

Botanica Marina
Vol. XXII, pp. 117–121, 1979

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

II – La reproduction sexuée sur les côtes occidentales de la Méditerranée.

A. Meinesz

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

(Reçu le 21 Avril 1978)

Résumé

Plusieurs années de surveillance, en scaphandre autonome, de quelques stations de *Caulerpa prolifera* ont permis l'observation de nombreuses périodes de reproduction.

La saison de reproduction sexuée se situe, dans le bassin occidental de la Méditerranée, entre la fin du mois de juin et le début du mois d'octobre. Pendant cet intervalle, la température de l'eau de mer est toujours supérieure à 20 °C. Dans une saison, plusieurs périodes de reproduction peuvent s'observer.

Une première campagne de mesure *in situ*, en continu, de la température et de la lumière a permis de constater que, parmi les facteurs induisant la gamétogénèse, une modification importante de la quantité de lumière a précédé une période de reproduction.

L'examen régulier des zoïdes montre que la gamétogénèse est le plus souvent imparfaite: gamètes immatures ou du même sexe (mâles). Or, en Méditerranée, les auteurs ayant décrit la reproduction de l'espèce n'ont trouvé que des gamètes femelles, et n'ont pu obtenir de copulations. Ainsi, il semble que la reproduction par voie sexuée soit exceptionnelle dans le bassin occidental de la Méditerranée. Ces reproductions imparfaites ont souvent été décrites dans le genre *Caulerpa* et font croire à une dioecie de ce genre en fait monoïque.

Abstract

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

II. Sexual Reproduction along the Western Mediterranean Coast

Several years of scuba diving surveys of few *Caulerpa prolifera* stations have enabled us to observe numerous reproduction periods.

In the western basin of the Mediterranean Sea, the reproductive season occurs between the end of June and the beginning of October. During this time, the sea-water temperature is above 20 °C. During a single season several reproductive periods can be observed.

A first campaign of continual measurements *in situ* of water temperature and light intensity have shown that among the factors inducing gametogenesis an important quantitative change of luminosity precedes a reproductive period.

The regular examination of the swarmers shows that the gametogenesis is usually incomplete: immature gametes or gametes of the same sex (male). In the Mediterranean, the authors who have described the reproduction of this species, have only found female gametes and have not been able to obtain gamete fusion. Thus sexual reproduction seems to be exceptional in the western Mediterranean sea. Those incomplete reproductions have led a number of authors to consider that there was a dioecious character in what in fact is a monoecious genus.

Introduction

Caulerpa prolifera atteint sa limite nord de son aire de répartition sur les côtes occidentales de la Méditerranée

et plus particulièrement sur la côte continentale française où un petit nombre de stations a été inventorié (Meinesz 1973). Dans ces stations, et pendant de courtes

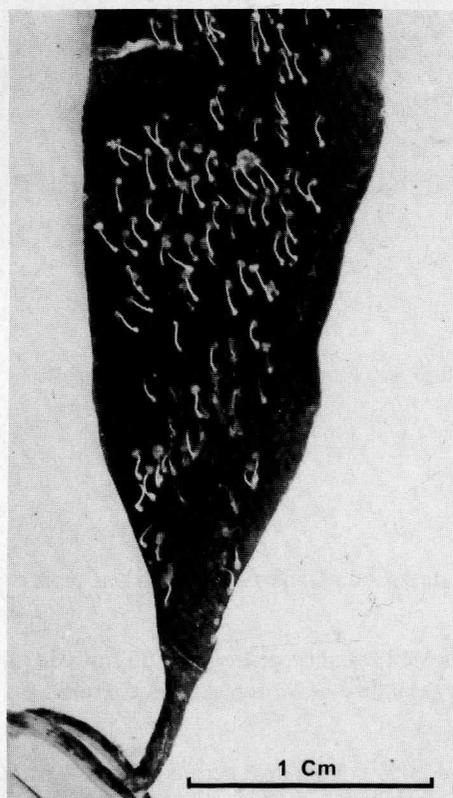


Fig. 1. Partie de fronde de *Caulerpa prolifera* en reproduction.

périodes, l'algue peut présenter les signes caractéristiques de la reproduction sexuée (Fig. 1). Prés de dix années d'observations *in situ* de plusieurs périodes où l'algue a été trouvée fertile nous permettent de préciser certains aspects de la reproduction sexuée de l'algue.

