

Bases biologiques de l'aquaculture. Montpellier. 1983  
IFREMER. Actes de Colloques n. 1, pages 19 à 32

NUTRITION PHOSPHOREE  
CHEZ *CHONDRUS CRISPUS* STACKH. (RHODOPHYCEES)

T. CHOPIN, J.Y. FLOC'H, C. BODEAU-BELLION et M. PENOT  
Laboratoire de Physiologie Végétale, Faculté des Sciences  
Université de Bretagne Occidentale, 29283 Brest Cédex, France

RESUME

La nutrition phosphorée de l'algue rouge *Chondrus crispus* Stackh. est étudiée chez deux formes morphologiquement très différentes. Des dosages de phosphore, réalisés mensuellement à différents niveaux du thalle, montrent d'une part que la répartition de cet élément n'est pas homogène le long du thalle et d'autre part que des variations saisonnières se produisent. Relativement stable en ce qui concerne la base du thalle, la teneur en phosphore présente des valeurs élevées pour le sommet à l'automne et en hiver. Pour cette dernière partie et le milieu du thalle, une chute marquée se produit au printemps et les valeurs restent faibles durant l'été. Les résultats n'étant pas identiques pour les deux formes de l'algue, le problème, souvent évoqué, du polymorphisme de cette espèce peut être repris sous l'angle de la physiologie. De plus, les valeurs élevées du facteur de concentration en phosphore par rapport à l'eau de mer (jusqu'à  $17,9 \cdot 10^4$ ) s'expliquent par l'intervention du métabolisme de l'algue comme le montre l'étude de l'absorption et de l'exsorption du phosphore à l'aide de traceurs radioactifs. Par ailleurs, après trois heures d'absorption, le phosphore est incorporé dans des composés qui se révèlent être ceux que l'on rencontre habituellement chez les végétaux supérieurs et d'autres algues.

ABSTRACT

Phosphorated nutrition of the red alga *Chondrus crispus* Stackh. is studied in two morphologically very dissimilar forms of the thallus. Phosphorus measurements, which were monthly carried out at different parts of the alga, showed first that the distribution of this element is not homogeneous along the thallus, and second that seasonal variations occur. In particular while the phosphorus concentration remained roughly the same in the basal part all along the year, on the contrary its amount which was found to be higher in the middle and the upper part of the thallus during the autumn and the winter, sharply fell down in these parts during the spring and remained low during the summer. Because the results were not identical for the two studied forms of the alga, it is suggested that the classical polymorphism of the species can be taken into account as concerns its physiology. Besides, from absorption and exsorption experiments which were performed with  $^{32}\text{P}$  as a tracer, it is shown that the high concentration factor of phosphorus in the alga as compared to the environmental seawater (up to  $17.9 \times 10^4$ ) can be explained as an effect of metabolic process. Moreover it is shown that, after a three hours absorption period, the radioactive phosphorus was incorporated into compounds which are similar to those usually found in higher plants and other algae.

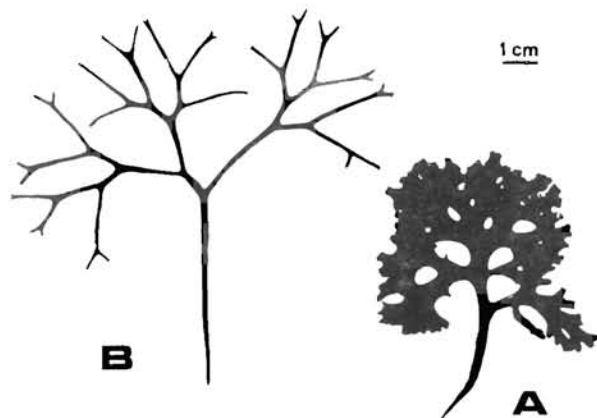


Figure 1 : Deux formes très opposées de *Chondrus crispus* choisies pour cette étude : forme médiolittorale (A), forme infralittorale (B).

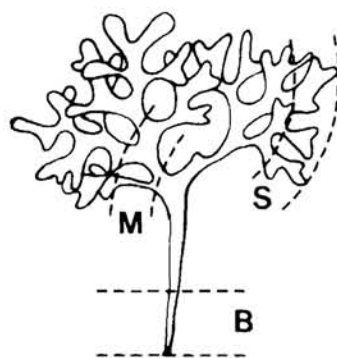


Figure 2 : Localisation des prélèvements à trois niveaux différents du thalle pour le dosage du phosphore total. Base (B), milieu (M), sommet (S).

## INTRODUCTION

*Chondrus crispus* Stackh. est une Rhodophycée de grande importance économique en raison des polyosides particuliers qui en sont extraits : les carraghénanes (Rees, 1969 ; Mac Candless, 1981 ; Bodeau-Bellion, 1983) qui tiennent leur haute valeur commerciale de leurs propriétés gélifiantes et épaississantes.

Parce que la demande mondiale en ces phycocolloïdes ne cesse d'augmenter et que la récolte artisanale ne saurait suffire aux besoins dans l'avenir, beaucoup de travaux se sont orientés vers des études d'aquaculture, notamment au Canada (Chen et Taylor, 1980 a et b). Cependant peu d'entre eux ont été publiés sur la nutrition phosphorée de cette algue (Neish et al., 1977 ; Kornfeldt, 1982).

De plus, *Chondrus crispus* présente un polymorphisme marqué (Newton et al., 1957) qui incite à se demander si les différentes formes présentent la même physiologie.

