

Botanica Marina  
Vol. XXII, pp. 27–39

## Contribution à l'étude de *Caulerpa prolifera* (Forsskål) Lamouroux (Chlorophycée, Caulerpale).

### I – Morphogénèse et croissance dans une station des côtes continentales françaises de la Méditerranée.

A. Meinesz

Laboratoire de Biologie et d'Ecologie Marines, Université de Nice, Parc Valrose, F-06034 Nice Cedex, France

(Reçu le 5 Avril 1978)

#### Résumé

L'analyse de relevés mensuels effectués sur une végétation dense de *C. prolifera* au Crouton (Golfe Juan – Alpes maritimes), par 3 mètres de profondeur, permet de décrire avec précision la biologie de cette espèce. Les résultats montrent que chaque élément du thalle présente séparément des périodes de progression et de sénescence, celles-ci correspondent aux fortes variations saisonnières de la température de l'eau.

Les stolons constituent un réseau inextricable, et peuvent atteindre 11,75 m/m<sup>2</sup>. A la fin du printemps, pendant que les anciens stolons régressent des deux extrémités, de nouveaux stolons apparaissent. Leur croissance est rapide, elle s'accompagne l'été de la disparition totale des anciens stolons, ainsi que d'une lente régression de la partie distale des jeunes stolons.

Les frondes primaires peuvent atteindre la densité de 6360/m<sup>2</sup>, leur longueur moyenne varie entre 30,82 et 53,20 mm. Leur développement maximum s'observe au milieu de l'automne. L'hiver, la plupart des frondes subissent une lente sénescence par étapes. L'été, la disparition des anciens stolons entraîne celle de toutes les vieilles frondes souvent prolifères.

Les frondes secondaires (proliférations) apparaissent à la fin de l'automne et surtout au début du printemps. Elles peuvent atteindre une très forte densité (8320 au m<sup>2</sup>), mais sont alors réduites à une lame inférieure à 1 cm de longueur.

Le comportement biologique de l'algue se distingue des algues pérennantes, car aucune partie du thalle ne subsiste plus d'une année. Il ne correspond également pas au type des algues annuelles, car le thalle se reproduit par la progression des stolons. L'auteur propose une nouvelle définition du terme de pseudopérennantes qui convient au type biologique de *Caulerpa prolifera* observé sur les côtes continentales françaises de la Méditerranée.

#### Abstract

### Contribution to the Study of *Caulerpa prolifera* (Forsskål) Lamouroux (Chlorophyceae, Caulerpales)

#### I. Morphogenesis and Growth at a Station off the French Continental Coast of the Mediterranean Sea

The analysis of monthly samples of a dense *C. prolifera* vegetation at Crouton (Golfe Juan – Alpes maritimes), at a depth of 3 metres, allows a precise description of the biology of this species. The results reveal that each element of the thallus presents periods of growth and senescence, according to the strong seasonal variations of the water temperature.

The stolons make up an intricate network and can reach up to 11.75 m/m<sup>2</sup>. At the end of spring while both extremities regress in the old stolons, new stolons appear. Their growth is rapid and continues throughout the summer while old stolons disappear and the distal extremities slowly regress.

The primary assimilators can reach a density of 6360/m<sup>2</sup>, their average length varying between 30.82 and 53.20 mm. Their maximum development occurs in the middle of autumn. In winter most of the assimilators undergo a slow senescence by stages. In summer, the disappearance of the old rhizomes is accompanied by that of the old and often proliferous assimilators.

The secondary assimilators (proliferations) appear towards the end of autumn and more especially at the beginning of spring. They are tightly packed (8320/m<sup>2</sup>), but are then often reduced to a blade of under 1 cm in length.

The biological behaviour of the alga cannot be compared to that of the perennial algae since no part of the thallus can live for more than one year. Neither can it be assimilated to the annual types of algae since the thallus reproduces by progression of the rhizomes. The author proposes a new definition of the term pseudoperennial which is suitable for the biological type of *Caulerpa prolifera* observed on the french continental coast of the Mediterranean sea.

### Introduction

*Caulerpa prolifera* est une algue d'affinité subtropicale. Sur les côtes continentales françaises de la Méditerranée cette espèce se trouve à la limite nord de son aire de répartition. De ce fait, elle est localisée dans une zone superficielle de l'étage infralittoral de quelques stations où des conditions favorables permettent son développement. L'influence des fluctuations saisonnières du milieu sur la végétation de cette algue est importante.

L'analyse de relevés mensuels effectués *in situ* dans une station où sa végétation est représentée par une pelouse dense et homogène, nous permet de décrire avec précision la biologie de cette espèce.

### Rappel des connaissances antérieures

L'importance des travaux concernant la biologie de *Caulerpa prolifera* nécessite une brève mise au point.

Dès le début de ce siècle, des études expérimentales ont démontré que *C. prolifera* est une algue très polymorphe dont le pouvoir de morphogénèse et de régénération est important. Ces études ont été effectuées plus particulièrement par Janse (1906–1910) et Dostal (1927–1945).

Le taux de croissance a été étudié plus récemment par Jacobs (1964) puis Chen et Jacobs (1966–1968). Ces auteurs ont mesuré, dans des conditions de culture favorable, une vitesse de croissance élevée, voisine de 4,5 mm par jour pour les frondes et le stolon.

En ce qui concerne l'influence des modifications saisonnières du milieu sur la végétation de *Caulerpa prolifera* en Méditerranée, il faut citer les études d'Ollivier (1929) et de Gilet (1954) qui ont constaté une régression de la végétation pendant les hivers rigoureux, et une extension très notable les étés suivants les hivers doux (dans des stations des Alpes maritimes, France). Funk (1927) fit des observations similaires à Naples, et Rayss (1941) note aussi une régression de la végétation de *C. prolifera* durant l'hiver dans un secteur oriental de la Méditerranée: la côte palestinienne. L'étude de l'influence des saisons sur la morphogénèse et la croissance du thalle n'a fait l'objet que de quelques observations sommaires et souvent contradictoires (Raphelis 1925, Dostal 1927–1945, Ollivier 1929).

### Materiel et Méthodes

Parmi toutes les stations de *C. prolifera* reconnues de 1967 à 1973 (Meinesz, 1973) sur les côtes continentales françaises de la Méditerranée, nous avons choisi l'étude de l'une d'entre elles, qui nous a semblé la plus

caractéristique, et où l'algue est largement représentée toute l'année.

Cette station est située dans la baie du Crouton (Golfe Juan, Alpes maritimes, France) à 100 mètres du rivage par 3 mètres de profondeur (Fig. 1). A cet endroit, *C. prolifera* constitue une végétation dense et homogène sur une centaine de mètres carrés. L'algue domine largement les phanérogames *Cymodocea nodosa* et *Zostera noltii* également présentes. La pente est nulle et le substrat sablo-vaseux, riche en débris organiques.

C'est en plongée sous-marine, munis de scaphandres autonomes, que nous avons effectué une série de prélèvements d'échantillons. De septembre 1974 à octobre 1975 nous avons récolté 14 échantillons (entre le 8<sup>e</sup> et le 15<sup>e</sup> jour de chaque mois).

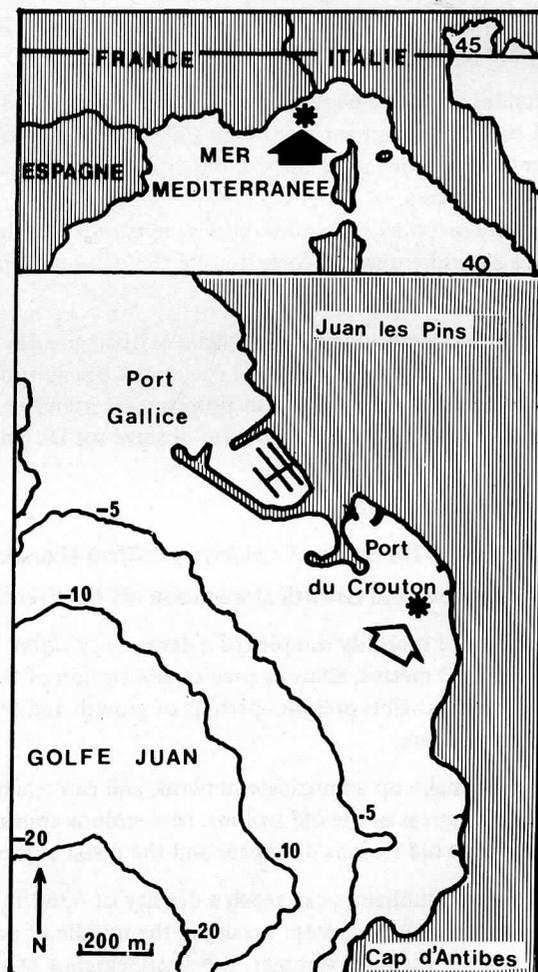


Fig. 1. Situation de la station de *Caulerpa prolifera* étudiée: le Crouton, Golfe-Juan – Alpes maritimes.