Matériel et Méthodes

Les observations mentionnées dans cette note ont été réalisées à partir de nombreuses plongées effectuées en scaphandre autonome sur plusieurs stations de *Caulerpa prolifera* situées essentiellement sur les côtes françaises de la Méditerranée.

L'analyse minutieuse de 13 relevés mensuels effectués sur une pelouse dense de Caulerpes, entre le 10 septembre 1974 et le 10 octobre 1975 au Crouton (Golfe Juan — Alpes maritimes), nous a permis de bien situer la période de reproduction dans le cycle végétatif de l'algue. L'utilisation d'appareils de mesure *in situ*, en continu, de la température et de la lumière, ainsi que des cultures en aquarium au laboratoire nous ont également apporté des éléments utiles à la compréhension du processus de la reproduction sexuée de l'algue.

Rappel des connaissances antérieures

La reproduction sexuée du genre *Caulerpa* fut décrite avec certitude, presque simultanément par Dostal (1928 a, b, 1929 a, b) à Villefranche-sur-mer (Alpes

maritimes) et Schussnig (1929) à Naples, où la même espèce avait été trouvée fertile (*C. prolifera*).

Depuis, de nombreux auteurs ont décrit la reproduction de plusieurs espèces de Caulerpes. Cette reproduction s'effectue par holocarpie (caractère commun de l'ordre des Caulerpales): tout le thalle se vide de son contenu composé, à la veille de l'émission, essentiellement de gamètes. Cette reproduction sexuée reste cependant énigmatique: Dostal et Schussnig ne purent déterminer la nature des cellules flagellées observées (gamètes ou zoospores). Ces zoïdes furent même interprétés comme étant des algues parasites se développant à l'intérieur du thalle (Schwartz et Schwartz 1930). Ernst (1931) distingua deux formes de zoïdes, il put ainsi conclure à l'existence de gamètes; les deux types de gamètes étant trouvés dans des thalles différents: l'espèce est dioïque (*C. clavifera*). Miyake et Kunieda (1937) confirmèrent ces observations avec *C. brachypus*, et obtinrent même des copulations et des zygotes de cette espèce dioïque et anisogame. Iyengar (1933) obtint également des copulations de gamètes avec *C. racemosa* var. *uvifera*; mais, après une étude plus approfondie (1940) il trouva les deux types de gamètes dans une même fronde; l'espèce est donc monoïque. Pourtant, Schussnig (1939) après une étude cytologique sur la formation des gamètes de *C. prolifera* décrit cette espèce comme dioïque. Des études récentes portant sur plus de sept espèces de *Caulerpa* (dont *C. prolifera*) montrent que ce genre semble bien être monoïque (Goldstein et Morall 1970).

Miyake et Kunieda (1937), Iyengar (1940) ainsi que Goldstein et Morall (1970) distinguent les gamètes essentiellement par l'absence (gamètes mâles) ou la présence (gamètes femelles) de stigma.

Le cycle de reproduction reste peu connu: Miyake et Kunieda (1937), puis Goldstein et Morall (1970) obtinrent des zygotes qu'ils suivirent respectivement quatre mois et deux semaines. Price (1973) a décrit récemment le premier cycle d'une espèce de *Caulerpa* (*C. serrulata*). Ce cycle présente une succession de plusieurs stades de croissance morphologiquement très distincts, qui aboutissent à la formation du thalle typique. Le cycle de *Caulerpa* semble donc être monogénétique. Il est identique aux cycles des autres Caulerpales (Udotéacées) actuellement connus: cycle de l'*Halimeda tuna* et de l'*Udotea petiolata* (Meinesz 1972 a, 1972b). En ce qui concerne le lieu de la réduction chromatique, seuls les travaux de Schussnig (1939) indiquent qu'elle se déroule à la formation des gamètes, le thalle végétatif est donc diploïde.