L'objet de notre étude est de rechercher si les variations dans la nutrition phosphorée sont à relier à la qualité et à la quantité de carraghénanes. Dans le présent travail, nous rapportons les résultats concernant la répartition du phosphore le long du thalle, ainsi que ces variations saisonnières, chez deux formes très opposées de *Chondrus crispus*, les propriétés d'échanges de cet ion avec le milieu marin et le devenir du phosphore absorbé.

## MATERIEL ET METHODES

### MATERIEL

Des thalles de *Chondrus crispus* ont été récoltés mensuellement à Porz Liogan (près du Conquet, Finistère). Deux formes très opposées, au sens de Harvey (1846-1851), ont été distinguées :

- la forme que nous avons appelée "méditerranéenne" en raison de sa position sur l'estran (Figure 1 A), et qui, d'après Newton et al. (1957), serait la variété *typica* Turner ;
- la forme "infralittorale" (Figure 1 B), qui serait la variété *aequalis* Turner.

### METHODES

#### Dosage du phosphore total le long du thalle

Les échantillons sont prélevés à trois niveaux différents du thalle (Figure 2) :

- la base (B) : 1,5 cm comprenant le disque de fixation
- le milieu (M) : 1 cm à partir des premières ramifications
- le sommet (S) : 1 cm à l'extrémité du thalle

Après séchage à 105°C jusqu'à poids constant et minéralisation acide, le phosphore total est dosé par colorimétrie suivant la méthode de Charlot (1966).

---

### ABREVIATIONS

AMP, adénosine monophosphate ; ADP, adénosine diphosphate ; ATP, adénosine triphosphate ; CDP, cytidine diphosphate ; CTP, cytidine triphosphate ; EMF, eau de mer filtrée (filtre AMF Cuno 1 µm) ; GDP, guanosine diphosphate ; GTP, guanosine triphosphate ; HMP, hexoses monophosphate ; Km, constante de Michaelis-Menten ; MF, matière fraîche ; MS, matière sèche ; Nins, teneur en azote insoluble ; PEP, phosphoénolpyruvate ; PGA, acide phosphoglycérique ; Pi, teneur en phosphore inorganique hydrosoluble ;  $^{32}\text{P}_i$ , fraction phosphorylée inorganique hydrosoluble ;  $^{32}\text{P}_{ins}$ , fraction phosphorylée insoluble dans le TCA ;  $^{32}\text{P}_{lip}$ , fraction phosphorylée lipidique soluble dans l'éther éthylique ; P<sub>o</sub>, teneur en phosphore organique hydrosoluble ;  $^{32}\text{P}_o$ , fraction phosphorylée organique hydrosoluble ;  $^{32}\text{P}_{solH_2O}$ , fraction phosphorylée hydrosoluble ; TCA, acide trichloracétique ; UDP, uridine diphosphate ; UDPG, uridine diphosphoglucose ; UTP, uridine triphosphate ; V<sub>m</sub>, vitesse maximale d'absorption.

### Usage du phosphore minéral dissous dans l'eau de mer et facteur de concentration dans le thalle entier frais

Le phosphore minéral dissous dans l'eau de mer, essentiellement présent sous forme des ions orthophosphates  $\text{HPO}_4^{2-}$  et  $\text{PO}_4^{3-}$  est dosé par la méthode de Murphy et Riley (1962).

La teneur en phosphore total de l'eau de mer ne peut être assimilée en toute rigueur à celle de la fraction minérale de cet ion car les fractions organiques particulaire et dissoute, souvent peu importantes, peuvent parfois être non négligeables (Ivanoff, 1972). C'est pourquoi nous avons défini le facteur de concentration en phosphore dans le thalle entier frais par le rapport :

#### Teneur en phosphore total dans le thalle entier frais

Teneur en phosphore minéral dissous dans l'EMF

#### Mesures d'absorption et d'exsorption du phosphore

Des disques de 4 mm de diamètre, découpés à l'emporte-pièce, sont prélevés au sommet de thalles de la forme médiolittorale afin de travailler sur une population homogène.

L'absorption du phosphore est réalisée dans un litre d'EMF marquée au  $^{32}\text{P}$ -acide phosphorique ( $2,96$  à  $9,26 \cdot 10^5 \text{ Bq.l}^{-1}$ ) fourni par le CEA (Saclay). Afin d'observer l'influence de la concentration en phosphate sur la vitesse d'absorption, l'EMF a été enrichie en  $\text{Na}_2\text{HPO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ . La température est de  $17 \pm 1^\circ\text{C}$  (chambre conditionnée) ou  $2^\circ\text{C}$  (cryomètre Ultra-Kryo TK 30D). L'éclairement est fourni par trois tubes Claude Blanc Z et deux tubes Philipps lumière du jour ; il est de  $243 \mu\text{E.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ . Le milieu est agité par bullage d'air comprimé. Après absorption, dix disques sont prélevés, rincés deux minutes dans l'EMF non radioactive, séchés sur papier filtre, pesés, incinérés et la radioactivité est mesurée au compteur Geiger-Müller.

Pour l'étude de l'exsorption, les disques sont d'abord immergés pendant trois heures dans de l'EMF marquée et à  $17^\circ\text{C}$  ; puis, après cette période d'absorption, ils sont rincés deux minutes et immergés dans de l'EMF non radioactive à  $0^\circ\text{C}$ . Le prélèvement des disques et les mesures de la radioactivité résiduelle sont alors effectués comme précédemment.

