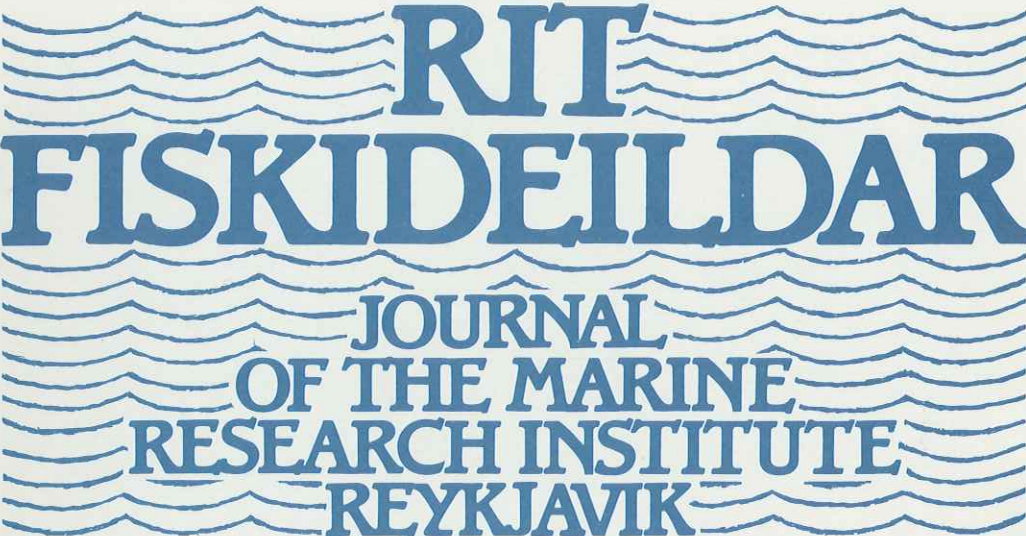




RIT FISKIDEILDAR

JOURNAL OF THE MARINE RESEARCH INSTITUTE REYKJAVIK

VOL. VII NO. 2

Sigurdur Jónsson:

Effets de la lumière colorée et de quelques autres
facteurs sur la formation des gamètes chez
l'Enteromorpha prolifera, Chlorophycée marine

*Ólafur S. Ástthórsson, Ingvar Hallgrímsson
and Gudmundur S. Jónsson:*

Variations in zooplankton densities in Icelandic
waters in spring during the years 1961-1982

HAFRANNSÓKNASTOFNUNIN
MARINE RESEARCH INSTITUTE

REYKJAVÍK 1983

Effets de la lumière colorée et de quelques autres facteurs sur la formation des gamètes chez *Enteromorpha prolifera*, Chlorophycée marine

par

Sigurdur Jónsson

Laboratoire de Biologie Végétale Marine
Université Paris VI

RESUME

L'influence de la lumière colorée visible, à spectre large ou étroit, sur la gamétogenèse chez *Enteromorpha prolifera* a fait l'objet d'études en culture, sous un cycle photopériodique de 16:8 h, à 18° C, et sous un éclairage énergétique contrôlé.

La lumière des grandes longueurs d'onde (>630 nm, 660 nm, 675 nm, >705 nm, 730 nm), inhibe la gamétogenèse, celle de courtes longueurs d'onde (400—625 nm) la stimule. La réponse dépend de l'état trophique du matériel. L'effet inhibiteur de la lumière rouge est immédiatement réversible par la lumière blanche et par la lumière des courtes longueurs d'onde, même après une irradiation prolongée à la lumière rouge continu. En présence de l'inhibiteur diffusible endogène qui bloque la reproduction chez ces algues, une telle réversion n'a pas été possible. De plus, l'inhibition par la lumière rouge et par le repressur endogène s'exerce seulement pendant les premières 24 heures de la gamétogenèse. Pendant ce temps, la photosynthèse, dont le rôle était indirectement évalué par l'application du DCMU à 1 μ M, est indispensable au processus gamétogène. Des interactions entre lumière colorée et système repressif endogène, par l'intermédiaire d'un photorécepteur, ne peuvent être exclues.

ABSTRACT

The effects of coloured light of both broad and narrow band on gametogenesis in *Enteromorpha prolifera* were studied in culture, under alternating light-dark cycles of 16:8 h, at 18° C, and controlled photon flux density. It is shown that long - wave visible light (>630 nm, 660 nm, 675 nm, >705 nm, 730 nm) inhibits gamete production while short - wave light (400—625 nm) stimulates the process. The response is affected by the trophic substrate of the material. The inhibitory effect of red light is immediately reversible both in white light and in light of short wavelengths, even after a prolonged continuous exposure to red light. However, attempts failed to obtain similar reversion in the presence of the diffusible endogenous repressor known to block reproduction in these algae. Moreover, inhibition by the red light and the endogenous repressor is effective only during the first 24 hours of gametogenesis. During this time, photosynthesis, as estimated by 1 μ M DCMU treatment, is necessary for the process. Photoreceptor-mediated interactions between coloured light and endogenous repressive system cannot be ruled out.

INTRODUCTION

La transformation de l'état végétatif en état reproducteur, chez les algues, est sous la dépendance de facteurs internes liés à l'âge, et de facteurs externes qui sont les paramètres de l'environnement (cf. Klebs

1896; Erben 1962; Dixon et Richardson 1970; Dring 1974; Lüning 1980, 1981).

Des études faites récemment chez deux espèces de Chlorophycées marines, *Ulva mutabilis* (Nilsen et Nordby 1975) et *Enteromorpha prolifera* (Jónsson 1977)

indiquent que la formation des organes reproducteurs est sous contrôle négatif d'un inhibiteur ou d'un complexe-inhibiteur endogène. Cet inhibiteur, qui est probablement une protéine de faible poids moléculaire associée à des polysaccharides sulfurés de type ulvine (Nilsen et Nordby 1975), est diffusible dans le milieu. Il peut être éliminé expérimentalement *in vivo* par simple fractionnement et lavage du matériel. Son élimination permet de déclencher à volonté la reproduction. En conditions de culture définies, la sporo-ou la gamétogenèse s'accomplissent alors de façon plus ou moins synchrone, en 2 à 3 jours. Des données plus anciennes plaident en faveur d'un mécanisme analogue chez plusieurs autres espèces d'algues (Bühnemann 1955a; Köhler 1956; Hustede 1957; Lersten et Voth 1960; Page et Kingsbury 1968).

Ces résultats ont permis d'étudier l'influence de certains facteurs du milieu extérieur sur la reproduction, dans des conditions expérimentales exceptionnelles.