Photo 1. Cadre de prélèvement (500 cm<sup>2</sup>) sur une végétation de *Caulerpa prolifera*.



Photo 2. Cadre en place après l'extraction de la motte de végétation.

L'aire minima qui avait été choisie en août 1972 pour des relevés phytosociologiques effectués sur le même site (Meinesz, 1973) mesurait 1000 cm<sup>2</sup>. La forte densité de *C. prolifera* dans ce biotope nous a fait réduire la surface du relevé à 500 cm<sup>2</sup> que nous avons analysés pour cette étude ont présenté un minima de 300 frondes foliacées et 6 mètres de stolons. Ainsi la fluctuation propre à l'échantillonnage est suffisamment réduite par les nombres élevés de ces paramètres sur lesquels est basée cette étude. Pour que la prise de

l'échantillon soit bien représentative, nous avons prélevé une surface de végétation rigoureusement définie. Pour cela, nous avons conçu et réalisé un cadre en acier inoxydable à bords tranchants que l'on plante dans le substrat (sablo-vaseux). Ce cadre sert de surface modèle; ses côtes intérieures (22,3 cm X 22,3 cm) représentent 500 cm<sup>2</sup> (photo 1). A l'aide d'un poignard de plongée, la motte délimitée par le cadre est sectionnée (photo 2), puis récoltée dans un grand récipient.

La motte d'environ 10 cm d'épaisseur est désagrégée délicatement dans l'eau de mer sur un tamis à mailles fines (2 mm). Cette opération permet d'éliminer la plus grande partie de la vase et du sable retenus par les nombreux rhizoïdes des *Caulerpes* ou les racines des phanérogames. Le reliquat est conservé au formol neutralisé et dilué à 5%.

Au laboratoire, les thalles de *Caulerpa prolifera* sont séparés soigneusement des débris organiques, ainsi que des autres végétaux présents dans le relevé. Les épiphytes de *Caulerpa prolifera* ont également été prélevés (l'analyse phytosociologique de ce biotope sera décrite ultérieurement).

Pour chaque relevé nous avons compté les paramètres suivants:

- nombre de frondes primaires
- nombre de frondes primaires prolifères
- nombre de frondes secondaires (proliférations)

Pour ces trois catégories de frondes, nous avons compté:

- le nombre de frondes en mauvais état
- le nombre de frondes juvéniles (longueur inférieure à 2 cm)

La longueur des stolons, la longueur et la largeur de chaque fronde en bon état ont également été mesurées.

Pour chaque relevé, nous avons trouvé un nombre variable de stolons vides de cytoplasme mais dont les parois persistaient encore. Ces stolons, de couleur beige ou brune, ne portent que des cicatrices de frondes foliacées et jamais de fronde chlorophyllienne vivante. Ainsi, dans nos mesures, nous avons distingué ces stolons morts des stolons vivants.

Les calculs statistiques de moyenne et d'écart type ont été réalisés sur une calculatrice programmable (Hewlett Packard 9866 A Modèle 30).

Des relevés journaliers de température de l'eau de mer, effectués dans un biotope voisin et similaire (par –1 m à l'extrémité ouest du Golfe–Juan), nous permettent

d'émettre des hypothèses de corrélation entre les fluctuations de ce facteur important et la biologie de *Caulerpa prolifera*. (Relevés réalisés par les services de la météorologie nationale).

Des thalles fertiles n'ont été trouvés que dans un relevé (septembre 1975). Les observations relatives à la reproduction sexuée de l'algue seront décrites ultérieurement.

## Résultats

Les résultats de ces relevés montrent que chaque élément du thalle présente une période de progression et de sénescence qui lui est propre. Ainsi nous allons analyser successivement les résultats concernant chaque partie du thalle: stolon, frondes primaires, frondes secondaires.

### Les stolons

Le stolon représente la partie essentielle du thalle, il porte les frondes foliacées et les faisceaux de rhizoïdes. Dans une végétation de *Caulerpa* les stolons constituent un réseau inextricable, il est donc difficile de mesurer la longueur d'un stolon entier. De nombreuses observations nous permettent cependant d'évaluer à 80 centimètres la longueur maximale de ce stolon, et donc du thalle de *Caulerpa prolifera* (dans la région étudiée et à l'automne, saison la plus favorable à l'algue). Les relevés que nous avons effectués avaient pour surface 500 cm<sup>2</sup> (22,3 × 22,3 cm); les stolons ont donc obligatoirement été sectionnés lors des prélèvements. Nous avons pourtant mesuré la longueur totale des stolons présents dans chaque relevé, l'ensemble des résultats figurent sur le tableau I. Nous avons trouvé un maximum de 11,75 mètres (juillet 75) et un minimum de 6'02 m (octobre 74) pour 500 cm<sup>2</sup>, soit respectivement 235 m et 120,4 m au m<sup>2</sup>. Les faisceaux de rhizoïdes ont été comptés pour un relevé (sept. 74). Ils sont au nombre de 666 (pour 500 cm<sup>2</sup>) soit 13 320 faisceaux au m<sup>2</sup>. Le

Tab. I: Les stolons

DATE	jour	10	10	9	8	11	8	8	12	10	13	10	15	10	10	
	mois	9	10	11	12	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
	année	74	74	74	74	75	75	75	75	75	75	75	75	75	75	
S = 500 cm <sup>2</sup>																
Longueur totale des stolons. (en cm) . . .		726	602	886	850	737	699	796	630	593	654	1175	831	872	811	
Longueur des stolons morts (en cm) ... % . . . . .		147	101	152	210	126	39	60	0	104	50	74	145	396	130	
		20.2	16.9	17.0	24.7	17.1	5.6	7.5	0	17.6	7.7	6.3	17.5	45.4	16.0	
Longueur des stolons vivants (en cm) . . .		579	501	734	640	611	660	736	630	489	604	1101	686	476	681	
Nombre de frondes primaires n = . . .		226	248	318	291	247	327	215	212	285	262	274	200	172	215	
Nombre de frondes primaires par mètre de stolon vivant.		39	50	43	45	40	36	29	34	58	43	25	29	36	32	

nombre des faisceaux de rhizoïdes par longueur de stolon a déjà été estimé à un faisceau tous les 10–15 mm par Chen et Jacobs (1966) sur *C. prolifera* cultivée en aquarium. Les 666 faisceaux que nous avons dénombrés (septembre 1974) correspondent à 7,25 m de stolon; il y a donc un faisceau tous les 1,09 cm, ce qui confirme les résultats des auteurs précités.

Le pouvoir de rétention de cet ensemble de stolons et de rhizoïdes est considérable sur substrat vaseux ou sablo-vaseux. Ce lacis inextricable contribue à une certaine humification du milieu. Des débris, essentiellement composés de feuilles de *Posidonies*, de *Cymodocées* et de *Zostères*, sont piégés par la végétation de *Caulerpa*. Cette végétation tend à s'élever sensiblement par rapport au niveau initial. Ainsi, dans le site étudié nous avons constaté une différence de dénivellation de 20 à 50 cm entre la végétation et une étendue de vase non fixée par les *Caulerpes*.

Les observations *in situ* ainsi que les résultats des mesures mensuelles de la longueur des stolons nous permettent de déterminer les principales périodes de

croissance et de sénescence. Nous avons plus particulièrement mis en évidence l'existence d'une succession annuelle de générations végétatives. Le passage d'une génération végétative à l'autre s'effectue au printemps.