Résultats

Saison de la reproduction sexuée

Dans le Golfe Juan (Alpes maritimes — France), nous avons observé la reproduction des Caulerpes chaque

année depuis 1970. Plusieurs périodes de reproduction peuvent s'observer en une saison. Les premiers thalles en reproduction ont été trouvés fin juin (30/6/76) au Crouton, et les derniers début octobre (5/10/70) (port du Golfe Juan). La saison de reproduction ainsi délimitée (fin juin à début octobre) correspond aux anciennes signalisations de reproduction de *Caulerpa prolifera* en Méditerranée occidentale par les auteurs suivants:

- Dostal (1928 a, b, 1929 a, b): du 25 août au 18 septembre 1927; du 22 août au 15 septembre 1928, et le 16 juillet 1929 à Villefranche sur mer.
- Schussnig (1929): début octobre 1928 à Naples.
- Schwartz et Schwartz (1930): les 23–28 septembre 1929 à Naples.
- En Palestine, Rayss (1941) signale la reproduction de l'algue le 12-10-41 et le 14-11-41, où elle semble donc intervenir plus tard qu'en Méditerranée occidentale.

Sur les côtes françaises, la saison de reproduction sexuée (fin juin, début octobre) correspond à la période où les eaux sont les plus chaudes ($T^{\circ} > 20^{\circ}C$). En 1975, les moyennes mensuelles de la température de l'eau à – 1 m (Cannes la Croisette) pour les mois les plus chauds sont les suivantes: juillet $T^{\circ}C = 24^{\circ}1$, août $T^{\circ}C = 26^{\circ}0$, septembre $T^{\circ}C = 21^{\circ}9$. Pour les mois de juin et d'octobre, les moyennes mensuelles de la température peuvent varier considérablement d'une année à l'autre: une simple tempête provoquant des courants côtiers peut faire baisser la température de plusieurs degrés pendant plusieurs jours (octobre 1974 $T^{\circ}C = 16,3$, octobre 1975 $T^{\circ}C = 20,3$).

Kajimura (1968 a, b, c) a mis en évidence des corrélations similaires entre la reproduction de *Caulerpes* (des régions de Schimane – Japon et de Singapour) et les moyennes mensuelles de la température. D'après ses conclusions, il semble que la reproduction des trois espèces de *Caulerpes* étudiées se manifeste à des saisons différentes. (*Caulerpa okamurai* se reproduit même pendant la saison la plus froide de l'année.)

La saison de la reproduction sexuée correspond également à la phase de transition entre deux générations végétatives. (Meinesz 1979). En effet, dans les relevés mensuels effectués sur une végétation de *Caulerpa prolifera* (de septembre 1974 à octobre 1975), nous n'avons trouvé des thalles en reproduction que le 10 septembre 1975. Dans ce relevé de 500 cm², nous avons dénombré 48 frondes (sur 281), portés par 1,28 m de stolon (sur 8,72 m), présentant les signes caractéristiques de la reproduction sexuée (thalles zébrés ou tachetés de jaune, portant de nombreuses papilles). Ces frondes étaient portées à la fois par des vieux stolons et par des stolons de la nouvelle génération végétative. Ainsi, la reproduc-

tion sexuée se manifeste sur toutes les parties du thalle indépendamment de leur âge.

Facteurs induisant la reproduction

Nous avons souvent effectué l'observation suivante: des thalles récoltés l'été et placés au laboratoire en aquarium se reproduisaient en grande partie les jours suivants cette modification des conditions de vie. Le brusque changement de température et d'éclairement a-t-il déclenché la gamétogénèse dans les thalles? Pour vérifier cette hypothèse, nous avons disposé dans le site étudié (Crouton) des appareils de mesure en continu de la température et de la lumière (irradiance mètre) (ces appareils ont été conçus et réalisés par Jaubert 1976). Les sondes étaient fixées au centre d'un carré de 4 m² matérialisé par des piquets plantés tous les 50 cm. Afin de compter le nombre de thalles en reproduction dans le carré témoin, une plongée a été effectuée sur le site tous les deux ou trois jours. Cette expérience n'a duré que deux semaines (du 27 juillet 1975 au 6 août 1975) car les appareils placés *in situ* ont été gravement endommagés par des plongeurs.

Nous avons cependant observé une période de reproduction (3 thalles en reproduction le 31 juillet et 2 thalles le 2 août).

Après analyse des enregistrements, nous avons constaté:

- Pour la température: aucune modification brusque avant la reproduction (température presque inchangée du 23 au 6 août: $25^{\circ}C \pm 0,5^{\circ}C$).
- Pour la lumière: des passages nuageux importants ont été enregistrés les 29 et 30 juillet (la quantité de lumière reçue le 29 juillet a été de 23,5% inférieure à celle reçue les jours précédents où aucun passage nuageux n'a été enregistré).