Chez l'*Ulva mutabilis* on a montré que la photopériode, l'intensité lumineuse, la température, le pH, la salinité ou la concentration en éléments nutritifs du milieu, sont des facteurs qui ne contrôlent pas directement la sporulation (Nordby 1977). Des résultats, obtenus chez l'*Enteromorpha prolifera*, vont dans le même sens en ce qui concerne la lumière (Jónsson 1980). En effet, si la gamétogenèse est sûrement favorisée par la lumière blanche, par son effet quantitatif, elle échappe, par contre, au contrôle photopériodique.

L'objectif de l'étude présente était de connaître l'influence de la lumière colorée sur la gamétogenèse chez l'*Enteromorpha prolifera*, en tenant compte de l'inhibiteur endogène et de l'état physiologique des algues.

MATERIEL ET METHODES

La souche employée au cours de ces études a été obtenue au laboratoire à partir de zoospores quadriflagellées issues d'un seul individu isolé à partir d'un lot d'algues, récolté sur le littoral d'Örfirisey, Reykjavik, Islande.

L'espèce correspond bien à la forme marine, peu ou pas ramifiée, décrite sous le nom de l'*Enteromorpha prolifera* (O.F. Müller) J. Agardh subs. *prolifera* type I (Bliding 1963). Elle est répandue sur les côtes de l'Atlantique et de la Méditerranée. En culture, au laboratoire, l'espèce a été perpétuée par voie sexuée, après fécondation *in vitro* entre gamètes biflagellés, soit par voie asexuée par zoospores quadriflagellées. Les générations, ainsi obtenues, sont toutes morphologiquement semblables. Le cycle de vie, qui peut être bouclé en 2 à 3 mois en culture, est illustré par la figure 1.

Les expériences portent sur des gamétophytes, de sexe indéterminé, âgés de 3, 12 et 30 mois, dont les cellules sont plus ou moins riches en réserves amylacées. L'état non inductif du matériel est maintenu en plaçant les cultures à 7° C, sous un régime de 16 heures de jour et 8 heures de nuit (16:8 h). L'éclairage est fourni par des lampes fluorescentes "cool-white" sous 57 μ E m⁻² s⁻¹. Le milieu de culture est de l'eau de mer enrichie (ES de Provasoli, Provasoli 1968). Les cultures, très peu denses, sont faites dans des cristallisoirs, contenant chacun 1 litre de milieu. Le renouvellement du milieu est effectué environ tous les 20 jours. Les cultures sont unialgales, mais non axéniques.

La préparation à l'induction est réalisée en débitant le matériel sous une loupe binoculaire, en fragments tubuleux de quelques 2000 cellules chacun. Ces fragments subissent, après rinçage rapide et filtration sur tissu fin, quatre lavages successifs, chacun de 30 minutes, dans le milieu d'eau de mer, sous agitation modérée. Ils sont ensui-

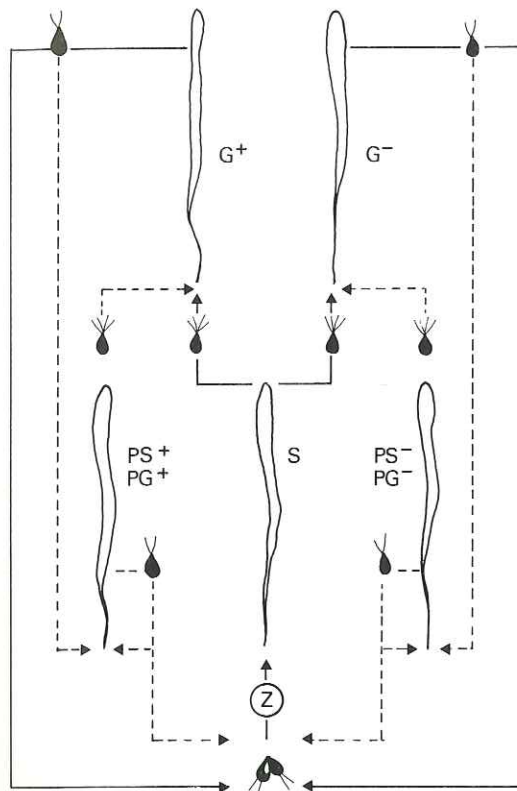


Fig. 1. Schéma du cycle de vie de l'*Enteromorpha prolifera* d'Islande; en traits pleins, le cycle fondamental: les gamétophytes de sexe opposé, G^+ et G^- , produisent des gamètes biflagellés de taille différente; ceux-ci copulent pour former le zygote, Z; le sporophyte, S, issu de zygote, donne des zoospores quadri-flagellées qui engendrent de nouveaux gamétophytes; en tirets, le cycle accessoire: une proportion faible ($<1\%$) des gamètes se développent en parthénosporophytes, PS^+ et PS^- , ou/et parthénogamétophytes, PG^+ et PG^- , producteurs respectivement de zoospores quadri-flagellées qui donnent des gamétophytes, et des gamètes biflagellés capables de copuler ou de se développer directement.

te transférés, par lots de 50 à 100, dans 25 ml de milieu frais, en boîtes de Pétri.

L'extrait de l'inhibiteur endogène a été obtenu comme suit: après fractionnement du matériel, les fragments sont rincés rapidement à l'eau de mer, puis remis dans 50 ml de milieu, où ils sont agités doucement pendant 4 heures; les morceaux sont récupé-

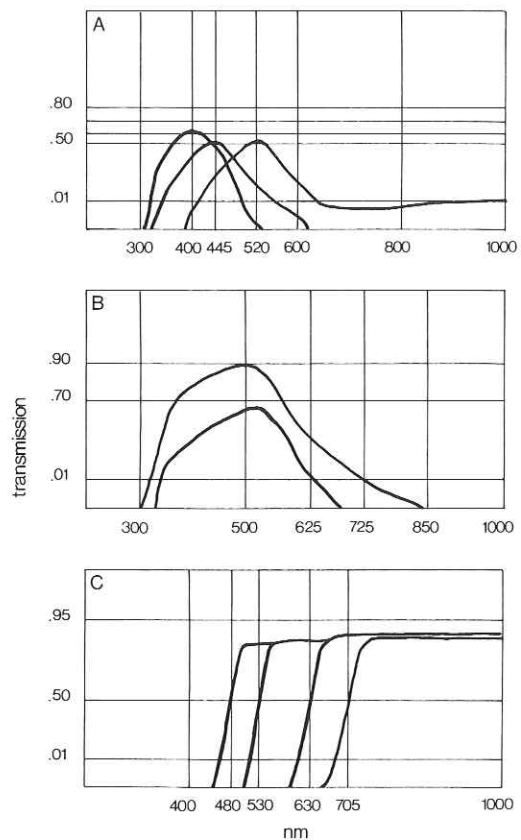


Fig. 2. Transmission spectrale des filtres colorés utilisés. A: filtres passe-bande avec pics d'émission à 400, 445 et 520 nm; B: filtres passe-bande bloquant le rouge à 625 et 725 nm pour 1% de transmission; C: filtres passe — haut transmettant 50% de la lumière à partir de 480, 530, 630 et 705 nm (d'après informations du fournisseur Oriol).

