

VARIATIONS DE LA THERMOSTABILITÉ CELLULAIRE DES ALGUES EN FONCTION DES CHANGEMENTS DE LA TEMPÉRATURE DU MILIEU

par

N.L. Feldmann et M.I. Lutova

Institut de Cytologie de l'Académie des Sciences de l'U.R.S.S. et Institut Botanique
de l'Académie des Sciences de l'U.R.S.S.

Résumé

1. — Les auteurs présentent une étude de la sensibilité thermique des Algues marines en fonction de la température du milieu. L'analyse de la stabilité fonctionnelle a été effectuée à l'aide des caractères de la coloration vitale et de la thermostabilité de l'appareil protosynthétique.

2. — Les cellules de quatre espèces de *Fucus* (*Fucus filiformis*, formes littorales et sublittorales de *Fucus vesiculosus*, *Fucus distichus* et *Fucus serratus*) présentent chacune un niveau différent de résistance thermique qui se trouve en accord avec les conditions thermiques de leur habitat. La résistance cellulaire aux hautes et aux basses températures des différentes espèces littorales, augmente en fonction de la hauteur de leur zone de répartition.

3. — La sensibilité thermique des Algues varie avec les saisons. L'été, les Algues présentent une augmentation de résistance cellulaire aux hautes températures et, en même temps, une diminution de la résistance aux basses températures.

4. — Une action thermique de courte durée s'exerçant dans les conditions expérimentales peut aussi provoquer, chez les Algues, des variations de résistance thermique cellulaire, en rapport avec la température d'incubation.

5. — Dans la nature, un changement adaptatif de résistance thermique peut aussi se produire, même pendant une action thermique de courte durée.

Parmi toute une série de facteurs du milieu tels que la salinité, l'intensité de la lumière, etc., la température exerce une influence spéciale sur la répartition des Algues benthiques. Leurs modes d'adaptation aux conditions thermiques du milieu sont très diverses (Feldmann, 1937, 1951 ; Chapman, 1946, 1957, etc.). Par exemple, les périodes de végétation et de reproduction qui sont caractéristiques des Algues s'accordent avec les conditions thermiques du bassin dans lequel elles vivent. La formation de touffes produit aussi un régime thermique plus stable. Cependant, comme les Algues ne peuvent ni se mouvoir ni modifier elles-mêmes le régime thermique qui leur est propre, c'est surtout la thermostabilité de leurs cellules et ses variations au cours des changements de la température ambiante qui présentent un intérêt particulier.

D'après des données actuelles, il se produit, dans différents groupes de végétaux (Alexandrov, 1963) et d'animaux poïkilotermes

(Ouchakov, 1959), une sélection d'organismes dont le niveau de stabilité cellulaire devient conforme aux conditions de vie de l'espèce.

On a constaté que certains organismes présentent une résistance d'autant plus grande aux hautes températures que la température de leur habitat est elle-même plus élevée. Des résultats analogues ont été signalés chez les Algues. Ainsi, on a constaté qu'en rapport avec la température élevée de l'eau et de l'air, les Algues littorales des zones chaudes résistent mieux à l'échauffement et sont, par contre, plus sensibles au refroidissement que les Algues qui vivent en zones froides (Biebl, 1939, 1958, 1962).

On peut aussi constater, d'autre part, que des Algues littorales d'une même zone climatique subissant de forts surchauffements l'été et des gelées l'hiver, présentent une résistance cellulaire plus élevée aux hautes et basses températures que celles de la zone sublittorale (Kylin, 1917 ; Biebl, 1939, 1958, 1962 ; Grubb, 1936 ; Montfort, Ried et Ried, 1955, 1957). La résistance des Algues aux hautes et basses températures varie aussi dans les limites d'un même littoral. Elle est plus grande pour des espèces vivant dans les horizons supérieurs que pour celles des horizons plus bas (Biebl, 1962). D'après les données de Schwenke (1959), les Algues de surface de la Baltique sont moins sensibles à l'action de températures élevées que celles des eaux profondes. Les espèces les plus sensibles, parmi ces dernières, sont celles qui présentent un port buissonnant. C'est ainsi qu'on peut voir s'établir, chez les Algues, au cours de leur évolution phylogénétique, comme chez les autres plantes, un accord entre la thermostabilité cellulaire et les conditions thermiques de vie de l'espèce.

Le problème des variations possibles de la résistance aux hautes températures des Algues au cours de l'ontogenèse reste jusqu'à présent discuté. D'après les résultats de Harder (1925), les Algues et les plantes supérieures d'eau douce présentent un maximum d'assimilation du gaz carbonique dans les conditions thermiques auxquelles elles ont été soumises pendant un temps assez prolongé (« Einstellung » - « accord » thermique, d'après Harder). Lampe (1935) a constaté que, chez des Algues préalablement incubées à 5°, puis soumises à des températures de 15 et 21°, la photosynthèse diminue d'abord pour augmenter ensuite peu à peu. Ce qui démontre, sans doute, d'après l'auteur, une adaptation du métabolisme aux nouvelles conditions thermiques. Ehrke (1931) signale que l'optimum thermique de la photosynthèse se modifie au cours des saisons, en fonction des variations de la température ambiante.

Cependant, on peut voir que le métabolisme cellulaire ne change pas toujours conformément au nouveau régime thermique. Ainsi, d'après Harder (1925), de tels changements ne se produisent pas si l'éclairage est intense.

D'après les données de Bukatch (1935), l'optimum thermique de la photosynthèse est le même chez des Algues d'eau douce provenant de cuves à divers régimes thermiques. Les changements de l'optimum thermique de la photosynthèse ne sont sans doute pas des indices assez sensibles pour permettre l'analyse des variations possibles de la stabilité des plantes (Lutova, 1962).