Enfin, cette période ne correspond à aucun changement du cycle lunaire (pleine lune le 23 juillet).

Ainsi, seule une perturbation d'éclairement a précédé l'apparition de la phase de reproduction observée. Ce premier résultat doit être vérifié sur plusieurs périodes de reproduction.

La perturbation d'éclairement n'est certainement pas le seul facteur induisant la gamétogénèse. En effet, nous avons à plusieurs reprises observé *in situ* des populations de *Caulerpa* présentant une forte densité de thalles en reproduction (près du quart des thalles) proches de zones (à même profondeur et éloignées de quelques dizaines de mètres) où les thalles en reproduction étaient absents ou rares. Dans ce cas, les facteurs généralement avancés pour effectuer une corrélation (lumière température-phase lunaire) peuvent difficilement être retenus.

Nous rappelons que Goldstein et Morall (1970) après avoir étudié la reproduction de sept espèces de *Cauler-*

pes des Caraïbes (dont *Caulerpa prolifera*) font un rapprochement entre l'apparition des thalles fertiles et les phases lunaires; la période favorable à la reproduction étant observée pendant la pleine lune.

La gamétogénèse

L'examen régulier depuis 1970 des gamètes, contenus dans les thalles de *Caulerpa prolifera* en reproduction, nous a permis de constater que la gamétogénèse était le plus souvent imparfaite (gamètes immatures lors de leur émission). Lorsque les gamètes étaient bien formés, nous n'avons jamais pu observer de stigma; les gamètes portés par l'ensemble des frondes trouvées en reproduction sont donc du même sexe (mâles). Ainsi, nous n'avons jamais pu obtenir de copulations. Pourtant, en 1927 et 1928, Dostal (1928–1929) a pu observer à Villefranche sur mer (30 km du Golfe Juan) des thalles portant des gamètes présentant tous un stigma (femelles). Malheureusement, les stations de Caulerpes de la rade de Villefranche ont disparu depuis une dizaine d'années (Meinesz 1973).

A Naples, Schussnig (1929–1939) n'observa également que des gamètes portant un stigma; pourtant, il distingua deux tailles de gamètes portés par des thalles séparés. Il ne put obtenir de copulation entre ces deux formes de gamètes qui semblent être ainsi du même sexe.

Dans nos relevés mensuels, nous n'avons jamais rencontré de thalles d'aspect particulier pouvant représenter des individus juvéniles issus d'une reproduction sexuée (stolons indépendants et frondes de très petite taille, tels qu'ils sont décrits pour les stades juvéniles de *Caulerpa serrulata*: Price 1973).

Les observations réalisées essentiellement dans le bassin occidental de la Méditerranée montrent que les thalles de *Caulerpa prolifera* peuvent devenir fertiles, mais la gamétogénèse ne semble jamais parfaite (gamètes immatures, gamètes du même sexe produits dans tous les thalles à la même période . . .); la reproduction

sexuée de l'espèce ne peut pas avoir lieu dans ces conditions.

Cette incapacité de se reproduire par voie sexuée est vraisemblablement liée aux conditions climatiques que rencontre l'espèce d'affinité subtropicale en Méditerranée (et plus particulièrement dans le bassin occidental).

L'induction de la gamétogénèse et plus particulièrement le parfait déroulement de celle-ci nécessite certainement des conditions extérieures très précises. Sous conditions défavorables, les reproductions imparfaites peuvent laisser croire à une fictive dioecie de l'espèce. Elles correspondraient aux quelques descriptions de Caulerpes produisant des gamètes des deux sexes dans des thalles séparés. L'observation suivante corrobore notre hypothèse: des thalles d'une Caulerpe provenant des Bahamas (*Caulerpa sertularioides*, espèce monoïque bien étudiée par Goldstein et Morall) ont été placés en aquarium au laboratoire. Des thalles fertiles sont apparus à plusieurs reprises, mais à chaque période de reproduction, les thalles ne renfermaient que des gamètes soit tous mâles, soit tous femelles avec de nombreux gamètes immatures.