rés sur un filtre en papier préalablement pesé; après rinçage à l'eau distillée, puis séchage, le filtre et les fragments sont pesés à nouveau; la différence de poids exprimée en mg d'algue séchée par ml du milieu de culture correspond à la concentration relative de l'extrait de l'inhibiteur.

Les expériences sont faites à 18°C .

Les radiations de différentes longueurs d'onde sont obtenues, soit par le jeu de filtres colorés à spectre large (Fig. 2) et par une source lumineuse fournie par 4 lampes

fluorescentes "cool-white" de 20 W chacune et 2 lampes incandescentes de 25 W chacune, soit par un monochromateur Schoeffel, type LH 150, à bande passante de 17 nm, équipé d'une lampe au xénon Osram XBO 150 W. Ce monochromateur ne permet l'irradiation que d'un seul lot à la fois.

L'éclairement, mesuré en $\mu\text{W cm}^{-2} \text{s}^{-1}$ par un radiomètre de type Opto-meter UDT X40, est converti en densité de flux photonique selon la formule suivante:

$$\frac{119,7}{\lambda \text{ nm}} \text{ W m}^{-2} = 1 \mu \text{ E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$$

La longueur d'onde (λ) adoptée pour la lumière blanche fluorescente est 552 nm, pour la lumière blanche fluorescente et incandescente 560 nm. Les lots sont éclairés 16 h sur 24, sans lumière trophique supplémentaire, le plus souvent pendant 7 cycles photopériodiques. Un flux approximativement isoénergétique est obtenu en atténuant la lumière par l'écran d'une étamine en silice. Les témoins reçoivent de la lumière blanche fluorescente ou de l'obscurité à la place de l'éclairement coloré.

Le DCMU (3- (3,4-dichlorophényl)-1, 1-diméthylurée), inhibiteur du photosystème II a été utilisé en ajoutant le DCMU directement au milieu de culture à partir d'une solution de 0,1 M dans l'isopropanol. L'isopropanol n'est pas métabolisé par les cellules.

Les résultats ont été évalués en calculant, pour chaque lot, les moyennes arithmétiques de classes de degré de fertilité des fragments exprimées en pourcentage, selon la méthode de Nilsen et Nordby (1975). Environ 50 à 100 fragments de chaque lot sont inspectés sous le microscope. La marge d'erreur entre séries expérimentales parallèles est de l'ordre de 5 à 10%.

RESULTATS

1) Effet de l'éclairement à spectre large: influence de l'âge et de l'état trophique

Ces études ont porté sur des cultures d'algues âgées de 3 mois, relativement pauvres en réserves amylacées, et de 12 mois, bourrées d'amidon.

Des fragments d'algues lavés sont exposés pendant 7 cycles photopériodiques de 16:8, sous un flux de $3,5 \mu \text{ E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ aux radiations suivantes caractéristiques produites par les filtres colorés: bleu-violet (400 nm), bleu (445 nm), vert (520 nm), jaune (>480 nm), orange (>530 nm), rouge clair (>630 nm), rouge sombre (>705 nm), bleu-vert (>625 et <725 nm). Des lots témoins sont placés à la lumière blanche et à l'obscurité.

La figure 3 résume les résultats obtenus:

Chez les algues de 12 mois, la gamétogénèse s'accomplit parfaitement sous tous les types d'éclairement, sauf dans le rouge clair et sombre où elle est très faible ou absente. La sexualisation est également faible à l'obscurité, mais non nulle.

Chez les algues de 3 mois, à réserves réduites, la gamétogénèse ne s'effectue, par contre, qu'à la lumière mixte renfermant des radiations rouges, c'est-à-dire à des longueurs d'onde supérieures à 480 nm et inférieures à 725 nm. La gamétogénèse ne se produit pas à lumière où le rouge est bloqué à 625 nm. Elle s'accomplit abondamment à la lumière blanche, mais reste bloquée à l'obscurité.

La lumière rouge clair et rouge sombre, appliquée seule, inhibe donc fortement la sexualisation chez l'*E. prolifera*, indépendamment de l'état physiologique des algues. Par contre, la lumière rouge, associée à des radiations de courtes longueurs d'onde, apparaît bénéfique. La lumière mixte renfermant des radiations rouges semble pouvoir pallier aux défaillances du substrat trophique.