#### Analyse des composés phosphorylés

L'absorption du phosphore- $^{32}\text{P}$  est de trois heures dans de l'EMF à  $3,70 \cdot 10^7 \text{ Bq.l}^{-1}$ . Après extraction à froid au TCA-éther, le phosphore inorganique est dosé par colorimétrie selon la méthode de Ducet et Vanderwale (1959) ; le phosphore organique par la méthode de Murphy et Riley (1962). La séparation des composés hydrosolubles est réalisée par chromatographie sur papier (Whatman 3MM), descendante, bidimensionnelle, selon la méthode de Cole et Ross (1966). La révélation des chromatogrammes est faite par autoradiographie (contact avec des films Kodak X-Omat S pendant 8 jours). Toutes les mesures de radioactivité sont faites à l'aide d'un compteur Geiger-Müller. Le dosage de l'azote insoluble se fait, après minéralisation acide, à l'appareil de Parnas et Wagner.

Afin d'avoir une indication sur l'état physiologique des tissus prélevés, la charge énergétique, définie par Atkinson et Walton (1967), est calculée à l'aide du rapport :

$$\frac{2 \text{ ATP} + \text{ADP}}{2 (\text{ATP} + \text{ADP} + \text{AMP})}$$

## RESULTATS

### Répartition des teneurs en phosphore le long du thalle et variations saisonnières - Facteur de concentration

En avril 1982, les deux formes de *Chondrus crispus* présentaient un gradient de phosphore total le long du thalle (Figure 3). La teneur en phosphore total est significativement plus élevée au sommet du thalle qu'à la base, quelle que soit la forme considérée ; par contre, le milieu est la zone la plus riche chez la forme médiolittorale, tandis qu'il représente la plus pauvre chez la forme infralittorale.

On pouvait se demander si ces gradients évoluaient au cours de l'année ; c'est pourquoi, d'octobre 1982 à novembre 1983, des dosages ont été réalisés mensuellement dans les différentes parties de l'algue. D'après nos résultats (Figures 4 et 5), il apparaît que le gradient de répartition varie au cours de l'année et d'une manière comparable chez les deux formes. En particulier, une modification importante a lieu au cours du printemps : alors que les teneurs en phosphore sont élevées au sommet de l'algue pendant la période d'hiver, une chute marquée se produit au printemps (avril-juin) et les valeurs restent faibles durant l'été ; à la fin de cette saison, la teneur augmente pour atteindre les valeurs hivernales en janvier. Les variations au milieu du thalle suivent dans le temps une évolution semblable à celles du sommet. Il faut cependant noter un décalage de deux mois pour la forme médiolittorale, et d'un mois pour la forme infralittorale, dans la chute observée au printemps. Quant à la base du thalle, la teneur en phosphore reste relativement stable au cours de l'année.

On observe également que la forme médiolittorale contient toujours plus de phosphore que la forme infralittorale quand on considère le thalle entier (Figure 6). En conséquence, le facteur de concentration calculé par rapport à la teneur en phosphore minéral dissous dans l'eau de mer (Figure 7) est toujours plus élevé pour la première forme (de  $2,4 \cdot 10^4$  à  $17,9 \cdot 10^4$ ) que pour la seconde (de  $2,0 \cdot 10^4$  à  $11,2 \cdot 10^4$ ).

### Etude de l'absorption et de l'exsorption du phosphore

Les valeurs élevées du facteur de concentration, comparables à celles observées chez d'autres algues :  $10^5$  chez *Laminaria hyperborea* (FLOC'H, 1979), ne peuvent pas s'expliquer par le simple jeu des échanges ioniques passifs mais suggèrent l'intervention active du métabolisme de l'algue. C'est ce que nous avons voulu vérifier sur des sommets de thalles de la forme médiolittorale récoltés au printemps.

#### -Influence de la température sur l'absorption

Les cinétiques d'absorption conduites à  $17^\circ\text{C}$  et  $2^\circ\text{C}$  présentent toutes les deux une allure ascendante (Figure 8) et la vitesse est fortement diminuée à basse température ( $30,0 \pm 2,7 \text{ nmol P.g MF}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  à  $17^\circ\text{C}$  ;  $6,3 \pm 1,6 \text{ nmol P.g MF}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  à  $2^\circ\text{C}$ ). Ces deux faits montrent que l'absorption est liée au métabolisme de l'algue.

#### -Influence de la concentration en phosphate dans le milieu sur l'absorption

Lorsque l'on enrichit l'EMF en phosphate, la vitesse d'absorption augmente selon un système à deux composantes hyperboliques (Figures 9 et 10). D'après Laties (1967) une relation de ce type est indicatrice d'une absorption métabolique. De plus, pour Epstein (1966), par analogie avec la cinétique enzymatique de Michaelis-Menten, ces deux hyperboles caractérisent l'intervention de deux systèmes d'absorption saturables, fonctionnant simultanément, la participation de chacun dépendant de la concentration du substrat.

La gamme des faibles concentrations (Figure 9) a été étudiée plus en détail. La représentation selon Lineweaver et Burk (Figure 11) permet la détermination

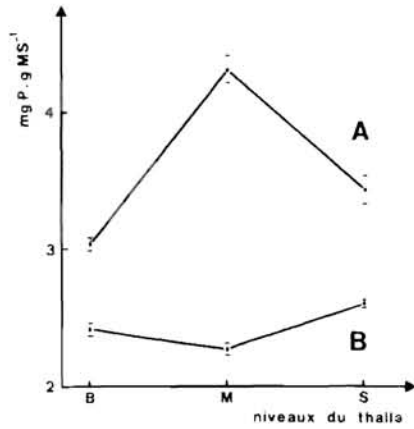


Figure 3 : Répartition des teneurs en phosphore total le long du thalle de *Chondrus crispus* chez la forme médiolittorale (A) et la forme infralittorale (B) en avril 1982. Résultats exprimés en mg P.g MS<sup>-1</sup>. Moyenne de 5 dosages (environ 60 thalles)  $\pm$  l'erreur standard. Pour les niveaux du thalle, voir figure 2.