— Les nouveaux stolons qui apparaissent à la fin du printemps se développent soit à partir d'une fronde foliacée, soit par ramification latérale d'un ancien stolon. (Les premiers nouveaux stolons ont été observés dans le relevé du 10 juin 1975). Ces nouveaux stolons ont la particularité d'être chlorophylliens et certains présentent un phototropisme positif. Ils poussent rapidement (au 12 juillet, certains mesuraient plus de 20 cm) et forment souvent des arcs de cercle au dessus de la végétation. (Fig. 2 a et b). Ils portent quelques faisceaux de rhizoïdes et quelques frondes foliacées qui sont toutes juvéniles (< 2 cm).

— Au mois de juin et de juillet, la prairie de *Caulerpa* prend un aspect très caractéristique: l'ancienne végétation est recouverte par les nouveaux stolons chlorophylliens,

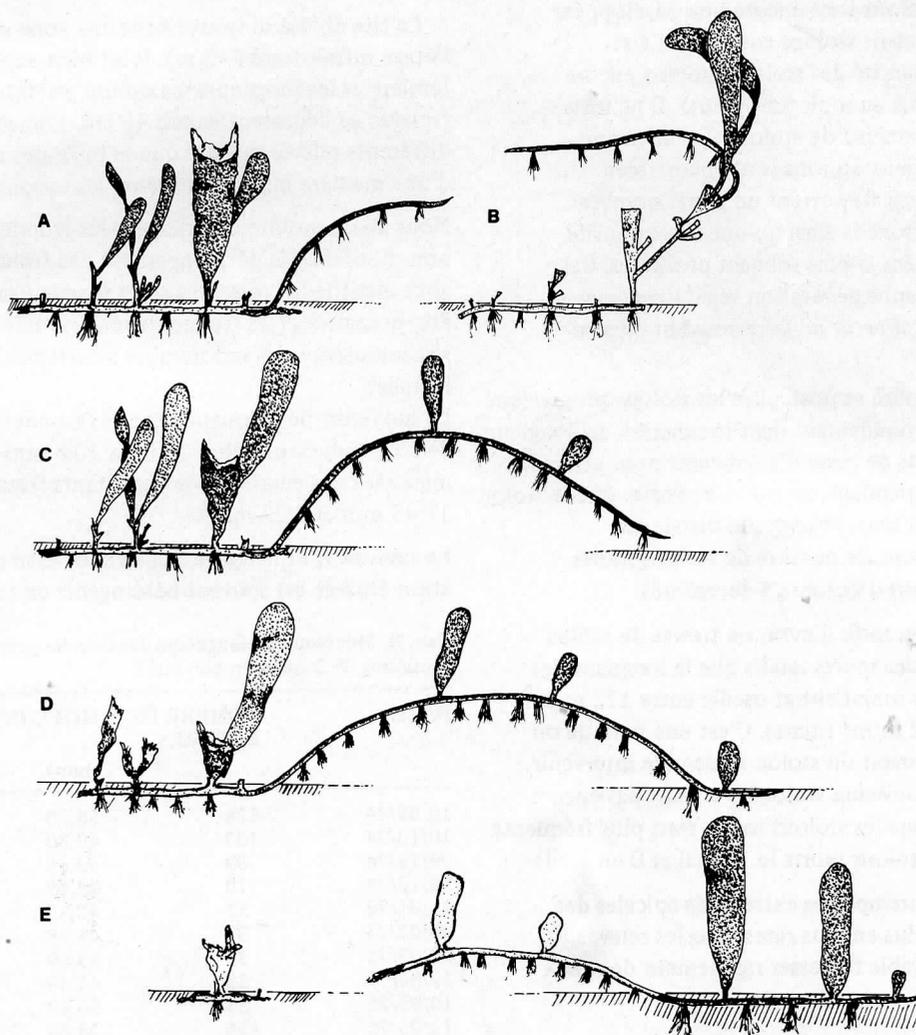


Fig. 2. Passage d'une génération végétative à la suivante. a et b: Modes de production des stolons chlorophylliens à phototropisme positif: à partir des vieux stolons, ou à partir des anciennes frondes (juin–juillet). c: Développement du stolon photophile (juillet–août). d: Fixation de l'extrémité apicale du nouveau stolon (août–septembre). e: Croissance du nouveau stolon, développement des nouvelles frondes et disparition du thalle de l'ancienne génération (septembre–octobre).

qui, pour la plupart, émergent nettement. Cette observation est confirmée par les mesures de longueur des stolons; en effet, c'est au mois de juillet que l'on a trouvé la longueur maximale au m<sup>2</sup> (235 m), à cette période, les deux générations (végétatives) de stolons sont présentes.

— Les résultats du relevé du 10 août montrent que les anciens stolons disparaissent petit à petit. (Il y a deux fois plus de stolons morts le 10 août que le 10 juillet). L'extrémité apicale des nouveaux stolons s'enfoncent dans le substrat (le phototropisme redevient négatif). Les rhizoïdes s'enfoncent dans la vase et le thalle se développe intensément. La partie chlorophyllienne du nouveau stolon, qui formait souvent des arcs de cercle au dessus de la végétation, se désagrège entraînant la sénescence rapide de quelques frondes foliacées qu'elle portait. Ainsi, la reproduction végétative de l'espèce a été effectuée par un marcottage naturel (fig. 2c, d, et e).

— Le 10 septembre 1975, la longueur des stolons vivants atteint le minimum annuel (95,16 m au m<sup>2</sup>). Les nouveaux stolons sont encore peu développés, tandis que les anciens stolons continuent à se désagréger (la quantité des stolons morts a encore doublé par rapport au mois précédent). Il ne reste que quelques fragments de stolons de l'ancienne génération. Ces vieux stolons sont encore bien reconnaissables, car ils portent un grand nombre de cicatrices de frondes ainsi qu'une forte densité de frondes foliacées le plus souvent prolifères. Ces vestiges de l'ancienne génération végétative deviennent rares en octobre, et ne se retrouvent plus en novembre.

— Au mois d'octobre et novembre les stolons progressent régulièrement et rapidement dans le substrat. La longueur des stolons vivants ne cesse d'augmenter pour atteindre 147 m au m<sup>2</sup>. Cependant, au fur et à mesure que le stolon progresse dans un sens, l'extrémité distale se désagrège lentement (le nombre de stolons morts s'accroît également d'octobre à décembre).

— De décembre au mois d'avril, on trouve de moins en moins de stolons morts tandis que la longueur des stolons vivants se maintient et oscille entre 122 m/m<sup>2</sup> (janvier) et 147,2 m/m<sup>2</sup> (mars). C'est une période où aucun développement du stolon ne semble intervenir. Au 10 mai, les nouveaux stolons n'étaient pas encore apparus, tandis que les stolons morts sont plus fréquents (20,1 m/m<sup>2</sup> de stolons morts le 10 mai et 0 en avril).

Au début du printemps, les extrémités apicales des stolons sont de plus en plus rares dans les relevés, ainsi le stolon semble régresser rapidement des deux extrémités.

#### *Les frondes primaires*

Ces frondes sont fixées sur le stolon par un stipe plus ou moins long. Elles ont la forme de lames foliacées

entières et relativement régulières. Schwartz (1930) différencie des frondes qui présentent une extrémité ovale ou tronquée, mais tous les intermédiaires peuvent exister; nous n'avons pas effectué de mesures concernant ce caractère peu significatif.

Dans une note sur les *Caulerpes* méditerranéennes, Molinier (1953) distingue trois catégories morphologiques de cette espèce qu'il différencie notamment d'après la taille: courtes, allongées (plus de 20 centimètres) et intermédiaires. Il attribue ces fortes différences au pouvoir d'assimilation chlorophyllienne: dans des zones superficielles de l'étage infralittoral, les frondes sont courtes, et dans des zones plus profondes, elles sont très allongées, présentant une large surface aux radiations lumineuses. Nous avons effectué des observations similaires et nous avons eu l'occasion de remarquer que les frondes qui se développent dans des zones superficielles, mais à l'abri de la lumière (sous un rocher, en bordure d'une matre de *Posidonies*), sont nettement plus longues que celles poussant à proximité mais bien exposées aux radiations lumineuses.

— Le site étudié se trouve dans une zone superficielle de l'étage infralittoral (-3 m). Il est bien exposé à la lumière et les longueurs maximum atteintes par les frondes ne dépassent jamais 10 cm. L'analyse des différents relevés montre que la taille des frondes varie d'une manière importante selon les saisons.