La sexualisation n'est donc pas seulement

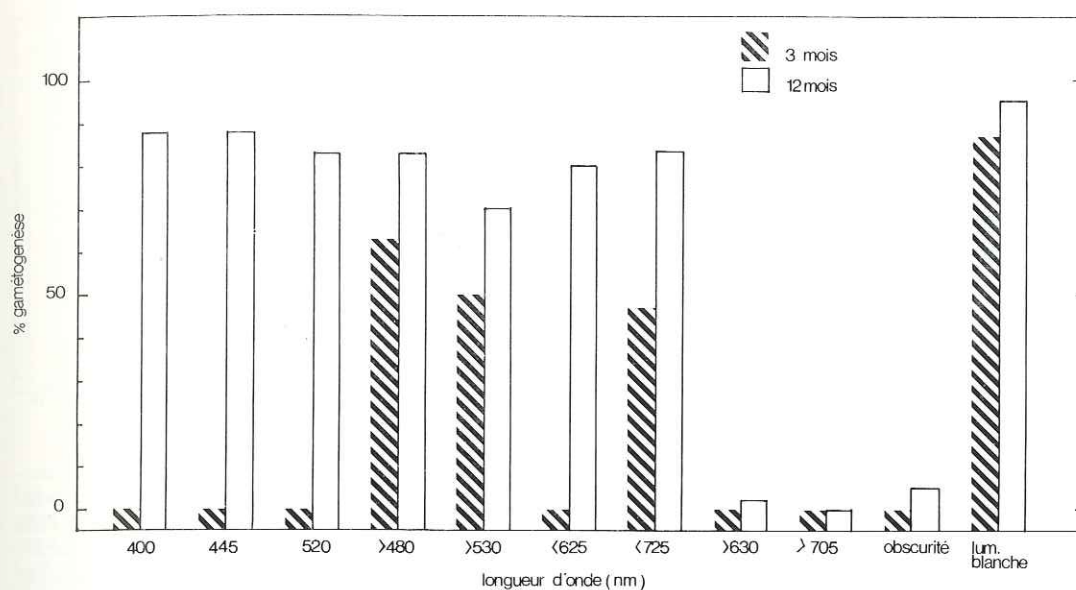


Fig. 3. Influence de l'éclairement coloré de $3,5 \mu E m^{-2} s^{-1}$, sous un cycle de 16:8 h., sur la gamétogénèse dans deux souches âgées de 3 et 12 mois; noter l'effet inhibiteur de la lumière rouge clair et sombre, indépendamment de l'âge du matériel, et l'effet stimulateur de ces radiations lorsqu'elles sont associées aux radiations de courtes longueurs d'onde, pour le matériel de 3 mois.

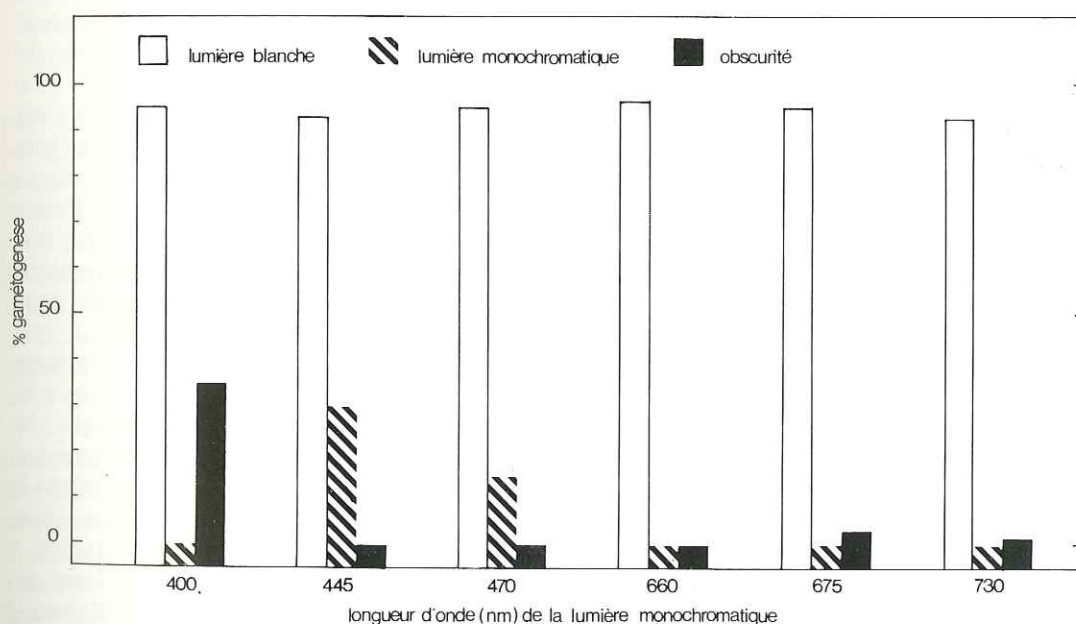


Fig. 4. Effet de la lumière monochromatique sur la gamétogénèse après 7 cycles photopériodiques de 16:8 h., sous $1,5 \mu E m^{-2} s^{-1}$; la gamétogénèse est bloquée par les radiations rouges et violettes par rapport aux témoins placés à l'obscurité ou à la lumière blanche.

liée à la nature de l'éclairement, mais aussi à la quantité du substrat disponible, c'est-à-dire à l'activité photosynthétique, puisque le substrat provient de la photosynthèse.

2) Effet de l'éclairement monochromatique

Des fragments d'algues âgées de 12 mois sont irradiés au monochromateur sous un éclairement de $1,5 \mu E m^{-2} s^{-1}$, aux longueurs d'onde suivantes: 400 445, 470, 660, 675 et 730 nm. Les résultats ont été enregistrés pour chaque lot expérimental après 7 cycles de 16:8 h. (Fig. 4).

On note que les témoins placés à la lumière blanche sexualisent parfaitement, alors que ceux maintenus à l'obscurité fructifient ou non, selon les lots. Quant à la lumière monochromatique, elle bloque la gamétogenèse partout, sauf dans la région bleue du spectre, à 445 et 470 nm.

Ces résultats, qui demandent encore à être confirmés par l'irradiation simultanée des lots, ne sont pas en désaccord avec ceux obtenus au cours de l'expérience précédente.

3) Essais de réversion de la gamétogenèse après irradiation prolongée à la lumière rouge

Il était intéressant de savoir, d'une part s'il était possible de lever l'effet inhibiteur de la lumière rouge par un éclairement blanc ou coloré, et, d'autre part, s'il existait un rapport entre l'éclairement coloré et l'inhibiteur endogène.

a) *Effet de la lumière blanche.* Des fragments d'algues âgées de 3 mois sont soumis à l'éclairement rouge continu (>630 nm) sous $63 \mu E m^{-2} s^{-1}$. Des lots ont été ensuite transférés, après renouvellement du milieu, à intervalles réguliers, à la lumière blanche de $120 \mu E m^{-2} s^{-1}$, sous un cycle de 16:8 h, le premier après 2 jours, le second après 4 jours, et ainsi de suite durant 17 jours.

Les résultats sont illustrés par la figure 5. Le lot non traité (0) fructifie à 100%

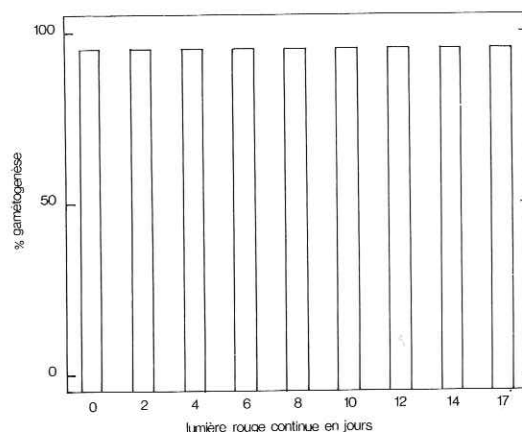


Fig. 5. Le taux de gamétogenèse observé après traitement de temps variable (0 à 17 jours) à la lumière rouge continue (>630 nm) sous $63 \mu E m^{-2} s^{-1}$, puis transfert à la lumière blanche de $120 \mu E m^{-2} s^{-1}$, sous un cycle de 16:8 h; les sujets traités fructifient dans le même délai et avec la même intensité que le témoin non traité (0), c'est-à-dire en 4 jours, indépendamment de la durée de l'irradiation rouge.

environ, après 4 cycles photopériodiques. Quant aux lots traités, ils sexualisent exactement dans le même délai et avec la même intensité, quelle que soit la durée de l'éclairement rouge préalable. La synchronisation de la gamétogenèse est particulièrement marquée dans les lots traités.