Dans tous les travaux cités ci-dessus, il était question de la thermostabilité cellulaire dans les limites de températures tolérées par les

Algues. Un autre groupe de recherches a établi la stabilité de plantes vivant dans des conditions thermiques correspondant à des températures traumatisantes. Les résultats de ces travaux sont contradictoires en ce qui concerne la possibilité de changements du niveau de la résistance thermique des Algues. Dans une étude de Montfort, Ried et Ried (1957) sur la thermostabilité des Algues, ces auteurs ont signalé que la stabilité de la photosynthèse aux températures élevées est la même chez les *Fucus vesiculosus* vivant en surface ou à une profondeur de 5 m. Ces auteurs n'observèrent pas non plus de variations saisonnières de la résistance aux hautes températures dans toute une série d'Algues de surface ou de profondeur (*Chaetomorpha linum*, *Enteromorpha compressa*, *Furcellaria fastigiata*). Seules, quelques formes sublittorales (*Delesseria sanguinea* et *Laminaria digitata*) présentaient une résistance plus faible au printemps qu'à l'automne de la photosynthèse aux hautes températures. Ces auteurs conclurent de leurs résultats, que la résistance thermique des Algues est un caractère héréditairement fixé et que chez un petit groupe d'espèces seulement, la thermostabilité varie avec la température du milieu.

Schwenke (1959) a effectué, à l'aide de la méthode du tétrasol, une étude de la thermostabilité cellulaire chez deux espèces d'Algues d'eau profonde de la Baltique (*Delesseria sanguinea* et *Phycodrys sinuosa*) incubées pendant 2 ou 4 semaines à 5°, 15° et 20°. Une augmentation d'ailleurs insignifiante de la résistance cellulaire aux hautes températures n'a été enregistrée par cet auteur que chez des plantes incubées à 20°. Il conclut, comme Montfort, que la sensibilité thermique des Algues présente un caractère constant.

Cependant, d'après Parker (1960), la résistance aux basses températures des *Fucus vesiculosus* du littoral varie sensiblement au cours de l'année. Elle atteint une valeur maximale au cours des mois froids de l'hiver et une valeur minimale en été. La résistance aux basses températures est plus élevée chez les *Fucus vesiculosus* des horizons supérieurs du littoral que chez ceux qui proviennent d'une profondeur de 5 mètres. Les données bibliographiques sur la possibilité de variations de la stabilité cellulaire en fonction de la température étant ainsi assez contradictoires, il nous a semblé indispensable de poursuivre dans la nature et au laboratoire, l'étude de l'action exercée par la température sur la thermorésistance cellulaire des Algues.

MÉTHODES

Au cours de nos expériences sur les Algues des côtes de la Mer Blanche, les espèces suivantes ont été étudiées : *Fucus filiformis* Gmel. f. *nanus*, *Fucus vesiculosus* L. (formes littorale et sublittorale), *F. distichus* L. (1), *Fucus serratus* L., *Pelvetia canaliculata* L. et

(1) Cette espèce étant très variable, beaucoup d'auteurs la réunissent à *F. inflatus*. Cependant, *F. distichus* et *F. inflatus* des bords de la Mer Blanche diffèrent sensiblement par leurs caractères morphologiques et écologiques (Kouznetsov, 1960).

Ascophyllum nodosum L., ainsi que *F. inflatus* L., *Enteromorpha compressa* L. et *Porphyra* sp. des bords de la Mer de Barentz. *F. vesiculosus* et *F. serratus*, ainsi que *F. distichus* du sublittoral, ont été ramassés dans l'eau, à basse mer ; *P. canaliculata* et *F. filiformis*, dans des cuvettes marines situées à des niveau assez élevés. Les autres espèces ont été cueillies sur des rochers du bord.

Pour déterminer la résistance des Algues aux hautes températures, on découpaient dans le thalle des fragments de 7×10 mm, puis, pour atténuer l'action exercée par un brusque changement de température, on les plaçait pendant une demi-heure dans de l'eau de mer maintenue à 18-20° ; ensuite, on réchauffait certains fragments pendant quelques minutes dans une série de thermostats dont la température différait de 0,4° ($\pm 0,1^\circ$) puis, on les plaçait de nouveau, pendant quelques minutes, dans de l'eau de mer maintenue à 18-20°.

On déterminait l'état des cellules des Algues par la coloration vitale au néométhylène bleu N. Ce colorant a été employé pour la première fois par Krasilnikova (1950), au cours d'une étude de la coloration vitale des cellules animales. Le néométhylène bleu N est un colorant très favorable pour les tissus des Algues marines, en raison de sa faible toxicité et de sa haute solubilité dans l'eau de mer. La durée de la coloration était de 5 minutes ; ensuite, on lavait les échantillons à l'eau de mer (pendant 10 à 20 minutes) puis on les observait au microscope avec un objectif à immersion d'eau 70× et un oculaire 7× (Lutova et Feldmann, 1960 ; Feldmann, Zavadskaja et Lutova, 1963).

Dans les cellules vivantes du méristoderme des Fucacées, le néométhylène bleu N colore en bleu-vert les physodes, système vacuolaire spécial contenant des substances tannoïdes (Chadefaud, 1929 a et b ; Fritsch, 1945). Le colorant fait ressortir, non seulement les physodes, mais aussi les membranes cellulaires et des petits granules. Sous l'action d'une altération, les physodes et les granules perdent la faculté de se colorer. Dans les cellules altérées, surtout chez *Fucus serratus*, le colorant est souvent absorbé par les noyaux. En même temps, on peut voir distinctement une coagulation du cytoplasme. La résistance thermique des Fucacées est éventuellement caractérisée par la température maximum qui, agissant pendant cinq minutes, ne laisse pas plus de 10 cellules à physodes colorés sur les deux faces de l'échantillon.