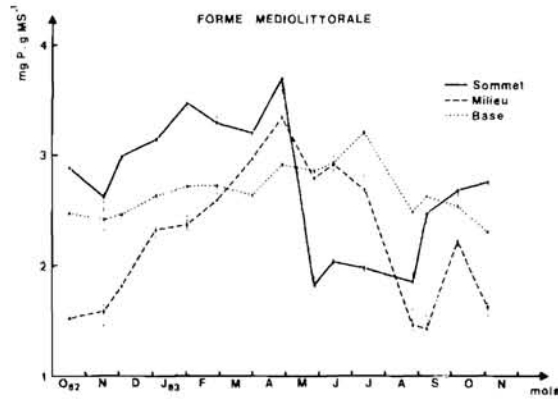


Figure 4 : Variations saisonnières des teneurs en phosphore total dans les différents niveaux du thalle de *Chondrus crispus* chez la forme médiolittorale. Résultats exprimés en mg P.g MS<sup>-1</sup>. Moyenne de 5 dosages (environ 60 thalles)  $\pm$  l'erreur standard.

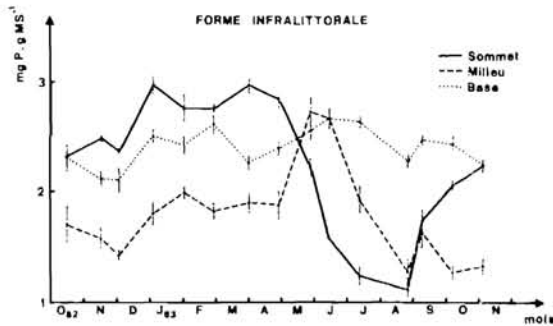


Figure 5 : Variations saisonnières des teneurs en phosphore total dans les différents niveaux du thalle de *Chondrus crispus* chez la forme infralittorale. Résultats exprimés en mg P.g MS<sup>-1</sup>. Moyenne de 5 dosages (environ 60 thalles)  $\pm$  l'erreur standard.

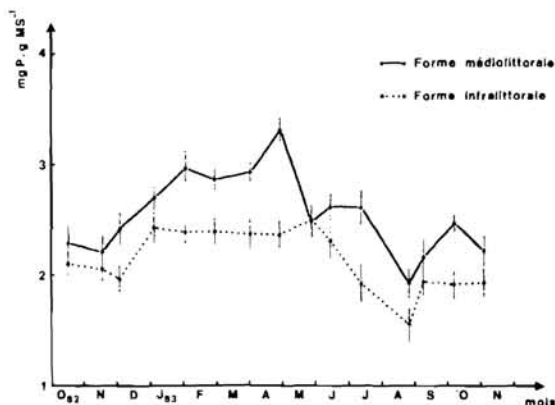


Figure 6 : Variations saisonnières des teneurs en phosphore total dans le thalle entier chez les deux formes de *Chondrus crispus*; Résultats exprimés en mg P.g MS<sup>-1</sup>. Moyenne de 5 dosages (environ 60 thalles) ± l'erreur standard.

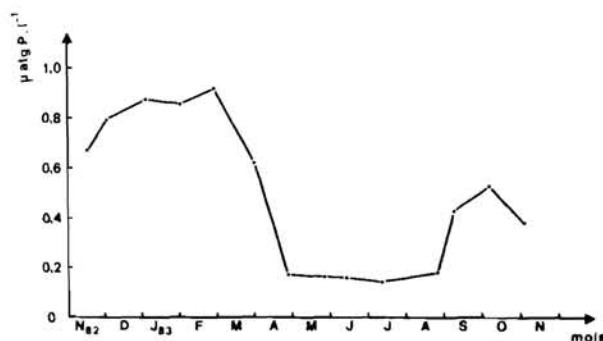


Figure 7 : Variations saisonnières des teneurs en phosphore minéral dissous dans l'EMF à Porz Liogan. Résultats exprimés en µg P.l<sup>-1</sup>.

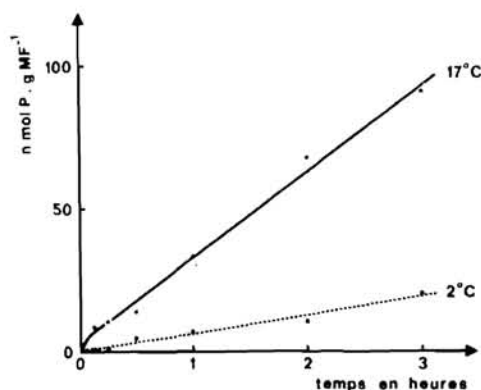


Figure 8 : Absorption du phosphore en fonction du temps par des disques de *Chondrus crispus* à 17°C et 2°C. Milieu d'absorption : EMF non enrichie (0,52 µmol P.l EMF<sup>-1</sup>) et marquée (4,22.10<sup>5</sup> Bq <sup>32</sup>P.l EMF<sup>-1</sup>). Résultats exprimés en nmol P.g MF<sup>-1</sup>. Moyenne de 4 expériences.

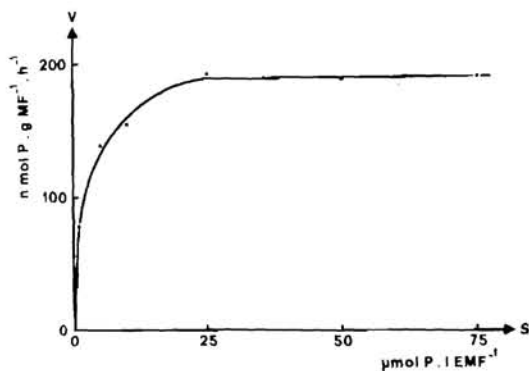


Figure 9 : Influence des faibles concentrations en phosphate du milieu d'absorption (première composante hyperbolique) sur la vitesse d'absorption des disques de *Chondrus crispus*. Résultats exprimés en  $\text{nmol P. g MF}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ . Moyenne de 4 expériences.