Ces résultats montrent que l'effet inhibiteur dû à la lumière rouge est immédiatement réversible à la lumière blanche. Il est donc ni cumulatif ni conservateur.

b) *Effet des lumières colorées.* Des fragments d'algues irradiés pendant 17 jours à la lumière rouge sont exposés, après le renouvellement du milieu, à la lumière colorée obtenue par les filtres correspondant à 400, 520, >480 , >530 , >630 , >705 nm, sous $3,5 \mu E m^{-2} s^{-1}$, pendant 7 cycles de 16:8 h.

La gamétogenèse reste inhibée dans le rouge clair, le rouge sombre, et à l'obscurité, mais subit une réversion plus ou moins prononcée sous les faibles longueurs d'onde (Fig. 6). L'intensité de la sexualisation, sous

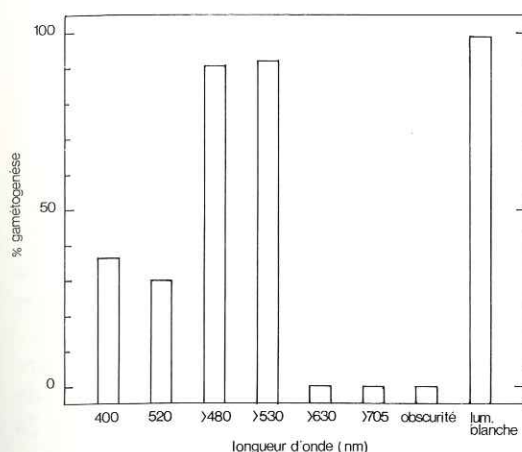


Fig. 6. Le taux de gamétogénèse observé après éclairage continu (>630 nm) de $63 \mu E m^{-2} s^{-1}$ pendant 17 jours, suivi de transfert, sous un cycle de 16:8 h, à la lumière colorée de différentes longueurs d'onde, de $3,5 \mu E m^{-2} s^{-1}$; après 7 cycles photopériodiques, la gamétogénèse reste bloquée dans le rouge clair et sombre et à l'obscurité.

la lumière de longueurs d'onde supérieures à 480 nm et renfermant des radiations rouges, égale sensiblement celle obtenue sous la lumière blanche.

c) *Effet des lumières colorées en présence de l'inhibiteur endogène.* L'extrait de la souche de 3 mois inhibe assez bien la gamétogénèse dans toutes les souches, alors que ceux obtenus à partir de souches âgées de 12 et 30 mois ne l'inhibent que peu ou pas du tout (Fig. 7). L'effet inhibiteur diminue donc avec l'âge des souches. Un extrait inhibiteur de la souche âgée de 3 mois a donc été préféré au cours de ces expériences.

Après prétraitement à la lumière rouge continue, pendant 17 jours, comme dans les expériences précédentes, les fragments d'algues sont transférés, soit dans un milieu frais sans inhibiteur, soit dans un milieu contenant l'inhibiteur à la concentration de 1,24 mg d'algues séchées par ml de milieu. Des lots avec inhibiteur sont éclairés par la lumière colorée de 400, 520, 480, >630 nm et par la lumière blanche, sous $3,5 \mu E m^{-2}$

s^{-1} , pendant 7 cycles de 16:8 h. Deux lots sans inhibiteur sont exposés, soit à la lumière bleue de 445 nm, soit à la lumière blanche, sous le même photorégime.

Les résultats (Fig. 8) montrent d'abord que le milieu inhibiteur est actif, puisqu'il y a blocage de la gamétogénèse dans le lot contenant l'inhibiteur et soumis à l'éclairage blanc, contrairement au témoin sans inhibiteur. En second lieu, la gamétogénèse est bloquée sous les différentes longueurs d'onde quand le milieu renferme de l'inhibiteur. Ce résultat est remarquable puisque, au cours de l'expérience précédente sans inhibiteur, la lumière supérieure à 480 nm provoquait précisément une réversion.

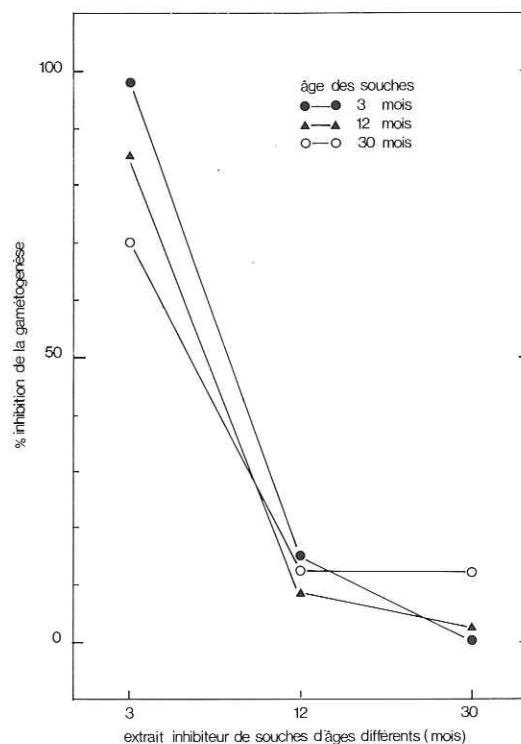


Fig. 7. Influence réciproque des inhibiteurs extraits de souches âgées de 3, 12 et 30 mois sur la gamétogénèse; concentrations: 3 mois = 1,54 mg / ml; 12 mois = 1,13 mg / ml; 30 mois = 1,64 mg/ml; noter la diminution de l'effet inhibiteur des extraits de souches âgées et la faible sensibilité de celles-ci à l'égard de l'inhibiteur.