Nous avons mesuré uniquement les frondes primaires non prolifères (le développement des frondes secondaires modifie la croissance de la fronde primaire), en bon état et matures (les frondes juvéniles inférieures à 2 cm s'accumulent en grand nombre à certaines périodes de l'année).

La moyenne de la longueur de ces frondes peut varier de 53,2 mm (septembre 1974) à 30,8 mm (mai 1975), mais avec des écarts types importants (respectivement 17,98 mm et 8,22 mm).

Le tableau II et la figure 3 montrent bien que la population étudiée est souvent hétérogène; en fait, on peut

Tab. II. Moyenne des longueurs des frondes primaires (non prolifères, > 2 cm et en bon état).

DATE	NOMBRE DE MESURES	MOYENNE (mm)	ECART TYPE (mm)
10/09/74	128	53,20	17,98
10/10/74	107	49,80	20,30
09/11/74	89	42,65	15,99
08/12/74	70	43,79	14,75
11/01/75	51	40,75	16,99
08/02/75	32	45,78	15,13
08/03/75	36	43,69	13,25
12/04/75	29	41,48	13,98
10/05/75	55	30,82	8,22
13/06/75	116	33,05	9,64
10/07/75	95	31,48	8,36
15/08/75	102	35,73	13,21
10/09/75	71	38,46	15,39
10/10/75	85	40,95	15,72

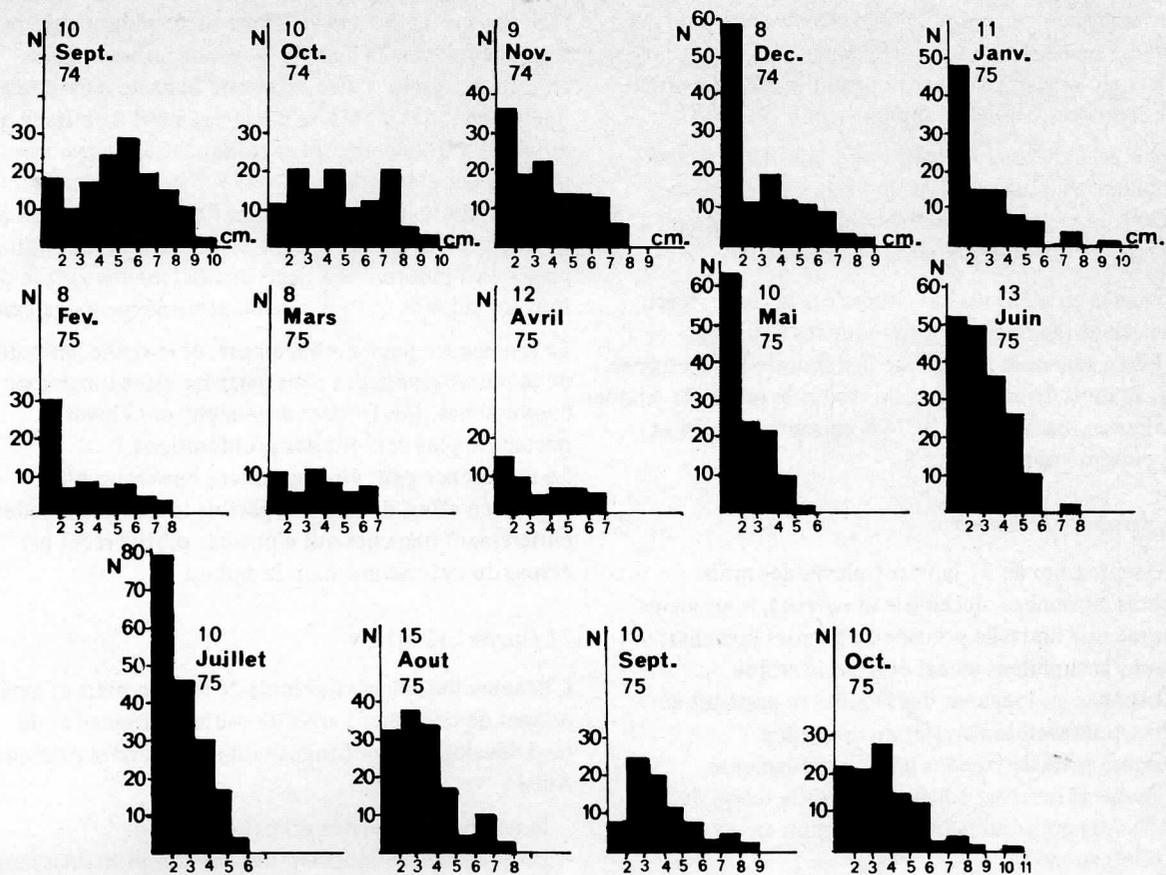


Fig. 3. Diagrammes de l'évolution annuelle de la longueur des frondes primaires non prolifères (et en bon état). Classes de taille en abscisse (de 0 à 2 cm = frondes juvéniles). Nombre de frondes par relevé ( $S = 500 \text{ cm}^2$ ) en ordonnée.

distinguer des périodes de croissance des frondes, d'apparition des frondes juvéniles, de sénescence et de modification quantitative du nombre de frondes par relevé.

L'analyse des variations des nombreux paramètres mesurés permet de décrire le cycle annuel du développement des frondes primaires. Cinq périodes peuvent être distinguées.

#### 12 avril–10 mai

Le relevé du mois de mai montre une très nette augmentation du nombre de frondes juvéniles. Nous avons constaté que toutes ces frondes juvéniles poussent sur les vieux stolons ayant persistés pendant la mauvaise saison. Ces nouvelles frondes s'intercalent entre des frondes anciennes, très abimées et le plus souvent prolifères (c'est au mois de mai que l'on trouve le plus grand nombre de frondes en mauvais état). La densité des frondes primaires sur une portion de stolon est alors la plus élevée (58 frondes primaires par mètre de stolon) (tab. I).

Nous avons également observé que les frondes primaires les plus longues s'altèrent et disparaissent petit à petit; ainsi au mois de mai, on remarque que la longueur

moyenne des frondes est minimale (30,8 mm), et les frondes supérieures à 5 cm sont très rares.

#### 10 mai–13 juillet

L'examen des relevés des mois de juin et de juillet montre que les frondes juvéniles sont encore très nombreuses, elles persistent dans cet état sur le vieux stolon et apparaissent sur le nouveau stolon. Certaines frondes juvéniles commencent à croître (les frondes comprises entre 2 et 5 cm de longueur sont nettement plus nombreuses que les mois précédents).

#### 13 juillet–10 septembre

L'analyse des relevés du mois d'août et de septembre permet de constater que le nombre de juvéniles a diminué sensiblement. Plusieurs raisons peuvent expliquer cette diminution:

- Durant la période écoulée entre les deux relevés, les vieux stolons disparaissent petit à petit entraînant la mort des frondes juvéniles.
- La partie chlorophyllienne et photophile des nouveaux stolons se désagrège, ce qui entraîne la disparition des frondes juvéniles portées par ces stolons.

— Cette période correspond à une croissance rapide des frondes juvéniles situées sur la partie apicale des nouveaux stolons: ces frondes poussent régulièrement au fur et à mesure qu'elles apparaissent.

On peut également remarquer que toutes les frondes ont tendance à s'allonger. Au mois de septembre, la longueur moyenne des frondes primaires est la plus élevée (53,2 mm en septembre 74).

Les frondes en mauvais état situées sur le vieux stolon disparaissent rapidement, tandis que les nouvelles frondes ne subissent pas encore le début de la sénescence. Ainsi, au mois de septembre, on trouve le moins de frondes primaires en mauvais état (9,74% en septembre 74 et 9,5% en septembre 75).

#### 10 septembre—11 janvier

Du 10 septembre au 11 janvier (relevés des mois d'octobre novembre, décembre et janvier), nous avons remarqué une nouvelle poussée de frondes juvéniles; celles-ci s'accumulent en cet état sur le stolon. La croissance en longueur des frondes se poursuit en octobre, puis semble s'arrêter en novembre. Le nombre total de frondes primaires augmente régulièrement (ceci est constaté depuis le relevé du mois d'août) pour atteindre le maximum en novembre (soit 6360 au m<sup>2</sup>).