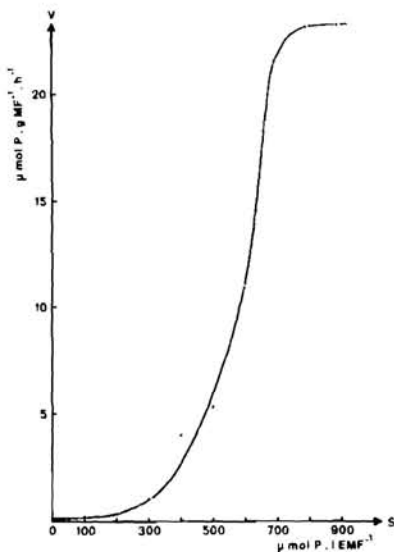


Figure 10 : Influence de la concentration en phosphate du milieu d'absorption (deuxième composante hyperbolique) sur la vitesse d'absorption des disques de *Chondrus crispus*. Résultats exprimés en  $\text{nmol P. g MF}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ . Moyenne de 4 expériences.

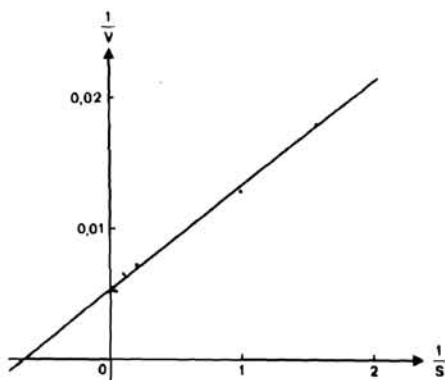


Figure 11 : Représentation en coordonnées inverses selon Lineweaver et Burk des résultats de la figure 9.



de  $V_m$  (189,50 mmol P.g MF<sup>-1</sup>.h<sup>-1</sup>) et de  $K_m$  (1,49 µmol P.l EMF<sup>-1</sup>). Ce dernier étant faible, on a donc une composante à forte affinité pour le substrat.

- Exsorption en eau de mer filtrée non enrichie

Après trois heures d'absorption, l'évolution de l'exsorption a été étudiée (Figure 12). Elle est faible (14 %) et analogue à celle observée chez *Laminaria hyperborea* : 5 à 15 % (FLOC'H, 1979). Ce phénomène peut s'expliquer par un simple échange isotopique avec le phosphore de l'EMF (FLOC'H et PENOT, 1976) et traduit un fort pouvoir de rétention des tissus vis-à-vis de cet ion.

#### Analyse des composés phosphorylés

Après avoir caractérisé quelques aspects des échanges du phosphore entre l'algue et le milieu marin, il nous a semblé intéressant, dans le cadre d'une approche du métabolisme phosphoré, d'analyser le devenir et la répartition de cet ion après son absorption.

Après pénétration dans la cellule sous forme inorganique, le phosphore est rapidement incorporé dans des molécules organiques hydrosolubles ( $^{32}P_o = 46,59 \pm 1,73$  % de la radioactivité totale incorporée durant 3 heures d'absorption ; Tableau I). Ceci confirme la liaison étroite entre l'absorption du phosphore et le métabolisme cellulaire et explique, en partie, sa faible exsorption. La radioactivité de la fraction  $^{32}P_{ins}$  représente environ le quart de l'absorption totale tout comme celle de la fraction  $^{32}P_i$ . La radioactivité de la fraction  $^{32}P_{lip}$  est faible ( $3,36 \pm 0,61$  %).

Après 3 heures d'absorption, la teneur en phosphore de la fraction  $^{32}P_o$  est beaucoup plus élevée que celle de la fraction  $^{32}P_i$  (Tableau II) ; ceci s'explique par le fait que de nombreuses substances, impliquées dans différentes voies métaboliques, renferment dans leur structure des atomes de phosphore. L'activité spécifique est beaucoup plus importante pour la fraction  $^{32}P_i$  que pour la fraction  $^{32}P_o$ .

Les composés phosphorylés que nous avons identifiés (Figure 13) sont ceux que l'on trouve également chez les végétaux supérieurs (Cole et Ross, 1966 ; Hourmant et al., 1979) et d'autres algues comme les Laminaires (Floc'h et Penot, 1978).

Parmi les composés phosphorylés hydrosolubles (Tableau III), le  $P_i$  et les HMP représentent à eux seuls plus de 50 % de la radioactivité de la fraction  $^{32}P_{solH_2O}$  ( $53,35 \pm 1,59$  %). Le pourcentage, assez important, de l'ATP ( $11,29 \pm 0,54$  %) et l'estimation de la charge énergétique ( $0,82 \pm 0,02$ ) sont des valeurs normales pour des tissus en métabolisme aérobie et comparables à celles observées chez les végétaux supérieurs (Hourmant et al., 1979 ; Mocquot et al., 1981). Les autres composés ont des pourcentages beaucoup plus faibles que les précédents.

#### DISCUSSION ET CONCLUSION

La répartition des teneurs en phosphore total le long du thalle de *Chondrus crispus* n'est pas homogène. L'âge des tissus est-il responsable de ce fait ou faut-il l'expliquer par une absorption préférentielle le long du thalle ou encore par des mouvements de redistribution de cet ion entre les différentes parties de l'algue ? Des résultats préliminaires d'expériences visant à rechercher l'existence d'un transport à longue distance de  $^{32}P$  le long du thalle de *Chondrus crispus* ne semblent pas indiquer que les accumulations de phosphore froid trouvées dans certaines parties du thalle soient dues à une redistribution orientée de l'élément contrairement à ce qui a été démontré chez les algues brunes Fucales et Laminariales (Floc'h, 1982).