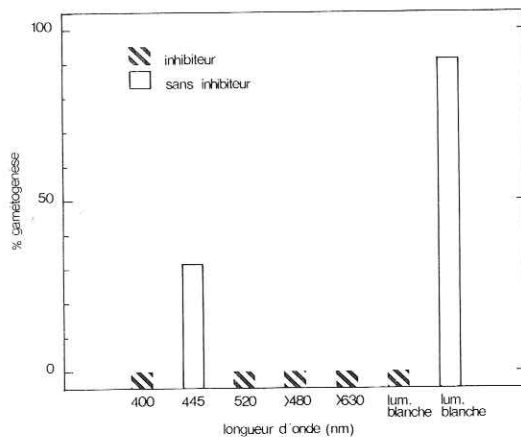


Fig. 8. Influence de l'éclairement coloré ou blanc sur la gamétogénèse après 7 cycles de 16:8 h. sous $3,5 \mu E m^{-2} s^{-1}$, en présence ou absence de l'inhibiteur endogène (1,24 mg/ml) et un prétraitement de 17 jours à la lumière rouge continue ($>630 nm$) de $63 \mu E m^{-2} s^{-1}$; seuls les lots dépourvus d'inhibiteur fructifient.

Ces expériences suggèrent que la nature de l'éclairement n'exerce aucune influence sur l'inhibition. L'inhibiteur semble non photosensible, et l'inhibition irréversible.

4) *Le moment d'action de la lumière rouge au cours de la gamétogénèse, son rapport avec l'inhibiteur endogène et l'activité photosynthétique*

Les expériences précédentes ont mis en évidence l'effet inhibiteur de la lumière rouge et du répresseur endogène sur la gamétogénèse, alors que la photosynthèse paraissait bénéfique à en juger de l'état trophique des algues. Ceci a incité à rechercher à quel moment de la gamétogénèse agissaient ces trois facteurs.

Les expériences ont porté sur des fragments d'algues âgées de 3 mois. L'extrait inhibiteur utilisé correspondait à 1,35 mg d'algues séchées par ml de milieu. La dose de $1 \mu M$ de DCMU, inhibant la gamétogénèse à 70% environ a été retenue (Fig. 9).

Un protocole expérimental commun a été adopté pour les 3 facteurs étudiés. Plusieurs lots de fragments ont été préparés puis

placés à la lumière blanche de $90 \mu E m^{-2} s^{-1}$, en cycle de 16:8 h. Une première série de lots est immédiatement transférée dans les conditions de traitement: lumière rouge, milieu avec inhibiteur, milieu avec le DCMU. D'autres séries de lots seront successivement transférées, dans ces conditions, à intervalles réguliers, toutes les 24 heures. Les expériences sont arrêtées après 96 heures, lorsque les lots témoins, restés sous l'éclairement blanc, fructifient à 95%.

La gamétogénèse réagit de façon similaire dans tous les cas (Fig. 10). C'est au cours de la phase initiale, dans les premières 24 heures que la lumière rouge, l'inhibiteur endogène et le DCMU exercent leur maximum d'inhibition. Il est remarquable de noter que la lumière rouge, inhibitrice lors de la phase initiale, a plutôt un effet bénéfique pendant la phase finale de la gamétogénèse.

DISCUSSION

Les gamétophytes de *Enteromorpha prolifera* produisent un inhibiteur qui réprime la reproduction, et qui a tendance à

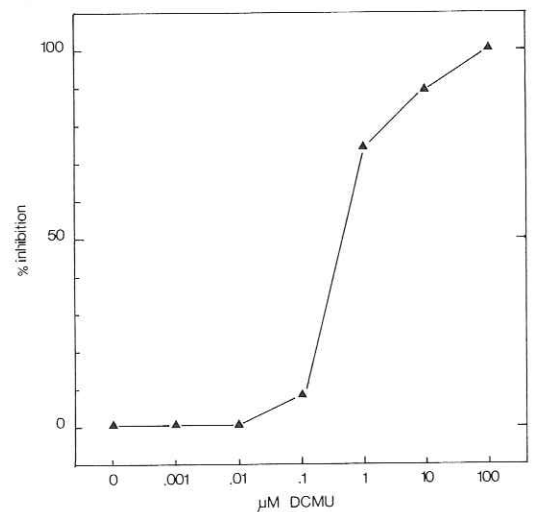


Fig. 9. Influence de différentes concentrations de DCMU sur la gamétogénèse après 4 cycles photopériodiques de 16:8 h. en lumière blanche de $120 \mu E m^{-2} s^{-1}$.

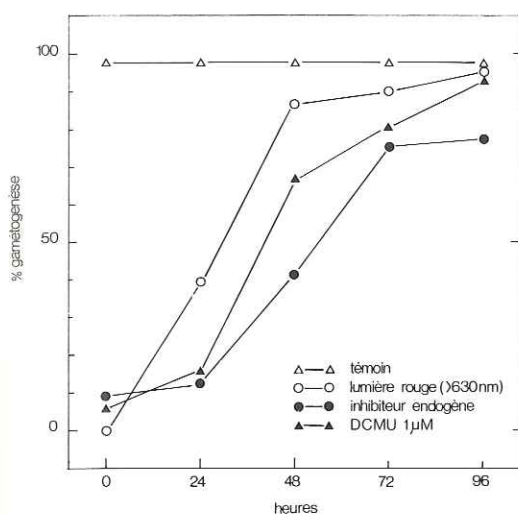


Fig. 10. Action de la lumière rouge (>630 nm), de l'inhibiteur endogène (1,35 mg/ml) et du DCMU (1 µM) au cours de la gamétogénèse, après 4 cycles photopériodiques, sous un éclairage de $90 \mu E m^{-2} s^{-1}$; noter l'effet inhibiteur des 3 facteurs lors de la phase initiale de la gamétogénèse.

disparaître spontanément au cours de la vie végétative de l'algue. Bühnemann (1955 a) a fait une constatation analogue en comparant l'effet de filtrat de cultures d'âge différent sur la sporulation d'*Oedogonium cardiacum*, et Nordby (1977) suggère qu'il en est de même pour l'*Ulva mutabilis*.

Nos études tendent à montrer que l'inhibiteur endogène n'est pas photosensible. En effet, il n'a pas été possible d'inverser son effet par divers types d'éclairage. Chez l'*Oedogonium cardiacum* un éclairage bleu permet la sporulation en présence de l'inhibiteur dans le milieu (Bühnemann 1955 b). L'auteur attribue ces résultats à l'effet fortement stimulateur de la lumière bleue plutôt qu'à l'inactivation de l'inhibiteur. Chez *Verticillium albo-atrum*, un Ascomycète, où la sporulation est bloquée par un facteur morphogénétique diffusible (= "diffusible morphogenetic factor" DMF), il semble bien, par contre, que la synthèse de l'inhibiteur soit supprimée par

la lumière ultra-violette proche (Brandt et Reese 1964).