La sénescence des nouvelles frondes commence à s'observer sur le relevé du mois d'octobre. Celle-ci est lente et s'effectue le plus souvent par étapes successives. (Fig. 5). Au mois d'octobre, l'extrémité de certaines frondes

blanchit sur 0,5 à 1 cm (le contenu du siphon s'altère ou se concentre vers la base de la fronde, et une fausse cloison se forme). Cette extrémité blanche, composée uniquement des parois, se désagrège petit à petit, ce qui donne à la fronde un aspect tronqué. Ce processus se propage par étapes du haut vers le bas de la fronde. Lorsque toute la fronde est ainsi détruite, il ne reste plus qu'une portion de stipe sur le stolon. Les stolons qui ne présentent plus que ces cicatrices de frondes sont le plus souvent vides de cytoplasme et se désagrègent également.

La sénescence peut s'interrompre, et le thalle, amputé de sa partie supérieure peut persister assez longtemps dans cet état. Ces frondes se rencontrent l'hiver et portent le plus souvent des proliférations.

La sénescence peut être également beaucoup plus rapide: en effet, nous avons parfois trouvé des frondes entièrement blanches qui n'ont pas subtilisé par étapes du cytoplasme dans le siphon.

#### 11 janvier—12 avril

L'examen des relevés des mois de février, mars et avril permet de constater l'arrêt de toute croissance et de tout développement (quantitatif) des frondes primaires. Ainsi:

- le nombre de frondes primaires diminue
- la croissance en longueur des frondes primaires s'est arrêtée.
- les frondes juvéniles qui s'étaient accumulées jusqu'en décembre disparaissent sans évoluer.
- au mois d'avril, 52,83% des frondes primaires sont en mauvais état (maximum annuel); la plupart de ces frondes présentent une forte concentration de chloroplastes au sommet (tronqué) de la fronde.

#### Les frondes secondaires

Après avoir effectué de nombreuses récoltes à Villefranche sur mer (Alpes maritimes) Dostal (1927) distingua plusieurs formes morphologiques du thalle de *C. prolifera* qu'il différencie essentiellement selon l'abondance des ramifications des frondes:

- forma *zosterifolia* . . . frondes avec ramifications étroites et ondulées ou spiralées.
- forma *obovata* . . . frondes simples à proliférations assez rares qui éclatent à la base.
- forma *dichotoma* . . . à proliférations très étroites et dichotomes.

Dostal constate que ces formes se rencontrent préférentiellement à certaines périodes de l'année. Boergesen (1907) signale aux Antilles danoises que certaines de ces formes ont une répartition bathymétrique différente (en profondeur jusqu'à -40 m pour la forma *obovata* et au niveau pour la forma *zosterifolia*).

L'analyse de nos résultats montre bien que le nombre de frondes primaires prolifères, le nombre et la taille des proliférations (frondes secondaires) ainsi que la densité

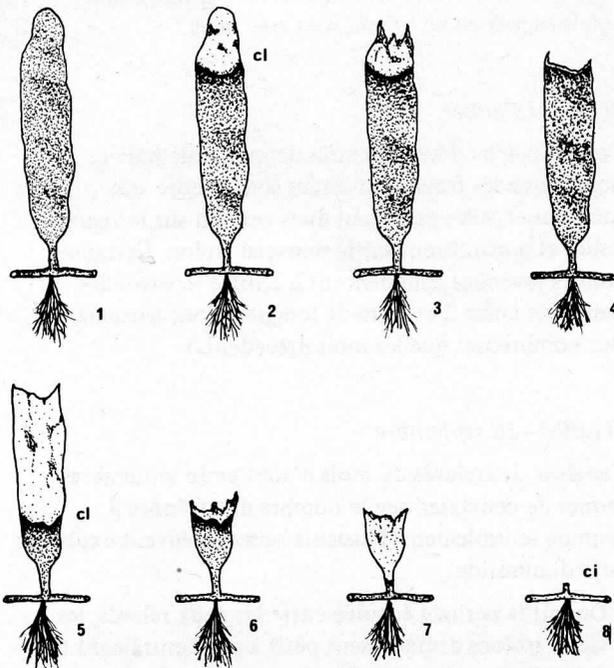


Fig. 5. Sénescence des frondes par étapes. 1 à 4: Premier recul du cytoplasme dans la fronde et lyse de la partie apicale. 5 à 8: Étapes successives similaires du processus de sénescence. ci = cloison provisoire. ci = cicatrice foliaire.

Tab. III. Les frondes primaires.

DATE	Jour	10	10	9	8	11	8	8	12	10	13	10	15	10	10	
	Mois	9	10	11	12	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
	Année	74	74	74	74	75	75	75	75	75	75	75	75	75	75	
S = 500 cm <sup>2</sup>																
Frondes primaires. (Total: A = A <sub>1</sub> + A <sub>2</sub> ) n=		226	248	318	291	247	237	215	212	285	262	274	200	172	215	
+ Juvéniles	n=	34	29	45	80	61	50	30	38	74	64	87	38	10	25	
	%/A=	15.1	11.7	14.2	25.3	24.7	21.1	14.0	17.9	26.0	24.1	31.8	19.0	5.8	11.6	
+ En mauvais état	n=	22	64	140	77	70	117	98	112	126	55	65	19	61	73	
	%/A=	9.7	25.8	44.0	24.9	28.3	49.4	45.6	52.8	44.2	21.0	23.7	9.5	35.5	34.0	
Frondes primaires. non prolifères (A <sub>1</sub> ) n=		159	160	205	174	141	129	108	106	154	175	193	143	113	145	
	%/A=	70.4	64.5	64.5	61.1	57.1	54.4	50.2	50.0	54.0	66.8	70.4	71.5	65.7	67.4	
+ Juvéniles	n=	18	12	37	58	47	29	10	15	64	51	79	32	7	23	
	%/A <sub>1</sub> =	11.3	7.5	18.5	31.5	33.3	22.5	9.3	14.2	41.6	28.6	40.9	22.4	6.2	15.9	
+ En mauvais état	n=	13	41	94	46	43	66	62	62	37	8	20	9	33	37	
	%/A <sub>1</sub> =	11.9	27.5	45.9	23.9	30.5	51.2	57.4	58.5	24.0	4.6	10.4	6.3	29.2	25.5	
Frondes primaires. prolifères (A <sub>2</sub> ) n=		67	88	113	117	106	108	107	106	131	87	81	57	59	70	
	%/A=	29.6	35.5	35.5	38.9	42.9	45.6	49.8	50.0	46.0	33.2	29.6	28.5	34.3	32.6	
+ Juvéniles	n=	16	17	7	22	14	21	20	23	10	13	8	6	3	2	
	%/A <sub>2</sub> =	23.9	19.3	6.2	15.4	13.2	19.4	18.7	21.7	7.6	14.9	9.9	10.5	5.1	2.9	
+ En mauvais état	n=	3	20	46	31	27	51	36	50	89	47	45	10	28	36	
	%/A <sub>2</sub> =	4.5	22.7	40.7	26.9	25.5	47.2	33.7	47.2	67.9	54.0	55.6	17.5	47.5	51.4	

Tab. IV. Les frondes secondaires

DATE	jour	10	10	9	8	11	8	8	12	10	13	10	15	10	10	
	mois	9	10	11	12	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
	année	74	74	74	74	75	75	75	75	75	75	75	75	75	75	
S = 500 cm <sup>2</sup>																
Frondes secondaires n=		130	155	212	235	203	214	206	247	416	176	146	107	109	116	
+ Juvéniles	n=	10	10	101	122	131	143	125	174	308	104	77	21	20	14	
	%=	7.7	6.5	47.6	51.9	64.5	66.8	60.7	70.0	74.0	59.1	52.7	19.6	18.3	12.1	
En mauvais état	n=	6	21	24	27	27	34	29	28	36	4	8	4	10	43	
	%=	4.6	13.5	11.3	11.5	13.3	15.9	14.8	11.3	8.7	2.2	5.5	3.7	9.2	37.1	

des proliférations par fronde primaire varient considérablement pendant les saisons (tab. III et IV, fig. 4 et 6). Nous pouvons distinguer les quatre périodes suivantes:

*du 10 septembre (1974) au 8 décembre (1974)*

L'examen des relevés des mois de septembre, octobre, novembre et décembre permet de mettre en évidence certaines évolutions:

- le nombre de frondes primaires portant des proliférations augmente régulièrement: de 67 (septembre) à 117 (décembre).
- le nombre de frondes secondaires augmente également régulièrement (de 130 à 235). Ces nouvelles frondes secondaires sont essentiellement des frondes juvéniles qui semblent s'accumuler en cet état: elles passent de

10 en septembre (7,7% de juvéniles) à 122 en décembre (51,9% de juvéniles).