Conclusion

Les descriptions anciennes ainsi que nos observations concernant la reproduction de *Caulerpa prolifera* dans le bassin occidental de la Méditerranée montrent que les reproductions sexuées, qui se manifestent entre le début juin et la mi octobre, sont toujours imparfaites. A chaque période de fructification, la production massive de gamètes du même sexe ou de gamètes immatures ne permettent pas à l'espèce de se reproduire par voie sexuée. Dans la partie occidentale de la Méditerranée, il est vraisemblable que l'espèce ne puisse se reproduire que par la multiplication végétative du thalle. Cette hypothèse permet d'expliquer la stabilité des stations très localisées de cette algue sur les côtes continentales françaises.

Bibliographie

- Dostal, R. 1928a. Zur Frage der Fortpflanzungsorgane der Caulerpaceen. *Planta* 5: 622–634.
- Dostal, R. 1928b. Sur les organes reproducteurs de *Caulerpa prolifera*. *C. R. Ac. Sc. Paris*, 187: 569–571.
- Dostal, R. 1929a. Sur la reproduction de *Caulerpa*. *C. R. Ac. Sc. Paris*, 189: 493–494.
- Dostal, R. 1929b. Über Holokarpie bei den Caulerpaceen. *Planta* 8: 84–189.
- Ernst, A. 1931. Untersuchungen an tropischen Caulerpen. *Planta* 15: 459–494.
- Goldstein, M. et S. Morall 1970. Gametogenesis and fertilization in *Caulerpa*. *An. New York Ac. Sc.* 175: 660–672.
- Iyengar, M. O. P. 1933. On the formation of gametes in a *Caulerpa*. *J. Ind. Botan. Soc.* 12: 325.
- Iyengar, M. O. P. 1940. On the formation of gametes in *Caulerpa*. *J. Ind. Botan. Soc.* 18: 191–194.
- Jaubert, J. 1976. Un appareil miniature de mesure et d'enregistrement *in situ* de paramètres physicochimiques du milieu pouvant être placé et récupéré en plongée. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.* 23 (6): 59–61.
- Kajimura, M. 1968a. On fruiting season of *Caulerpa scalpelliformis* (R. Br.) Ag. var. *denticulata* (Decnn.) W. van Bosse in the Oki Islands, Schimane prefecture. *Bull. Jap. Soc. Phyc.* 14: 100–105.
- Kajimura, M. 1968b. On fruiting season of *Caulerpa okamurai* Web. v. Bosse in Schimane Prefecture. *Bull. Jap. Soc. Phyc.* 16: 132–136.
- Kajimura, M. 1968c. On fruiting season of *Caulerpa freycinetii* var *typica* f. *lata* Weber van Bosse in Singapore. *Bull. Jap. Soc. Phyc.* 16: 137–142.
- Meinesz, A. 1972a. Sur le cycle de l'*Halimeda tuna* (Ellis et Solander) Boergesen. *C. R. Ac. Sc. Paris*, 275D: 1363–1365.

- Meinesz, A. 1972b. Sur le cycle de l'*Udotea petiolata* (Turra) Boergesen. *C. R. Ac. Sc. Paris*, 275D: 1975–1977.
- Meinesz, A. 1973. La répartition de *Caulerpa prolifera* (Forsk.) Lamouroux sur les côtes continentales françaises de la Méditerranée. *Téthys* 4: 843–858.
- Meinesz, A. 1979. Contribution à l'étude de *Caulerpa prolifera* (Forsk.) Lamouroux (Chlorophycée-Caulerpale). I: Morphogénèse et croissance dans une station des côtes continentales françaises de la Méditerranée. *Bot. Mar.* 22: 27–39.
- Miyake, K. et H. Kunieda 1937. On sexual reproduction of *Caulerpa*. *Cytologia* 8: 205–207.
- Price, I. R. 1972. Zygote development in *Caulerpa* (Chlorophyta, Caulerpales). *Phycologia* 11: 217–218.
- Rayss, T. 1941. Sur les Caulerpes de la côte palestinienne. *Palestine J. of Bot.* 2: 103–124.
- Schussnig, B. 1929. Die Fortpflanzung von *Caulerpa prolifera* *Österr. Bot. Zeitschr.* 78: 1–8.
- Schussnig, B. 1939. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte von *Caulerpa prolifera*. *Bot. Notis.* 92: 75–96.
- Schwartz, W. et H. Schwartz 1930. Algenstudien am Golf von Neapel. *Flora* 124: 215–239.