Dans les cellules d'*Enteromorpha compressa* et de *Porphyra* sp., le néométhylène bleu N colore d'abord la vacuole de façon diffuse, puis forme ensuite des granules. Parfois, les membranes cellulaires se colorent aussi. A la suite d'un traumatisme, la vacuole perd la faculté de se colorer et, par contre, ce sont les noyaux (*Enteromorpha compressa*) ou les chromatophores (*Porphyra* sp.) qui se colorent. La résistance thermique de *Enteromorpha compressa* et de *Porphyra* sp. se caractérise par la température maximum à laquelle 10 cellules au moins présentent une distribution normale du colorant.

La durée du chauffage présente un intérêt particulier. Au cours de nos expériences, cette durée était courte, 5 minutes, généralement. La résistance des cellules à un chauffage de courte durée agissant à un niveau de température élevé est caractéristique de la solidité des molécules de protéines, car la mort des cellules après échauffement est le résultat d'une dénaturation des protéines par la chaleur

(Lepeschkin, 1923 ; Nassonov et Alexandrov, 1940 ; Alexandrov, 1956 ; Ouchakov, 1956 ; Ouchakov et Gasteeva, 1953 ; Ouchakov et Glouchan-kova, 1961, etc.). Cette méthode fait ressortir une des composantes qui déterminent la sensibilité thermique de la cellule. Quand l'action thermique traumatisante est moins intense et de plus longue durée, le niveau de leur thermostabilité n'est pas seulement établi par la solidité des molécules protéiques mais surtout par la capacité de réparation des cellules et la possibilité d'augmentation de leur sensibilité. La connaissance de chacune de ces composantes présente un intérêt spécial pour la cytoécologie. Aussi, ne pouvons-nous partager l'opinion de Biebl (1962), d'après laquelle des conclusions cytoécologiques exactes ne peuvent être avancées que si la durée de l'action thermique choisie au cours de l'expérience est comparable à celle qui se produit dans les conditions naturelles.

Nous avons évalué la résistance des Algues aux basses températures par leur durée de survie dans des mélanges réfrigérants de $-30^\circ \pm 2^\circ$ ($\text{CaCl}_2 + \text{glace}$) ou de $-20^\circ \pm 1^\circ$ ($\text{NaCl} + \text{glace}$). Pour cela, on plaçait une éprouvette à bouchon de caoutchouc et contenant les échantillons découpés du thalle, dans un tube de Dewar contenant le mélange réfrigérant. Si la durée de l'expérience dépassait trois heures, la température s'élevait de 3 à 4°. Périodiquement, les éprouvettes étaient sorties du tube de Dewar et les échantillons colorés au néométhylène bleu N, après incubation préalable de 15 minutes dans l'eau de mer maintenue à 18-20°. La résistance des cellules aux basses températures se mesurait par la durée maxima de l'action thermique, ne laissant plus sur l'une des faces de l'échantillon que 10 cellules contenant des physodes colorés.

La stabilité des Algues était évaluée, non seulement par le caractère de la coloration vitale, mais aussi par la stabilité de la photosynthèse. Par l'emploi simultané des deux critères, on pouvait mettre en évidence l'état des différents constituants cellulaires.

L'intensité de la photosynthèse était mesurée à la fois par la méthode de Winkler et par la méthode radiométrique. La méthode de Winkler est basée sur le calcul de la quantité d'oxygène dissous dans l'eau. Pour exclure un manque possible de gaz carbonique, au cours des mesures de photosynthèse, on évaluait préalablement le poids maximum des fragments de thalle et la durée de l'éclairage correspondant. On mesurait toujours sur le même échantillon l'intensité de la photosynthèse et celle de la respiration. L'intensité des échanges gazeux s'exprimait en milligrammes d'oxygène par gramme de poids brut et par heure. La méthode radiométrique s'utilisait dans un courant d'air enrichi en C^{14}O_2 (Zalensky, Semikhatova et Voznesensky, 1955). On faisait passer le mélange gazeux contenant 1,0-0,3 p. 100 CO_2 et possédant une activité spécifique de 0,5 mC par litre de CO_2 , à travers une chambre hermétique, à une vitesse de 30-40 litres à l'heure. C'est par la quantité de C^{14} assimilé qu'on déterminait l'intensité de la photosynthèse. Cette intensité s'exprimait en mg de gaz carbonique par g de poids brut et par heure. A l'aide d'une formule due à Voznesensky (1955), on évaluait l'intensité de la photosynthèse en mg de gaz carbonique d'après la quantité d'impulsions produites. Dans toutes les expériences, la photosynthèse a été évaluée à la température de 20° et à un éclairage d'intensité 20-30 klx.

DONNÉES EXPÉRIMENTALES

Sur les rivages, les différentes espèces de *Fucus* sont, comme on le sait, réparties par zones. Au bord de la Mer Blanche, c'est *F. filiformis* qui pousse dans la zone supérieure. Puis vient *F. vesiculosus*, qui occupe une ceinture très large. La frontière inférieure de son aire de répartition se situe, pour les rivages de la Mer Blanche, dans la zone sublittorale. L'espèce *F. distichus* vit à un niveau plus bas que *F. vesiculosus*, mais la limite supérieure de l'aire de répartition de *F. distichus* étant plutôt instable, ces deux espèces forment assez souvent des touffes communes. De toutes les espèces de *Fucus*, c'est *F. serratus*, espèce qu'on ne rencontre pas sur le littoral de la Mer Blanche, qui occupe la zone la plus basse (Kouznetzov, 1956, 1960). Les conditions de température changent avec les différentes zones du même littoral et même du sublittoral. Mais, c'est surtout dans les horizons supérieurs du littoral, l'hiver comme l'été, que les variations de température se font le plus sentir. Dans le sublittoral, le régime thermique est bien plus stable.