Nous rappelons qu'en septembre et en octobre, il existe encore quelques frondes primaires portant des proliférations qui persistent sur les anciens stolons. Ces vieilles frondes disparaissent petit à petit, pendant que les nouvelles frondes portées par les nouveaux stolons deviennent prolifères.

*du 8 décembre (1974) au 12 avril (1975)*

Les relevés des mois de janvier, février, mars et avril montrent que le nombre de frondes primaires prolifères reste stationnaire (107 ± 1). Cependant, depuis le mois d'août, le pourcentage des frondes primaires portant des

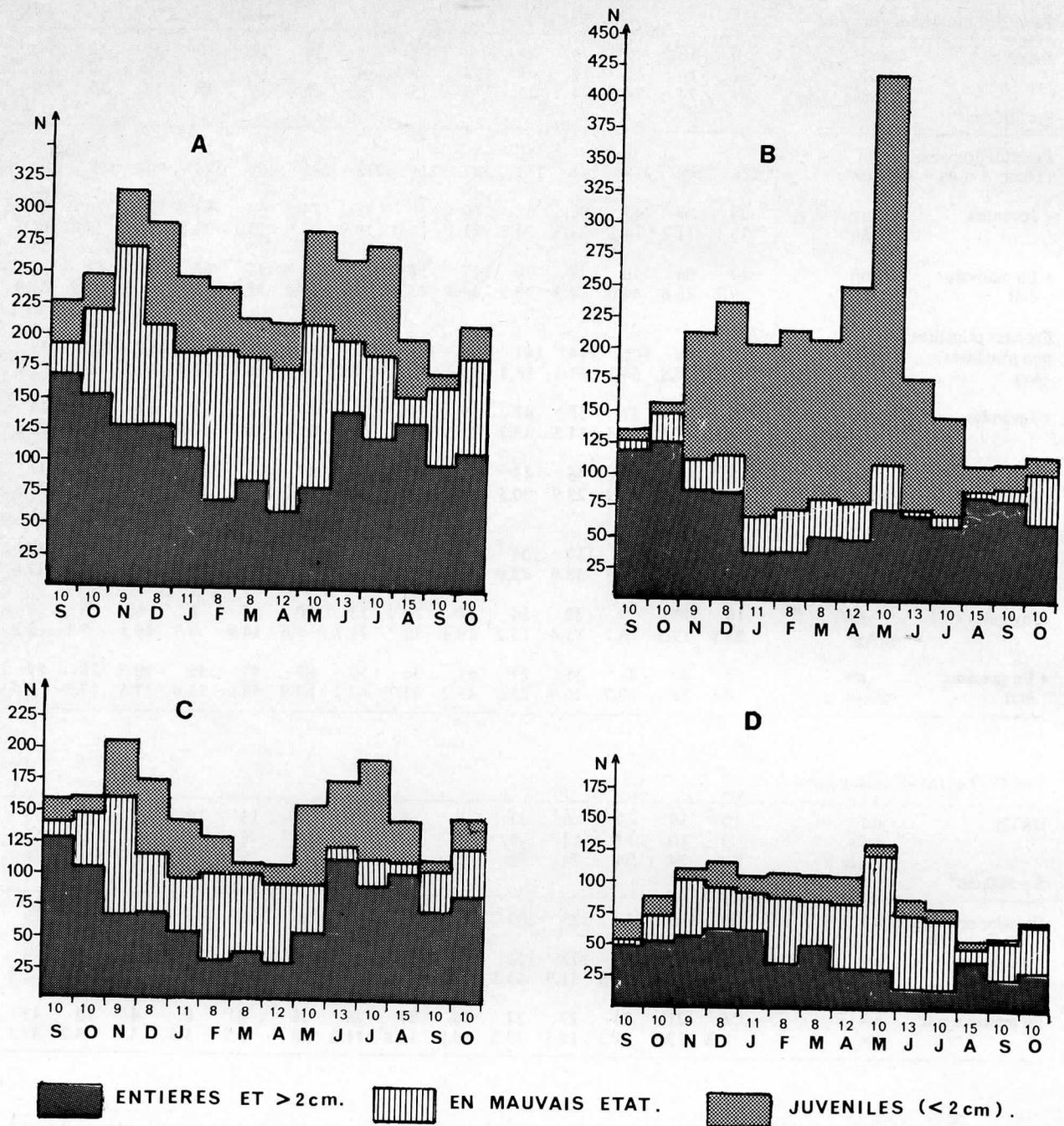


Fig. 4. Diagrammes de l'évolution annuelle des différents types de frondes foliacées. a: Frondes primaires (total). b: Frondes secondaires. c: Frondes primaires non prolifères. d: Frondes primaires prolifères.

proliférations a augmenté régulièrement (29,6% en août) et atteint son maximum en mars–avril (49,8% en mars et 50% en avril). La végétation prend donc un aspect particulier, car la moitié des frondes est prolifère.

Pendant cette période, le nombre de frondes secondaires évolue peu entre le 8 mars et le 12 avril. Ces proliférations sont essentiellement des juvéniles qui restent en cet état, elles passent de 122 (Décembre 74) à 174 (avril 1975) atteignant alors 70,4% des frondes secondaires.

du 12 avril (1975) au 10 mars (1975)

L'analyse du relevé du mois de mai met en évidence un développement intense et très rapide des proliférations.

Pendant que les frondes primaires prolifères augmentent légèrement (de 106 en avril 1975 à 131, mai 1975), le nombre de proliférations s'accroît de 70%, il passe de 247 (avril) à 416 (mai), soit 8320 au m<sup>2</sup>. 308 de ces proliférations sont juvéniles, ce qui représente 74% des frondes secondaires. La plupart de ces proliférations