La comparaison des variations des teneurs en phosphore dans l'algue (Figures 4 et 5) avec celles de l'eau de mer (Figure 7) montre que les variations dans l'algue suivent celles de l'eau de mer avec un décalage d'environ deux mois. Il est classiquement reconnu que dans l'eau de mer, la chute des teneurs en phos-

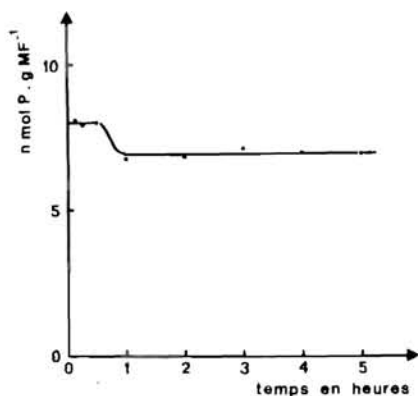


Figure 12 : Exsorption du phosphore en fonction du temps par des disques de *Chondrus crispus*. Milieu d'absorption : EMF non enrichie (0,40  $\mu\text{mol P.1 EMF}^{-1}$ ), marquée (3,7.105 Bq  $^{32}\text{P.1 EMF}^{-1}$ ) et à 17°C. Milieu d'exsorption : EMF non enrichie (0,40  $\mu\text{mol P.1 EMF}^{-1}$ ), non marquée et à 0°C. Résultats exprimés en  $\text{nmol P. g MF}^{-1}$ . Moyenne de 2 expériences.

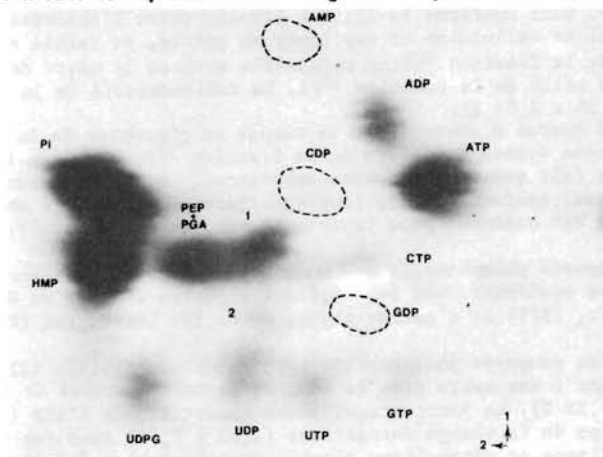


Figure 13 : Autoradiographie des chromatogrammes bidimensionnels sur papier des composés hydrosolubles marqués au  $^{32}\text{P}$  de disques de *Chondrus crispus*. Extraction des composés réalisée après 3 heures d'absorption en EMF non enrichie (0,10  $\mu\text{mol P.1 EMF}^{-1}$ ), marquée (3,7.10<sup>7</sup> Bq  $^{32}\text{P.1 EMF}^{-1}$ ) et à 17°C.

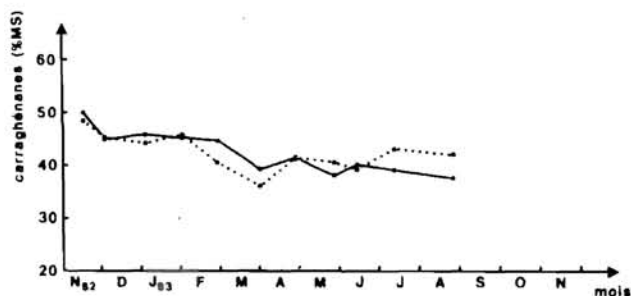


Figure 14 : Variations saisonnières des teneurs en carraghénanes extraits de gamétophytes de *Chondrus crispus* chez la forme médiolittorale (●—●) et la forme infralittorale (●---●). Résultats exprimés en % MS.

Fractions	% de la radioactivité totale
$^{32}\text{P}_0$	46,59 ± 1,73
$^{32}\text{P}_{\text{ins}}$	27,85 ± 1,62
$^{32}\text{P}_i$	22,20 ± 0,66
$^{32}\text{P}_{\text{110}}$	3,36 ± 0,61

**Tableau I :** Répartition de la radioactivité entre les différentes fractions phosphorylées. Résultats exprimés en pourcentage de la radioactivité totale. Temps d'absorption : 3 heures. Milieu d'absorption : EMF non enrichie ( $0,10 \mu\text{mol P.1 EMF}^{-1}$ ), marquée ( $3,70.10^7 \text{ Bq } ^{32}\text{P.1 EMF}^{-1}$ ) et à  $17^\circ\text{C}$ . Moyenne de 5 expériences ± l'erreur standard.

Fractions	Teneur en phosphore	Activité spécifique
$^{32}\text{P}_0$	118 ± 24	( 31 ± 4) . $10^2$
$^{32}\text{P}_i$	9 ± 0,5	(260 ± 10) . $10^2$

**Tableau II :** Teneur en phosphore et activité spécifique des fractions phosphorylées  $^{32}\text{P}_0$  et  $^{32}\text{P}_i$  après 3 heures d'absorption. Résultats exprimés en  $\mu\text{g P.mg Nins}^{-1}$  pour la teneur en phosphore et en  $\text{Bq.}\mu\text{g P}^{-1}$  pour l'activité spécifique. Moyenne de 6 expériences ± l'erreur standard.