Les tableaux 1 et 2 présentent les niveaux de résistance cellulaire aux hautes et basses températures pour quelques espèces de *Fucus*.

TABLEAU 1
Résistance cellulaire aux hautes températures
chez différentes Algues pendant les mois d'été (Mer Blanche)

ESPÈCE	Nombre d'expériences	Température maximale, au niveau de laquelle la coloration reste encore normale après 5 minutes d'échauffement
<i>Fucus filiformis</i>	8	43 ± 0,1
<i>Fucus vesiculosus</i> (du littoral)	33	42,5 ± 0,1
<i>Fucus distichus</i>	31	42,3 ± 0,1
<i>Fucus vesiculosus</i> (du sublittoral) ..	26	41,9 ± 0,1
<i>Fucus serratus</i>	24	40,7 ± 0,1

TABLEAU 2
Résistance cellulaire aux basses températures
chez différentes Algues pendant les mois d'été (Mer Blanche)

ESPÈCE	Nombre d'expériences	Températures auxquelles on évaluait la résistance aux basses températures	Temps de survie (en minutes)
<i>Fucus vesiculosus</i> (du littoral) ..	49	—	184 ± 9
<i>Fucus distichus</i>	10	— 30	288 ± 31
<i>Fucus vesiculosus</i> (du sublittoral)	47	— 20	33 ± 4
<i>Fucus serratus</i>	25	— 20	32 ± 3

En ce qui concerne la diminution de leur résistance thermique, les représentants du genre peuvent se classer de la manière suivante : *F. filiformis* > *F. vesiculosus* (littoral) = *F. distichus* > *F. vesiculosus* (sublittoral) > *F. serratus*. Ces Algues forment également une série analogue pour leur résistance aux basses températures : *F. vesiculosus* (littoral) = *F. distichus* > *F. vesiculosus* (sublittoral) = *F. serratus*.

Pour caractériser de façon plus complète la résistance thermique, on déterminait pour deux espèces différentes la durée de survie en fonction de l'échauffement. Les courbes caractéristiques de la résistance thermique sont représentées dans la figure 1. Les abscisses indiquent les températures, les ordonnées, la durée de la conservation de la coloration normale (échelle logarithmique). Les courbes divergent, car chez les espèces *F. vesiculosus* et *F. serratus*, les coefficients thermiques de la traumatisation par échauffement (Q_{10}) diffèrent

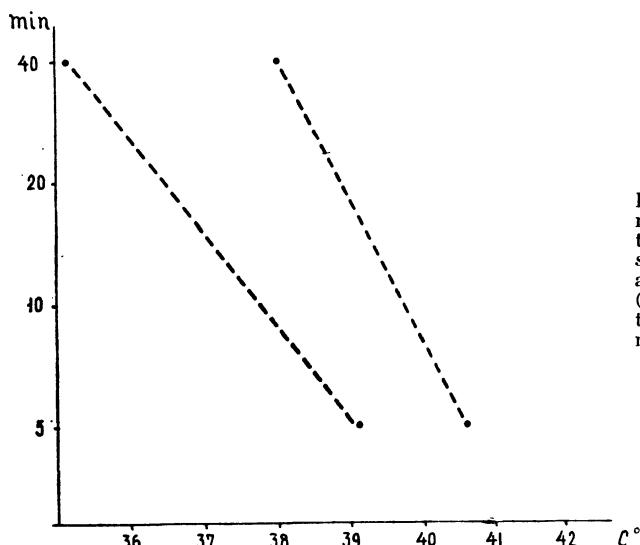


FIG. 1. — Courbes caractéristiques de la résistance thermique de *F. vesiculosus* et *F. serratus*. En abscisse : les températures (°C) ; en ordonnée : le temps de survie en minutes (échelle logarithmique).

sensiblement (1820 chez l'une et 180 chez l'autre). Une augmentation de la durée de l'action traumatisante entraîne sans doute, dans ces deux espèces, une différence encore plus marquée de leur sensibilité thermique cellulaire.

L'étude comparative de la sensibilité thermique a également été effectuée chez certaines Algues du genre *Fucus*, à l'aide d'une analyse de la résistance thermique de leur appareil photosynthétique. Le degré de dépression photosynthétique s'établissant chez ces Algues après un échauffement de 5 minutes à 38° permet de faire apparaître le même classement caractéristique de la résistance cellulaire : *Fucus vesiculosus* du littoral > *F. vesiculosus* du sublittoral > *F. serratus*, mis en évidence à l'aide de la coloration vitale (tableau 3). Un échauffement à 39° entraîne une suppression presque totale de la photosynthèse. La traumatisation présentée à ce niveau de température est tellement prononcée qu'elle ne peut laisser apparaître, chez les espèces étudiées, aucune différence caractéristique de la résistance cellulaire.

La résistance thermique des cellules de Fucacées est presque entièrement en accord avec leur répartition en ceintures. Les espèces des zones supérieures du littoral (*Fucus filiformis*, *F. vesiculosus* du littoral et *F. distichus*) présentent une plus forte résistance aux hautes et aux basses températures que *F. vesiculosus* et *F. serratus* qui vivent en zone sublittorale.