La photosynthèse joue rôle prépondérant lors la gamétogénèse chez l'*E. prolifera* en fournissant le substrat trophique énergétique nécessaire à l'édification des gamètes. Ceci est illustré tout d'abord par l'impossibilité de promouvoir la sexualisation chez des individus pauvres en amidon et soumis à des radiations de faibles longueurs d'onde peu efficaces pour la photosynthèse. Pour obtenir la gamétogénèse dans ce cas, il faut ajouter au spectre des radiations rouges, ou exposer les algues à la lumière blanche. Par contre, les algues riches en réserves, ayant déjà accompli une activité photosynthétique intense, fructifient sans avoir besoin de lumière rouge d'appoint. Chez les chlorelles, l'accumulation des glucides est favorisée par la lumière rouge alors que celle des protéines et de l'ARN est stimulée par les radiations bleues (Kowallik 1970). Il est possible qu'il en soit de même chez le *Closterium moniliferum* où l'accumulation d'amidon est indispensable à la sexualisation (Dubois-Tylski 1977). Les résultats obtenus chez l'*E. prolifera* vont également dans ce sens.

L'inhibition de la gamétogénèse chez l'*E. prolifera* par le DCMU souligne l'importance de la photosynthèse. A faible concentration (1 µM) cet herbicide paralyse la photophosphorylation acyclique, et, à fortes concentrations (100—250 µM), la photophosphorylation cyclique, la respiration et l'ensemble du métabolisme chez les Euglènes (Calvayrac et al., 1979). Cependant, la respiration n'est pas affectée au cours de la sporulation du *Protosiphon botryoides*, qui s'accomplit à l'obscurité, par des concentrations atteignant 100 µM DCMU, concentrations qui bloquent, par contre, la photosynthèse à la lumière blanche (Durant et al. 1968). A défaut de mesures directes de l'activité photosynthétique en présence de DCMU, on peut admettre que l'inhibition de la gamétogénèse par le DCMU à 1 µM,

chez l'*E. prolifera*, est effectivement dûe au blocage de photosynthèse. Dès lors, il est intéressant de noter que l'effet photosynthétique s'estompe lors de la phase finale de la gamétogenèse. Ceci rejoint l'observation de Nordby et Hoxmark (1972) relative à l'arrêt de la synthèse de la chlorophylle au cours de la sporogenèse chez l'*Ulva mutabilis*.

Les résultats obtenus montrent que la gamétogenèse est totalement bloquée à la lumière rouge clair et sombre, indépendamment de la teneur en amidon des cellules. Cet effet n'est pas, de toute évidence, photosynthétique, car le spectre d'action de la gamétogenèse (cf. Fig. 6) ne se superpose pas à celui de la photosynthèse, tel qu'il est connu chez les Chlorophycées, par exemple chez l'*Ulva taeniata* (Haxo et Blinks 1950). Ces résultats laissent penser à l'existence d'un pigment photomorphogénétique chez l'*E. prolifera*. Ils rappellent beaucoup l'action de l'éclairement coloré sur la sexualisation des gamétophytes des Laminaires (Lüning et Dring 1975; Cosson et al. 1976).

Chez d'autres Chlorophycées la lumière colorée pourrait avoir un effet inverse à celui décrit chez l'*E. prolifera*. La sporulation du *Protosiphon botryoides* est ainsi inhibée par la lumière bleue (400–460 nm) et blanche, mais stimulée par la lumière de grandes longueurs d'onde (530–700 nm), de même que par l'obscurité (Durant et al. 1968). Cet effet est dû à un pigment photoréversible qui a pu être isolé et identifié à des composés flavoniques (Thomas et al. 1975). La gamétogenèse de l'*Acetabularia mediterranea* (Koop 1975) et du *Closterium*

moniliferum (Dubois-Tylski 1977) pourrait être contrôlée de la même manière.

Chez les algues rouges les résultats obtenus, encore contradictoires, diffèrent beaucoup de ceux de l'*E. prolifera*. En effet, la sporulation semble pouvoir être inhibée chez l'*Acrochaetium asparagopsis* (Abdel Rahman 1982), ou pas du tout inhibée chez l'*Acrosymphyton purpuriferum* (Breeman 1979), quelles que soient les longueurs d'onde de la lumière visible utilisées. La lumière rouge serait inhibitrice chez le *Porphyra tenera* (Rentschler 1967; Dring 1967), le *Bangia fuscopurpurea* (Dixon et Richardson 1970) et le *Calosiphonia vermicularis* (Mayhoub et al. 1976), alors que le rouge lointain aurait un effet réversible, au moins chez les deux premières espèces, suggérant la présence de phytochrome.

La diversité des résultats obtenus ne permet pas de dégager une conclusion générale quant aux mécanismes de contrôle de la reproduction par la lumière colorée chez les algues, sinon que ces mécanismes semblent être multiples. Chez l'*E. prolifera* ce problème est compliqué par l'existence de l'inhibiteur diffusible. Ce facteur représente-t-il un répresseur du métabolisme sous contrôle de la lumière, par l'intermédiaire d'un photorécepteur (flavoprotéine?), ou s'agit-il d'un système régulateur autonome? L'effet analogue de l'inhibiteur et de la lumière rouge, lors de la phase initiale de la gamétogenèse, plaide en faveur de cette première hypothèse, alors que l'insensibilité de l'inhibiteur vis-à-vis de la lumière favorise la seconde. L'isolement et l'identification de l'inhibiteur contribueraient, sans doute, à élucider ce problème.

