole, et laisser bouillir à nouveau 10 minutes avec agitation jusqu'à ce que le liquide ait beaucoup réduit (il semble alors visqueux). Filtrer à la passoire les algues cuites, puis refroidir le liquide obtenu dans un bécier tenu dans la glace. Verser lentement un volume de ce liquide dans deux volumes de l'isopropanol refroidi, en tournant avec une baguette de verre : les carraghénanes précipitent autour.

Dans le cas des algues brunes, on extrait ainsi des alginate (polymères d'acides mannuroniques et galuroniques), utilisés dans l'industrie et dans l'agroalimentaire (E401 à E407 selon le cation associé). Dans le cas des algues rouges, ce sont des polymères de galactose plus (carraghénanes) ou moins (agars) sulfatés (E410 dans l'alimentation... et le support de culture des boîtes de Pétri !). Ce protocole rappelle celui utilisé pour extraire l'ADN, un polyacide également : le bas pH qui ionise les fonctions acides, et la chaleur augmentent la solubilité du polymère, tandis que la précipitation s'opère à froid, dans un moins bon solvant (isopropanol).



NACHET

T. rue René Chaput - BP61 - 21069 QUOM Cedex
Tel 03 86 71 32 13 - Fax 03 86 74 31 04
<http://www.nachet.com>
info@nachet.com

Nos produits dont un aperçu est visible sur le net, couvrent tous les besoins en microscopes de laboratoire ou d'enseignement.

NACHET peut également vous proposer :

- des pièces détachées
- des accessoires
- en SAV toutes marques de qualité



DW72



CHRONOS2



PEGASE

Prix Promo
1649 € TTC

L'émergence de l'Homme (2)



En réponse à la demande de nombreux collègues, le Centre Européen de Recherches Préhistoriques de Tautavel et l'APBG proposent des moulages de têtes osseuses de l'ensemble « l'Émergence de l'Homme » à l'unité. Ils sont associés pour le genre *Homo*, à une pièce caractéristique des industries correspondantes. Ces moulages, exécutés et finis à la main, sont de très belle qualité et sont accompagnés des fiches pédagogiques correspondantes.

Les productions disponibles à l'unité sont :

- *Australopithecus africanus*
- *Australopithecus robustus*
- *Homo habilis* + chopping-tool
- *Homo erectus* + biface
- *Homo sapiens neanderthalensis* + éclat Levallois
- *Homo sapiens sapiens* + silex de Laugue

Attention : compte-tenu du mode de fabrication, 1 à 2 mois de délai de livraison sont nécessaires.

Bon de commande

Nom _____

Prénom _____

N° APBG _____

Adresse complète _____

Je commande :

Nom	réf.	prix	quantité
<i>Australopithecus africanus</i>	M99CRA	1200 F (182,94 €)	
<i>Australopithecus robustus</i>	M99CRR	1200 F (182,94 €)	
<i>Homo habilis</i> + Chopper	M99CRH	1500 F (228,67 €)	
<i>Homo erectus</i> + Biface	M99CRE	1500 F (228,67 €)	
<i>Homo sap. neand.</i> + Eclat	M99CEN	1500 F (228,67 €)	
<i>Homo sapiens sap.</i> + Silex	M99CHS	1500 F (228,67 €)	

Je joins à ma commande :

- chèque bancaire à l'ordre de l'APBG - CCP 5320 07 Z PARIS ;
- chèque postal à l'ordre de l'APBG - CCP 5320 07 Z PARIS ;
- bon de commande de mon établissement.

Date :

Signature :

Envoyer le tout au :

Secrétariat national, Service Commandes, BP 8337, 69356 LYON CEDEX 08