TABLEAU 3

Thermostabilité de la photosynthèse de différentes espèces de *Fucus* en été
(Mer Blanche)

ESPÈCES	Nombre d'expériences	Photosynthèse en mg de CO ₂ par gramme de poids brut			Niveau d'abaissement de la photosynthèse après 5 minutes d'échauffement (pourcentages)	
		Témoins	après échauffement		38°	39°
			38°	39°		
<i>Fucus vesiculosus</i> (du littoral) ...	30	7,7	3,8	0,7	50	91
<i>Fucus distichus</i>	9	6,9	—	0,7	—	90
<i>Fucus vesiculosus</i> (du sublittoral)	20	9,9	3,2	0,7	68	93
<i>Fucus serratus</i>	28	7,1	0,8	0,4	89	95

Il est spécialement intéressant de comparer la résistance thermique cellulaire d'une des formes littorales de *F. vesiculosus* et d'une variété de cette espèce à frondes larges et vivant en sublittoral. On a constaté que la résistance aux hautes et aux basses températures des formes littorales est supérieure à celle de la forme vivant en profondeur (comparer les tableaux 1, 2 et 3). Le degré différent de stabilité cellulaire de ces deux formes est-il héréditaire fixé, ou bien survient-il au cours de la vie individuelle ? C'est un problème qui reste encore à résoudre.

VARIATIONS SAISONNIÈRES DE LA RÉSISTANCE THERMIQUE DES ALGUES

La résistance thermique des Algues varie avec les saisons. Au mois de février et au début de mai, la résistance cellulaire de *Fucus vesiculosus*, *F. distichus*, *F. serratus* et *Ascophyllum nodosum* était plus basse qu'au mois d'août (tableau 4). C'est surtout chez *A. nodosum* que les variations saisonnières de la résistance thermique sont les plus marquées.

La résistance cellulaire des Algues aux basses températures varie en sens inverse. Ainsi, les cellules de *Fucus vesiculosus* et *Ascophyllum nodosum* présentent une résistance aux basses températures plus marquée l'hiver que l'été (tableau 5). Cette différence de stabilité cellulaire aux basses températures l'hiver et l'été n'a cependant pas été mise en évidence chez *Fucus serratus*. On peut supposer que la

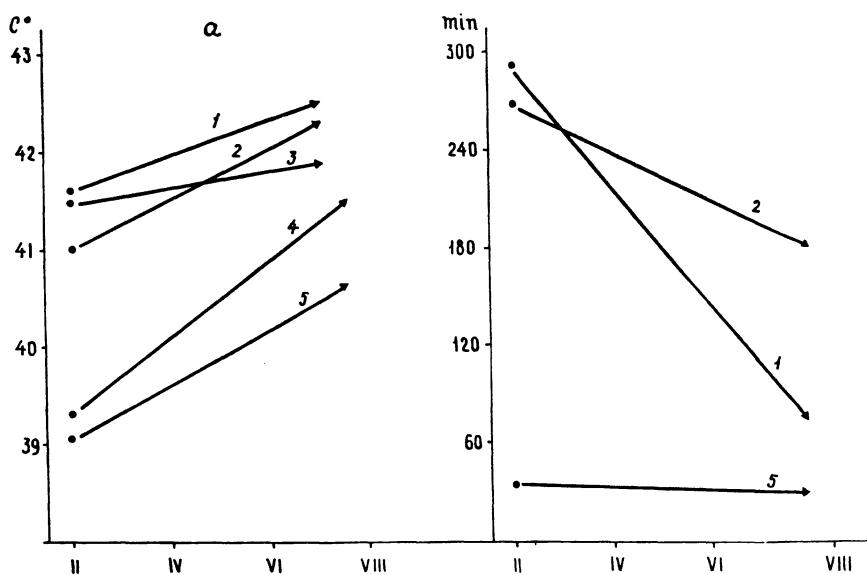


FIG. 2. — Changements saisonniers de la résistance aux hautes températures (a) et aux basses températures (b) chez les Pheophyceae.

Les abscisses indiquent les mois ; les ordonnées, à gauche la résistance thermique aux hautes températures ($^{\circ}\text{C}$), à droite la résistance aux basses températures (temps de survie en minutes indiqué dans le tableau 5).

1. - *A. nodosum*. — 2. - *Fucus vesiculosus* (du littoral). — 3. - *F. distichus*. — 4. - *F. vesiculosus* (du sublittoral). — 5. - *F. serratus*.

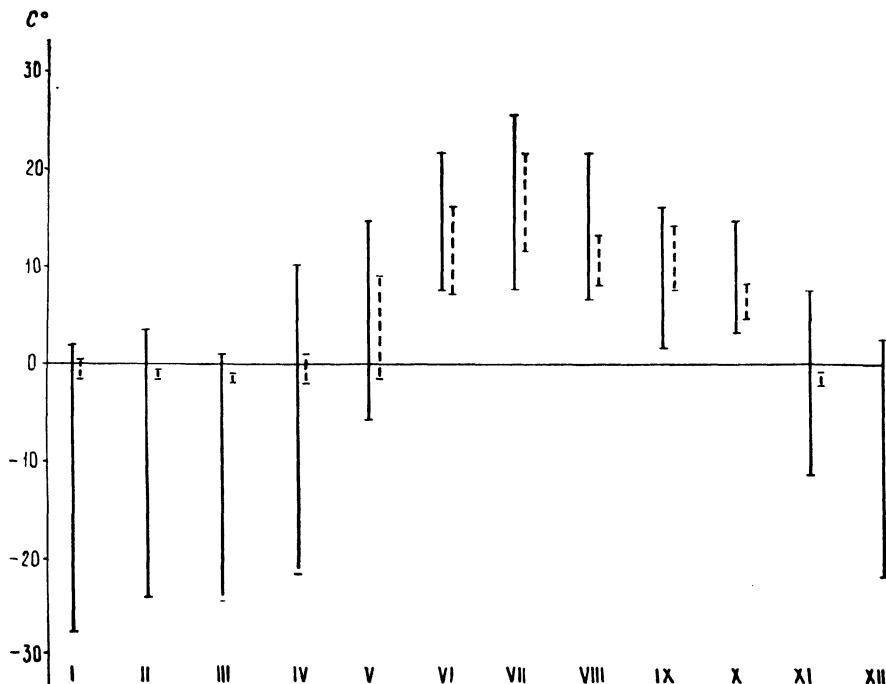


FIG. 3. — Températures maximale et minimale (moyenne du mois) de l'air (—) et de l'eau (....) dans le golfe de Tchoupa de la mer Blanche (années 1961-1962).

température choisie provoquait chez cette espèce une altération trop prononcée des cellules et ainsi, ne laissait pas apparaître les variations possibles de la stabilité cellulaire.