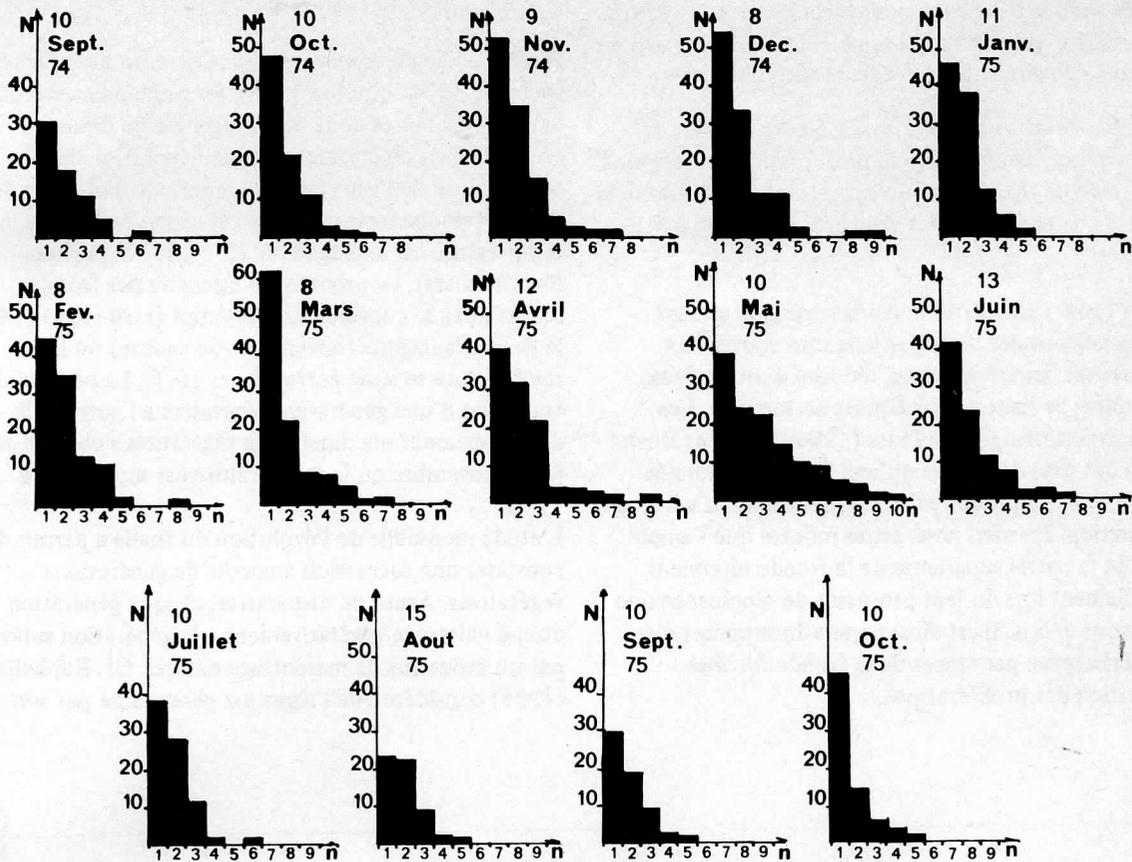


Fig. 6. Diagrammes de l'évolution annuelle du nombre de frondes secondaires par fronde primaire. Abscisse: nombre de proliférations portées par une fronde primaire. Ordonnée: nombre de frondes primaires prolifères (pour un relevé de 500 cm<sup>2</sup>).

juvéniles sont réduites à une lame inférieure à 1 cm de longueur et à 3 millimètres de largeur.

La végétation prend un aspect très particulier, car chaque fronde primaire prolifère (46% des frondes primaires sont prolifères) porte en moyenne plus de 3 proliférations (certaines frondes portent plus de 10 frondes secondaires). Lorsqu'il y a plusieurs proliférations par fronde, celles-ci sont souvent disposées les unes sur les autres (proliférations successives): chaque fronde primaire porte une grappe de frondes secondaires. La disposition de ces proliférations multiples est parfois dichotome. Cette forme du thalle a été décrite (forma *dichotoma*), par Janse (1889) (échantillons du Golfe de Naples), Dostal (1927) (spécimens de Villefranche sur mer) et Molinier (1953) (récoltés à Porquerolles - Var). Dans les formes que nous avons trouvées, la dichotomie des proliférations est le plus souvent imparfaite. Les trois auteurs précités ont trouvé cette morphose entre la fin de l'hiver (Dostal) et le mois de juin (Molinier); cette période correspond à celle où nous avons trouvé un maximum de proliférations, ce qui confirme bien l'aspect saisonnier de cette modification du thalle.

Un autre type de forme dichotome a été trouvé par Molinier (1954) dans le chenal de Kerkennah (Tunisie), cette morphose correspond à une dichotomie de la fronde primaire. Sur 3402 frondes primaires que nous

avons récoltés (ensemble des relevés), nous n'avons trouvé que 9 frondes bifides. Ces frondes dichotomes ont été recueillies à toutes les périodes de l'année et semblent donc apparaître indépendamment des saisons.

#### du 10 mai (1975) au 15 août (1975)

Les relevés des mois de juin, juillet et août montrent une diminution très sensible des proliférations.

- le nombre de frondes primaires prolifères passe de 131 (mai) à 57 (août). En août, plus que 28% des frondes primaires portent des proliférations.
- le nombre de frondes secondaires régresse (406 en mai et 107 en août). La plupart des frondes secondaires juvéniles disparaissent sans évoluer (elles passent de 308 à 21).
- les frondes primaires portant un grand nombre de proliférations (plus de 3) disparaissent également (46 en mai, 3 en août).

La sénescence des frondes secondaires est différente de celle des frondes primaires, car elle s'effectue rarement par étapes, et elle est très rapide. Ainsi, le nombre de frondes en mauvais état reste peu élevé dans l'année, et il est insignifiant au mois de juin où le nombre de frondes secondaires a pourtant été réduit brusquement de 416 à 176. Nous avons rarement trouvé des frondes secondaires

vivantes sur des frondes primaires composées des parois vidées de leur cytoplasme; il semble donc que la mort de la fronde primaire entraîne celle des proliférations.

Cette période de soudaine disparition des frondes primaires prolifères et de leurs proliférations correspond à la période de régression du vieux stolon qui entraîne la mort des anciennes frondes primaires en grande partie prolifères.

Durant toute l'année, nous avons remarqué que les frondes portant des proliférations sont souvent en mauvais état: les frondes sont réduites à un ou deux centimètres de hauteur, tronquées au sommet. Les études expérimentales de Janse (1906–1910) et Dostal (1945) ont déjà démontré qu'une fronde sectionnée avait tendance à produire des proliférations au voisinage de la section. En mer, nous avons montré que l'amputation de la partie supérieure de la fronde intervient naturellement lors du lent processus de sénescence que nous avons décrit. Il est ainsi permis de supposer que cette sénescence par étapes de la fronde favorise l'apparition des proliférations.

### Conclusion

Dans le cycle de développement que nous avons analysé (octobre 1974–octobre 1975), les principales évolutions de la croissance et de la morphogénèse de *Caulerpa prolifera* sont en corrélation avec l'évolution de la température de l'eau (fig. 7). La période d'absence de tout développement du thalle est observée lorsque la température est la plus faible ( $T^{\circ} < 13^{\circ}\text{C}$ : janvier–février–mars). La production intensive des frondes secondaires se constate au printemps (avril–mai) et à la fin de l'automne (novembre–décembre) où la température se situe entre  $13^{\circ}$  et  $16^{\circ}\text{C}$ . La période de transition d'une génération végétative à l'autre et le développement maximal de la végétation s'observe de juin à novembre où la température est supérieure à  $17^{\circ}\text{C}$ .

L'étude mensuelle de l'évolution du thalle a permis de constater une succession annuelle de générations végétatives. Avant de disparaître, chaque génération donne naissance végétativement à la génération suivante par un processus de marcottage naturel. Or, Raphaelis (1925) considère que l'algue est pérennante par son