Composés phosphorylés hydrosolubles	% de l'absorption dans la fraction $^{32}\text{P}_{\text{sol H}_2\text{O}}$
$\text{P}_i$	34,89 ± 1,31
HMP	18,46 ± 0,66
ATP	11,29 ± 0,54
PEP + PGA	7,05 ± 0,74
Inconnu 1	4,30 ± 0,34
UTP	4,19 ± 0,48
ADP	4,14 ± 0,41
LDP	3,68 ± 0,29
UDPG	2,73 ± 0,28
Inconnu 2	2,12 ± 0,44
CTP	2,11 ± 0,27
GTP	1,97 ± 0,13
GDP	0,93 ± 0,14
CDP	0,74 ± 0,11
AMP	0,52 ± 0,10
Origine	0,88 ± 0,09

**Tableau III :** Répartition de la radioactivité entre les différents composés phosphorylés hydrosolubles. Résultats exprimés en pourcentage de la radioactivité de la fraction  $^{32}\text{P}_{\text{sol H}_2\text{O}}$ . Temps d'absorption : 3 heures. Milieu d'absorption : EMF non enrichie ( $0,10 \mu\text{mol P.1 EMF}^{-1}$ ), marquée ( $3,70.10^7 \text{ Bq } ^{32}\text{P.1 EMF}^{-1}$ ) et à  $17^\circ\text{C}$ . Moyenne de 9 expériences ± l'erreur standard.

phore au début du printemps, les faibles valeurs de la fin du printemps et de l'été ainsi qu'une chute moins marquée en automne sont à relier essentiellement à l'importante assimilation phytoplanctonique durant ces périodes (Bougis, 1974). La chute marquée au printemps et les valeurs faibles de l'été en phosphore total dans le sommet et le milieu de *Chondrus crispus* sont peut-être la conséquence de cet appauvrissement de l'eau de mer en sels nutritifs, l'algue régulant sa concentration interne en phosphore en fonction de la concentration du milieu externe en cet élément. On peut également supposer que les variations des teneurs en phosphore au sommet et au milieu du thalle sont la conséquence de variations dans la croissance de l'algue, celle-ci pouvant d'ailleurs elle-même être sous le contrôle des concentrations en sels nutritifs du milieu marin. En effet, on admet généralement que la croissance de l'algue est sujette à des variations saisonnières (DeBoer, 1981). De plus, le décalage de la chute printanière des teneurs en phosphore entre le sommet et le milieu du thalle (Figures 4 et 5) pourrait signifier que le rythme de croissance est différent pour ces deux régions de l'algue. Des études sont en cours pour vérifier cette hypothèse.

Le fait que la forme médiolittorale contienne toujours plus de phosphore que la forme infralittorale lorsque l'on considère le thalle entier (Figure 6), et donc que le facteur de concentration soit toujours plus élevé pour la première forme que pour la seconde, incite à se demander quelle est la signification physiologique des "formes très opposées" de *Chondrus crispus*. Ainsi, le décalage de deux mois pour la forme médiolittorale (Figure 4) et seulement d'un mois pour la forme infralittorale (Figure 5) dans la chute printanière des teneurs en phosphore entre le milieu et le sommet du thalle reste à expliquer.

On a longtemps pensé que les deux formes considérées représentaient une adaptation écologique (notamment vis-à-vis de la durée d'émersion, de l'agitation de l'eau et de l'intensité d'éclairement) de la même espèce (Thomas, 1938 ; Mac Farlane, 1968), Newton et al. (1957) allant même jusqu'à nier l'existence de toute variété. Faut-il, au contraire, associer nos résultats à ceux acquis à partir d'expériences de transplantation (Floc'h, 1969), d'hybridation ainsi qu'aux observations sur la structure et l'anatomie (Chen et Taylor, 1980 b), pour suggérer qu'il s'agit de variétés différentes, voire de populations d'une même espèce isolées génétiquement, pouvant présenter des réponses différentes aux variations des facteurs écologiques ?

Les valeurs élevées des teneurs en phosphore total et du facteur de concentration dans l'algue résultent d'une absorption liée au métabolisme comme le montre l'allure ascendante des cinétiques, la diminution de sa vitesse à basse température et son augmentation (selon un système à deux composantes hyperboliques) lorsque l'on enrichit l'eau de mer en phosphate. La première composante possédant une forte affinité pour le phosphore, il n'est pas étonnant que l'absorption de cet ion soit faible.

Au bout de trois heures d'absorption, le phosphore  $^{32}\text{P}$ , après avoir été absorbé dans la cellule sous forme inorganique, est incorporé dans des molécules organiques dont les 3/5 sont hydrosolubles. Les composés phosphorylés que nous avons identifiés par chromatographie se révèlent être ceux que l'on rencontre habituellement chez les végétaux supérieurs et d'autres algues comme les Laminaires.

D'après Neish et al. (1977), les teneurs en carraghénanes de *Chondrus crispus* sont en relation avec les concentrations en sels nutritifs du milieu extérieur. On peut se demander si les variations saisonnières de la teneur en phosphore dans le thalle de cette algue peuvent être liées à celles de la qualité et de la quantité des carraghénanes. C'est pourquoi nous étudions mensuellement depuis novembre 1982 les variations de la teneur en carraghénane K du gamétophyte. Les premiers résultats (Figure 14) semblent indiquer que chez les deux formes celle-ci chute à partir de la fin de l'hiver pour atteindre des valeurs printanières et estivales plus faibles que celles d'automne et du début de l'hiver. Des études de spectroscopie infra-rouge et de R.M.N. du  $^{13}\text{C}$  sont en cours afin de tenter de

préciser le caractère hybride (spectre de différentes fractions) du carraghénane K ainsi que les variations saisonnières de ces fractions.