TABLEAU 4
Changements saisonniers de la résistance aux hautes températures
chez différentes Fucoïdes (Mer Blanche) (1)

ESPÈCE	Février	Mai	Août	Différence du niveau de la thermo-stabilité en été et en hiver	α
<i>Fucus vesiculosus</i> (du littoral)	$41,6 \pm 0,1$	$41,4 \pm 0,1$	$42,5 \pm 0,1$	+ 0,9	0,999
<i>Fucus distichus</i>	$41,0 \pm 0,2$	$40,3 \pm 0,1$	$42,3 \pm 0,1$	+ 1,3	0,999
<i>Fucus serratus</i>	$39,1 \pm 0,1$	$38,9 \pm 0,1$	$40,7 \pm 0,1$	+ 1,6	0,999
<i>Ascophyllum nodosum</i>	$39,3 \pm 0,1$	$38,8 \pm 0,2$	$41,5 \pm 0,1$	+ 2,2	0,999

(1) La valeur de la résistance thermique représente la moyenne de 30 mesures.

TABLEAU 5
Changements saisonniers de la résistance aux basses températures
de différents Fucoïdes (Mer Blanche) (1)

ESPÈCE	Niveau de température au cours de l'expérience	Temps de survie en minutes		Différence du niveau de résistance aux basses températures en hiver et en été	α
		Février	Août		
<i>Fucus vesiculosus</i>	— 28	268 ± 12	184 ± 9	84	0,999
<i>Ascophyllum nodosum</i> ..	— 30	293 ± 14	79 ± 10	214	0,999
<i>Fucus serratus</i>	— 21	36 ± 5	32 ± 3	4	0,758

(1) La valeur de la résistance thermique représente la moyenne de 40 mesures.

La sensibilité thermique des Algues varie, au cours de l'année, avec les changements de la température de l'eau et de l'air (fig. 2 et 3).

THERMOSTABILITÉ CELLULAIRE DES ALGUES SOUMISES A UNE ACTION THERMIQUE DE COURTE DURÉE

Pour étudier les changements possibles de la thermostabilité des Algues littorales soumises à des actions thermiques de courte durée, on les faisait incuber à diverses températures, après les avoir ramassées à marée basse et placées dans l'eau de mer. On déterminait ensuite, périodiquement, le taux de leur résistance aux hautes et aux basses températures.

Si on soumet, l'été, *Fucus inflatus* à l'action de températures différentes, au bout de vingt heures d'incubation à 15°, on peut déjà voir apparaître chez cette Algue, une augmentation statistiquement

TABLEAU 6

Résistance thermique cellulaire d'Algues incubées pendant 24 heures
à différentes températures (Mer de Barentz)

ESPÈCE	Température d'incubation (en degrés centigrades)	Nombre d'expériences	Température maximale pour laquelle la coloration reste encore normale après 5 minutes d'échauffement
<i>Fucus inflatus</i>	10	18	40,5 ± 0,2
	15	9	41,0 ± 0,1
	20	15	41,3 ± 0,2
	26	5	42,4 ± 0,2
	32	15	40,1 ± 0,2
<i>Enteromorpha compressa</i>	10	7	43,4 ± 0,5
	13	5	45,4 ± 0,2
	15	5	46,8 ± 0,4
	19	6	47,2 ± 0,5
<i>Porphyra</i> sp.	10	33	33,3 ± 0,4
	13	7	34,6 ± 0,4
	15	19	36,1 ± 0,3
	19	17	37,1 ± 0,3
	23	11	37,2 ± 0,6

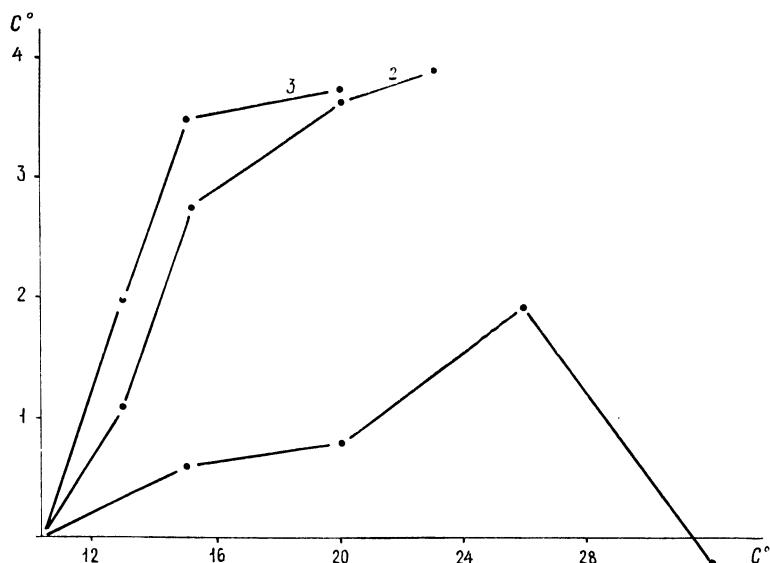


FIG. 4. — Influence de la température d'incubation sur la résistance thermique des cellules de *Fucus inflatus* (1) *Porphyra* sp. (2) et *Enteromorpha compressa* (3). Les abscisses indiquent les températures d'incubation (en °C) ; les ordonnées la résistance thermique (en °C) par rapport aux témoins.