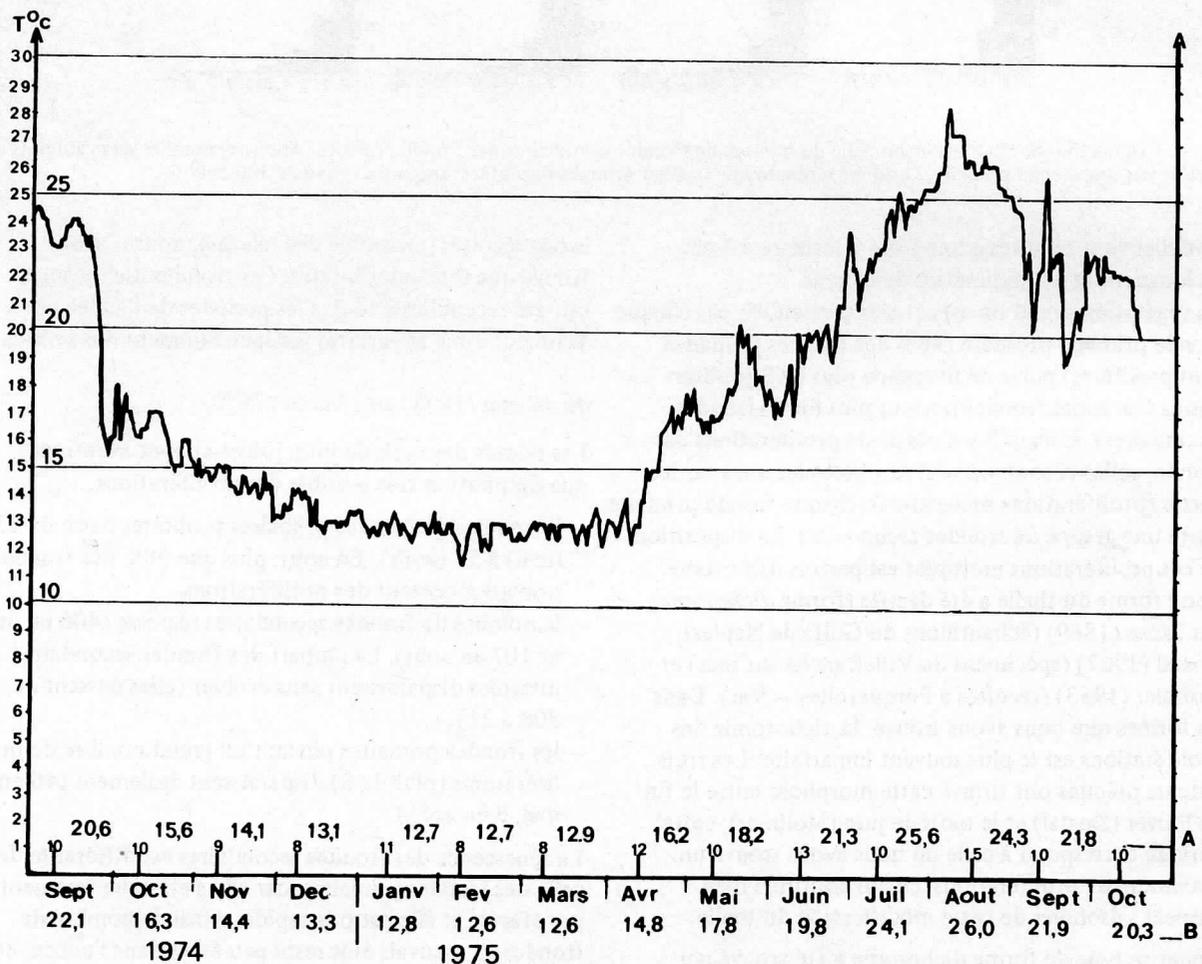


Fig. 7. Courbe de la température de l'eau de mer, à Cannes la Croisette (–1 m; Relevés de la météorologie nationale) et moyennes de températures. A: Moyennes entre deux relevés. B: Moyennes mensuelles.

stolon, ce qui a fait classer *Caulerpa prolifera* dans les hémicryptophycées (classification des types biologiques de Feldmann: 1937–1966). Feldmann (1937, p. 155) distingue le comportement biologique de l'algue dans les régions occidentales de la Méditerranée (où il admet que l'algue est pérennante par le stolon), et dans les régions orientales de la Méditerranée: Tunisie et tropicales de l'Atlantique: Antilles (où il admet que tout le thalle est pérennant). En fait, bien que la végétation soit présente toute l'année, nous avons constaté qu'aucune partie du thalle n'est véritablement pérennante (il ne persiste pas plus d'un an). Ainsi, parmi les types biologiques définis par Feldmann, aucun groupe ne correspond à la biologie de *C. prolifera*.

Le comportement biologique de l'algue est intermédiaire entre les algues annuelles (dont le développement complet du thalle macroscopique s'effectue en un an ou moins d'un an, et qui disparaît en fructifiant), et les algues pérennantes (dont au moins une partie du thalle persiste d'une année à l'autre).

Nous proposons de classer le type biologique de *Caulerpa prolifera* dans les pseudopérennantes. Ce terme a déjà été employé par Knight et Parke (1931) mais avec une définition peu précise (antérieure à la classification de Feldmann). Le sens de ce terme doit donc être redéfini. Les pseudopérennantes regrouperaient exclusivement les algues dont tous les éléments du thalle ont une existence limitée à une année, et qui se reproduisent par multiplication végétative du thalle. Les autres types de

reproduction sont possibles, mais ne sont pas prépondérants pour la régénération de l'espèce. La disparition du thalle ancien et l'apparition du nouveau thalle peut s'effectuer plus ou moins progressivement de telle sorte que la végétation de l'algue persiste sans interruption toute l'année.

Plusieurs années de culture en aquarium sous conditions de température et de lumière relativement constantes, nous ont montré que *Caulerpa prolifera* ainsi qu'une autre espèce de Caulerpe prélevée aux Bahamas (*C. sertularioides*), ont un développement régulier: sans périodes marquées de régression ou de croissance. Leur comportement biologique reste identique à celui observé chez *C. prolifera in situ*: le thalle se développe par croissance de la partie apicale du stolon, tandis que la partie distale disparaît progressivement entraînant la sénescence des frondes les plus anciennes. La durée d'existence d'une fronde foliacée et de son fragment de stolon attenant est toujours nettement inférieure à un an. Dans les régions subtropicales et tropicales, où la végétation ne subit pas les écarts de température constatés sur les côtes françaises, il est vraisemblable que le développement du thalle présente le même comportement biologique, sans manifester des périodes de croissance intensive et de régression imputables aux fortes variations saisonnières.

Des études similaires devraient être entreprises pour vérifier notre hypothèse. Ces études pourraient être étendues aux autres représentants du genre *Caulerpa*.

## Bibliographie

- Boergesen, F. 1907. An ecological and systematic account of the *Caulerpas* of the Danish West Indies. *Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Skr. 2. 7 Raekke; Naturvid. og Mathem. Afd. 4* (5): 339–391.
- Chen, J. C. W. et W. P. Jacobs. 1966. Quantitative study of development of the giant coenocyte, *Caulerpa prolifera*. *Amer. J. Bot.* 53: 413–423.
- Chen, J. C. W. et W. P. Jacobs. 1968. The initiation and elongation of rhizoid clusters in *Caulerpa prolifera*. *Amer. J. Bot.* 55: 12–19.
- Dostal, R. 1926. Zur Kenntnis der inneren Gestaltungsfaktoren bei *Caulerpa prolifera*. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 44: 56–66.
- Dostal, R. 1927. Observations morphogéniques sur le *Caulerpa prolifera* de la baie de Villefranche sur mer. *C. R. Ac. Sc.* 185: 1298–1299.
- Dostal, R. 1945. Morphogenetic studies on *Caulerpa prolifera*. *Bull. intern. Acad. Tchèques Sc.* 46: 133–149.
- Feldmann, J. 1937. Végétation marine de la Méditerranée. La côte des Albères. *Rev. Alg.* 10: 339 pp.
- Feldmann, J. 1966. Les types biologiques des cryptogames non-vasculaires — Les types biologiques d'algues marines benthiques. *Mem. Bull. Soc. Bot. Fr.*: 45–60.
- Funk, G. 1927. Die Algenvegetation des Golfs von Neapel nach neueren ökologischen Untersuchungen. *Publ. Staz. zool. Napoli* 7 (suppl.): 507 pp.
- Gilet, R. 1954. Note sur la répartition de *Caulerpa prolifera* Lamour. sur les côtes des Alpes maritimes. *Rec. Trav. Sta. mar. Endoume* 12 (7): 35–40.
- Jacobs, W. P. 1964. Rhizoid-production and regeneration of *Caulerpa prolifera*. *Publ. staz. zool. Napoli* 34: 185–196.
- Janse, J. M. 1889. Die Bewegungen des Protoplasmas von *Caulerpa prolifera*. *Jahrb. Wiss. Bot.* 21: 163.
- Janse, J. M. 1906. Polarität und Organbildung bei *Caulerpa prolifera*. *Jahrb. Wiss. Bot.* 42: 394–460.
- Janse, J. M. 1910. Über Organveränderung bei *Caulerpa prolifera*. *Jahrb. Wiss. Bot.* 48: 73–110.
- Knight, M. et M. W. Parke. 1931. Manx Algae. An algal survey of the south end of the Isle of Man. *L. M. B. C. Mémoires* 30. Liverpool.
- Meinesz, A. 1972. Répartition de *Caulerpa prolifera* (Forsk.) Lamouroux sur les côtes continentales françaises de la Méditerranée. *Téthys* 4 (4): 843–858.
- Molinier, R. 1953. Observations sur les Caulerpes méditerranéennes. *Bull. Mus. Hist. nat. Marseille* 12: 113–123.
- Molinier, R. 1954. Sur la dichotomie du thalle de *Caulerpa prolifera* (Forsk.) Lamour. *Bull. Mus. Hist. nat. Marseille* 13: 151–154.
- Ollivier, G. 1929. Etude de la flore marine de la côte d'Azur. *Ann. Inst. Ocean. Monaco* 7 (3): 173 pp.
- Raphelis, G. 1925. Sur la végétation de *Caulerpa prolifera* (Forsk.) Lamour., *Rev. Alg.* 2 (2): 170–174.
- Rayss, T. 1941. Sur les Caulerpes de la côte palestinienne. *Palestine J. Bot.* 2: 103–124.
- Schwartz, W. 1930. Studien über die Blattformen von *Caulerpa prolifera*. *Flora* 24: 479–490.