---

- Atkinson D.E. et Walton G.M., 1967 - Adenosine triphosphate in metabolic regulation. J. Biol. Chem., 242, p. 3239-3241.
- Bodeau-Bellion C., 1983 - Analysis of carrageenan structure. Physiol. Vég., 21, (4), p. 785-793.
- Bougis P., 1974 - Ecologie du plancton marin. I. Le phytoplancton. Masson éd., Paris, 196 p.
- Charlot G., 1966 - Les méthodes de la chimie analytique. Analyse quantitative minérale. Cinquième édition. Masson éd., Paris, 1023 p.
- Chen L.C.M. et Taylor A.R.A., 1980 a - Investigations of distinct strains of *Chondrus crispus* Stackh. I. Field and laboratory observations. Bot. Mar., 23, (7), p. 435-440.
- Chen L.C.M. et Taylor A.R.A., 1980 b - Investigations of distinct strains of *Chondrus crispus* Stackh. II. Culture studies. Bot. Mar., 23, (7), p. 441-448.
- Cole C.V. et Ross C., 1966 - Extraction, separation and quantitative estimation of soluble nucleotides and sugar phosphates in plant tissues. Analyt. Biochem., 17, p. 526-539.
- DeBoer J.A., 1981 - Nutrients. In : "The biology of seaweeds. Botanical monographs", 17 (chap. 10), p. 356-392. Lobban C.S. et Wynne M.J., Blackwell, Oxford, 786 p.
- Ducet G. et Vandewalle G., 1959 - Nouvelles techniques de dosage du phosphore. Ann. Physiol. Vég., 2, p. 199-206.
- Epstein E., 1966 - Dual pattern of ion absorption by plant cells and by plants. Nature, 212, p. 1324-1327.
- Floc'h J.Y., 1969 - Premiers résultats d'une expérience de transplantation du *Chondrus crispus* (L.) Lyngb. In : "Proc. 6th Int. Seaweed Symp.", Santiago de Compostela, p. 171-177. Margalef R., Dirección General de Pesca Marítima, Madrid, 782 p.
- Floc'h J.Y., 1979 - Etude du transport à longue distance des éléments minéraux dans le thalle des algues brunes. Thèse de Doctorat d'Etat, Brest, 2 vol., 83 p.
- Floc'h J.Y., 1982 - Uptake of inorganic ions and their long distance transport in Fucales and Laminariales. In : "Synthetic and degradative processes in marine macrophytes", p. 139-166. Srivastava L.M., De Gruyter W., Berlin, New York, 296 p.
- Floc'h J.Y. et Penot M., 1976 - Etude comparative du transport à longue distance de différents radioéléments dans le thalle de *Laminaria digitata* (Linné) Lamouroux. C.R. Acad. Sci., Paris, 282, série D, p. 989-992.

- Floc'h J.Y. et Penot M., 1978 - Changes in  $^{32}\text{P}$ -phosphorus compounds during translocation in *Laminaria digitata* (L.) Lamouroux. Planta, 143, p. 101-107.
- Harvey W.H., 1846-1851 - Phycologia Britannica. London.
- Hourmant A., Pradet A. et Penot M., 1979 - Action de la benzylaminopurine sur l'absorption du phosphate et le métabolisme des composés phosphorylés des disques de tubercule de pomme de terre en survie. Physiol. Vég., 17, (3), p. 483-499.
- Ivanoff A., 1972 - Introduction à l'océanographie. Propriétés physiques et chimiques des eaux de mer. Tome I. Vuibert, Paris, 208 p.
- Kornfeldt R.A., 1982 - Relation between nitrogen and phosphorus content of macroalgae and the waters of northern Oresund. Bot. Mar., 25, (4), p. 197-201.
- Laties G.G., 1967 - Metabolic and physiological development in plant tissues. Aust. J. Sci., 30, p. 193-203.
- Mac Candless E.L., 1981 - Biological control of carrageenan structure : effects conferred by the phase of life cycle of the carrageenophyte. In : "Proc. 8th Int. Seaweed Symp.", Bangor, p. 1-17. Fogg G.E. et Jones W.E., The Marine Science Laboratories, Menai Bridge, 769 p.
- Mac Farlane C.I., 1968 - *Chondrus crispus* Stackhouse - a synopsis. Seaweeds Division, Nova Scotia Research Foundation, Halifax, 44 p.
- Mocquot B., Prat C., Mouches C. et Pradet A., 1981 - Effect of anoxia on energy charge and protein synthesis in rice embryo. Plant Physiol., 68, p. 636-640.
- Murphy J. et Riley J.P., 1962 - A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. Anal. Chim. Acta, 27, p. 31-36.
- Neish A.C., Shacklock P.F., Fox C.H. et Simpson F.J., 1977 - The cultivation of *Chondrus crispus*. Factors affecting growth under greenhouse conditions. Can. J. Bot., 55, (16), p. 2263-2271.
- Newton L., Devonald V.G. et Jones N.R., 1957 - Recherches sur *Chondrus crispus* (L.) Stackh. et quelques unes de ses soi-disant variétés. In : "81ème Colloque International du CNRS, Ecologie des Algues Marines", Dinard, p. 121-139. CNRS, Paris, 276 p.
- Ræs D.A., 1969 - Polysaccharide gels and networks. Carrageenans and other natural sulphates. Adv. Carbohydr. Chem. Biochem., 24, p. 267.
- Thomas M., 1938 - Der Formenkreis von *Chondrus crispus* und seine ökologische Bedingtheit. Hedwigia, 77, p. 137-210.