REFERENCES

- Abdel Rahman, M.H. 1982. Photopériodisme chez *Acrochaetium asparagopsis* (Rhodophycées, Acrochaetiales). Influence de l'interruption de la nyctipériode, par un éclairage blanc ou monochromatique, sur la formation des tétrasporocystes. C.R. Acad. Sci. Paris, 294: 389—392.
- Bliding, C. 1963. A critical survey of European taxa in Ulvales I. Opera Botanica, 8: 1—160.
- Brandt, W.H. et J.E. Reese. 1964. Morphogenesis in *Verticillium*: a self-produced, diffusible morphogenetic factor. Amer. J. Bot., 51: 922—927.
- Breeman, A.M. 1979. The life history and its environmental regulation in the subtidal red alga *Acrosymphyton purpuriferum* (J. Ag.) Sjöst. Thèse Dr. Sc. Nat. Univ. Groningen (Hollande), 141 p.
- Bühnemann, F., 1955 a. Untersuchungen über einen Sporulations- und Wachstumshemmstoff in *Oedogonium* — Kulturen. Archiv Mikrobiol. 23: 14—27.
- 1955 b. Das endodiurnale System der *Oedogonium*-zelle. IV. Mitteilung. Die Wirkung verschiedener Spektralbereiche auf die Sporulations- und Mitoserhythmik. Planta, 46: 227—255.
- Calvayrac, R., J. L. Bomsel et D. Laval-Martin. 1979. Analysis and characterization of 3 — (3,4-Dichlorophenyl) —1, 1-Dimethylurea (DCMU)-resistant *Euglena*. I. Growth, metabolic and ultrastructural modification during adaptation to different doses of DCMU. Plant Physiol. 63: 857—865.
- Cosson, J., P. Gayral et R. Jacques. 1976. Action de la composition spectrale de la lumière sur la croissance et la reproduction des gamétophytes de la *Laminaria digitata* (L.) Lam. (Phéophycée, Laminariales). C.R. Ac. Sci., Paris, D 283: 1293—1296.
- Dixon, P.S. et W.N. Richardson. 1970. Growth and reproduction in red algae in relation to light and dark cycles. Ann. N.Y. Acad. Sci., 175: 764—777.
- Dring, M.J. 1967. Phytochrome in red alga, *Porphyra tenera*. Nature G.B., 215: 1411—1412.
- 1974. Reproduction. In W.D.P. Stewart (Ed.), Algal Physiology and Biochemistry. Botanical Monographs, Blackwell Scientific Publ. 10: 814—837.
- Dubois-Tylski, Th. 1977. Biologie du *Closterium moniliferum* (Bory) Ehrenb. ex Ralfs (Zygophycée, Desmidiace) en culture *in vitro*. Thèse Dr. Sc. Nat., Univ. Sci. et Tech. Lille (France), N° 380: 169 pp.
- Durant, J.P., L. Spratling et J.C. O'Kelley. 1968. A study of light intensity, periodicity and wavelength on zoospore production by *Protosiphon botryoides* Klebs. J. Phycol., 4: 356—362.
- Erben, K. 1962. Sporulation. In R.A. Lewin (Ed.), Physiology and Biochemistry of Algae. Academic Press, New York & London, pp. 701—710.
- Haxo, T.T. et L.R. Blinks. 1950. Photosynthetic action spectra of marine algae. J. Gen. Physiol., 33: 389—422.
- Hustede, H. 1957. Untersuchungen über die stoffliche Beeinflussung der Entwicklung von *Stigeoclonium falklandicum* und *Vaucheria sessilis* durch Tryptophanabkömmlinge. Biol. Zentralbl., 79: 555—595.
- Jónsson, S. 1977. Contrôle expérimental de la gamétogénèse chez l'*Enteromorpha prolifera*, Chlorophycée marine. C.R.Ac. Sci., Paris, D 285: 709—711.
- 1980. Quelques effets d'éclairage sur la phase post-inductrice de la gamétogénèse chez l'*Enteromorpha prolifera*, Chlorophycée marine. Cryptogamie: Algologie, 3: 246—256.
- Klebs, G., 1896. Die Bedingungen der Fortpflanzungen bei einigen Algen und Pilzen. Jena.
- Köhler, K. 1956. Entwicklungsgeschichte, Geschlechtsbestimmung und Befruchtung bei *Chaetomorpha*. Arch. Protist., 101: 223—258.
- Koop, H.U. 1975. Germination of cysts in *Acetabularia mediterranea*. Protoplasma, 84: 137—146.
- Kowallik, W. 1970. Light effects on carbohydrate and protein metabolism in Algae. In P. Halldal (Ed.), Photobiology of microorganisms. Wiley Interscience & Sons Ltd, London. pp. 165—185.
- Lersten, N.R. et P.D. Voth. 1960. Experimental control of zoid discharge and rhizoid formation in the green alga *Enteromorpha*. Bot. Gaz., 122: 33—45.
- Lüning, K. 1980. Control of algal life-history by daylength and temperature. In J.H. Price, D.E.G. Irvine et W. F. Farham (Eds.), The shore environment, Vol. 2: Ecosystems. Academic Press, London & New York pp. 915—941.
- K. 1981. Photobiology of Seaweeds: ecophysiological aspects. In T. Levring (Ed.), Xth International Seaweed Symposium. Walter de Gruyter & Co, Berlin & New York pp. 35—55.
- K. et M.J. Dring. 1975. Reproduction, growth and photosynthesis of gametophytes of *Laminaria saccharina* grown in blue and red light. Marine Biology, 29: 195—200.
- Mayhoub, H., P. Gayral et R. Jacques. 1976. Action de la composition spectrale de la lumière sur la croissance et la reproduction de *Calosiphonia vermicularis* (J. Agardh) Schmitz (Rhodophycées, Gigartinales). C.R. Ac. Sci., Paris, D 283: 1041—1044.

- Nilsen, G. et Ø. Nordby. 1975. A sporulation inhibiting substance from vegetative thalli of the green alga *Ulva mutabilis* Føyn. *Planta* (Berl.), 125: 127—139.
- Nordby, Ø. 1977. Optimal control for meiotic spore formation in *Ulva mutabilis* Føyn. *Bot. Marina*, 20: 19—28.
- Nordby, Ø. et R.C. Hoxmark. 1972. Changes in cellular parameters during synchronous meiosis in *Ulva mutabilis* Føyn. *Exptl. Cell Res.*, 75: 321—328.
- Page, J.Z. et J.M. Kingsbury. 1968. Culture studies of the marine green alga *Halicystis parvula* — *Derbesia tenuissima*. II. Synchrony and periodicity in gamete formation and release. *Am. J. Bot.*, 55: 4—11.
- Provasoli, L., 1968. Media and prospects for cultivation of marine algae. *Proc. U.S. Jap. Conf. Hakone*, Sept. 1966. *Jap. Soc. Pl. Physiologists*, pp. 63—75, 2 tab.
- Rentschler, H. G. 1967. Photoperiodische Induktion der Monosporenbildung bei *Porphyra tenera* Kjellm. (Rhodophyta-Bangiophyceae). *Planta* (Berl.), 76: 65—74.
- Thomas, J.P., J.C. O'Kelley, J.K. Hardman et E.F. Aldrige. 1975. Flavin as an active component of photoreversible pigment system of the green alga *Protosiphon botryoides* Klebs. *Photochem. Photobiol.*, 22: 135—138.