significative de la stabilité cellulaire par rapport à celle des frondes qui sont maintenues à 10° (tableau 6, fig. 4). Si les températures d'incubation continuent à augmenter, la résistance thermique de l'Algue s'élève et atteint un maximum pour une incubation à 26°. Une incubation de 24 heures à 32° provoque une sensible altération des cellules. Sur 15 plantes étudiées, 9 ont été tuées et celles qui sont restées vivantes présentent une sensible diminution de résistance thermique. Des expériences au cours desquelles on prolongeait sensiblement le temps d'incubation ont montré que la résistance thermique de *F. inflatus* une fois augmentée après 24 heures d'échauffement à 15° reste stationnaire, même si la durée d'échauffement atteint 168 heures; chez les Algues incubées à 20°, la résistance thermique augmente pendant 72 heures, puis reste au même niveau (tableau 7).

Des résultats analogues ont été obtenus chez *Enteromorpha compressa* et *Porphyra* sp. (tableau 6, fig. 4, courbes 2 et 3), soumises pendant 24 heures à l'action de températures variées. Les plantes incubées à 10° ne présentaient aucun changement de résistance ther-

TABLEAU 7

Influence de la durée d'une incubation préalable à différentes températures par rapport à la résistance aux hautes températures des cellules de *Fucus inflatus* (Mer de Barentz)

Température d'incubation (en degrés centigrades)	Résistances aux hautes températures (en degrés centigrades) au bout d'un nombre d'heures variable		
	24 h	72 h	168 h
10	40,5 ± 0,2	40,9 ± 0,2	40,9 ± 0,3
15	41,0 ± 0,1	41,3 ± 0,6	41,2 ± 0,2
20	41,3 ± 0,2	42,3 ± 0,2	42,3 ± 0,2

mique, tandis qu'une augmentation statistiquement significative apparaissait chez les plantes maintenues à 13°. Une incubation à une température plus élevée provoquait chez ces Algues, comme chez *Fucus inflatus*, une augmentation encore plus sensible de leur résistance thermique. Au cours de nos expériences, l'augmentation maxima de la résistance thermique était de 2° chez *Fucus inflatus* et de 4° chez *Enteromorpha compressa* et *Porphyra* sp.

La vitesse du changement de la résistance thermique chez *Porphyra* sp. est d'autant plus grande que la température d'incubation de ces Algues est plus élevée. Des expériences correspondantes sont représentées sur la figure 5. Chaque point figure une moyenne de 7 à 10 analyses effectuées sur des thalles différents. Les Algues incubées à 13-15° présentent une augmentation de résistance thermique statistiquement significative si la durée de l'incubation est de 24 heures. Pour des spécimens incubés à 19°, cette augmentation apparaît déjà au bout de 5 heures. Chez celles qui sont soumises à 24 et 30°, elle apparaît après une heure. Si l'on prolonge l'incubation de *Porphyra* sp. à 13 et 15°, sa résistance aux hautes températures n'augmente presque plus. L'action prolongée de températures encore plus élevées (19, 24 et 30°) provoque une diminution progressive de la résistance thermique.

Cette diminution est d'autant plus nette que la température est plus élevée.

Il n'a pas été possible de faire, chez des échantillons fertiles de *Porphyra* sp., l'analyse de l'influence de la température d'incubation sur la thermostabilité cellulaire, car les cellules de ces plantes étant trop sensibles, ne peuvent subsister dans les conditions expérimentales.

Dans une série d'expériences faites sur *Fucus vesiculosus*, *F. serratus* et *Ascophyllum nodosum* des bords de la Mer Blanche, nous avons étudié l'influence de la température d'incubation pendant 24 heures sur la thermostabilité de ces Algues pendant l'hiver et l'été. La résistance cellulaire aux hautes températures de plantes incubées en hiver à 16-20° augmente par rapport à celle de plantes

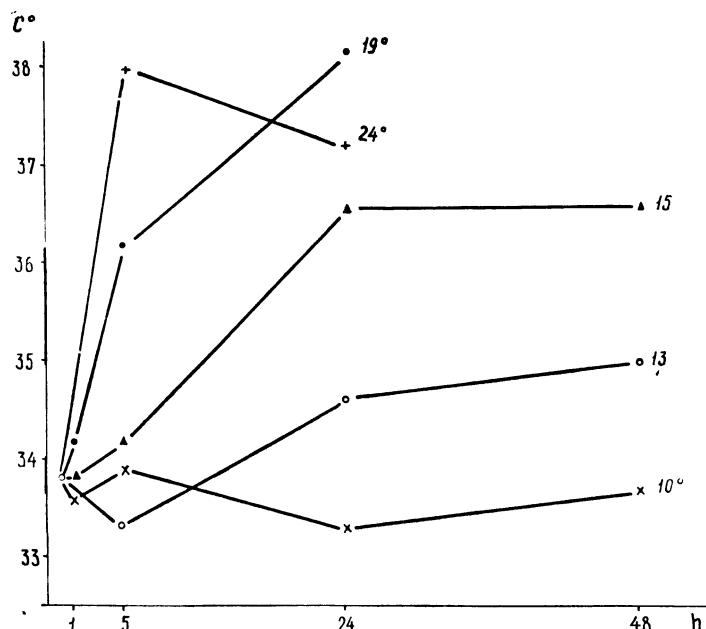


FIG. 5. — Changements de la résistance aux hautes températures des cellules de *Porphyra* sp. en fonction du temps d'incubation à différentes températures.

témoins placées pendant la même durée à une température proche de celle de la mer — c'est-à-dire au voisinage de 0° (tableau 8). La résistance aux basses températures de plantes « chaudes » diminuait à peu près de deux fois (tableau 9). Par contre, la résistance aux hautes températures d'Algues ramassées en période chaude et exposées ensuite à de basses températures (voisines de 0°) s'abaisse par rapport à celle d'Algues vivant à 16-20° (tableau 8). Il faut remarquer que la résistance thermique d'Algues soumises l'hiver à un régime chaud, n'atteint jamais son niveau caractéristique d'été. De même, chez les Algues d'été soumises à un régime froid, la résistance thermique ne s'abaisse jamais jusqu'au niveau caractéristique de l'hiver. Cela tient peut-être à ce que l'action thermique a été de trop courte durée.

Ainsi, une élévation de la température ambiante provoque chez

TABLEAU 8
Résistance thermique d'Algues incubées pendant 24 heures
à hautes et basses températures (Mer Blanche)

ESPÈCE	Mois au cours duquel on effectuait l'expérience	Températures d'incubation (en degrés centigrades)		Température maximale au cours de laquelle la coloration reste encore normale après 5 minutes d'échauffement	Différence présentée par la résistance thermique des Algues "chaudes" et "froides"	α
		1 ^{re} ligne : "chaudes"	2 ^e ligne : "froides"			
<i>Ascophyllum nodosum</i>	février	23,0 0,2		40,3 \pm 0,1 39,5 \pm 0,1	0,8	0,998
	août	20,0 2,5		41,4 \pm 0,1 40,8 \pm 0,1	0,6	0,999
<i>Fucus vesiculosus</i>	février	22,0 0,6		42,5 \pm 0,1 41,9 \pm 0,2	0,6	0,998
	août	16,0 3,5		43,1 \pm 0,1 42,3 \pm 0,1	0,8	0,999
<i>Fucus serratus</i>	février	16,5 0,8		40,3 \pm 0,1 39,1 \pm 0,1	1,2	0,999

TABLEAU 9
Résistance aux basses températures d'Algues incubées pendant 24 heures
à hautes et basses températures (1)

ESPÈCE	Nombre d'expé- riences	Température à laquelle on évaluait le niveau de résistance aux basses températures	Temps de survie (en minutes)		$M_1 - M_3$	α
			Algues "chaudes" M_1	Algues "froides" M_2		
<i>Ascophyllum nodosum</i>	39	— 30	154 \pm 21	375 \pm 10	— 216	0,997
<i>Fucus vesiculosus</i> ...	30	— 29	277 \pm 22	341 \pm 21	— 64	0,999
<i>Fucus serratus</i>	8	— 20	26 \pm 7	56 \pm 19	— 30	0,897

(1) Les expériences ont été effectuées au mois de février.

les 6 espèces d'Algues étudiées, une augmentation de la résistance cellulaire aux températures élevées et, en même temps, une diminution de résistance cellulaire aux basses températures. Un abaissement de température entraîne une diminution de la résistance des cellules à l'échauffement. L'équilibre de résistance cellulaire s'établit assez vite et peut être maintenu longtemps.

Des changements analogues apparaissent chez les Algues, dans les conditions naturelles, sous l'action de changements de température de courte durée. C'est ainsi que la résistance thermique des cellules de *F. vesiculosus* récolté au cours d'une journée très chaude, dans une cuvette marine dont la température atteignait 26° était supérieure

de 0,7° à celle de plantes ramassées en mer ouverte et dont la température était de 14°. La résistance thermique des cellules de *Pelvetia canaliculata* des horizons supérieurs du littoral atteignant 43°9, à la fin de la marée basse d'une très chaude journée, n'atteignait que 43°3 pour des exemplaires venant d'émerger, au début de la marée basse.

On peut ainsi supposer que les Algues vivant dans des conditions naturelles peuvent subir, sous l'action de changements thermiques assez brusques et de courte durée, des variations adaptatives de la thermostabilité cellulaire.

RÉSISTANCE THERMIQUE DE LA PROOTOSYNTHÈSE DES ALGUES EN FONCTION DE LA TEMPÉRATURE D'INCUBATION.

L'adaptation thermique des Algues aux variations de température a été étudiée, non seulement par la méthode de coloration vitale, mais aussi à l'aide de l'analyse de la photosynthèse qui est l'un des indices les plus sensibles de la vitalité de la plante. Les conditions d'incubation étaient les mêmes que dans les expériences citées plus haut. L'intensité de la photosynthèse était mesurée, toujours à 20°, chez des plantes soumises préalablement pendant 24 heures à l'action de températures différentes. On peut voir que la vitesse de la photosynthèse reste la même pour des Algues incubées dans des limites de 10 à 29° (fig. 6, courbe 1). Une incubation à 32° provoque un abaissement très sensible de l'intensité de la photosynthèse : dans ce cas, il se produit, sous l'action de la lumière, une absorption d'oxygène.

Des Algues, soumises à des températures différentes (10 à 32°), présentent une même intensité respiratoire (fig. 6, courbe 3). La respiration du *Fucus* ne change pas si on le soumet à une température de 32° qui provoque des troubles profonds dans la photosynthèse. Les résultats de ces observations indiquent que la photosynthèse est une fonction bien plus sensible que la respiration, ce qui concorde avec les données bibliographiques. Les premières recherches sur ce sujet sont indiquées dans le mémoire de Schützenberger et Quinquand (1873). Plus tard, le fait a été de nouveau mis en évidence par les travaux de toute une série d'auteurs (Alexandrov, 1955 ; Montfort, Ried et Ried, 1955, 1957, etc.).

Pour analyser la stabilité de l'appareil photosynthétique d'Algues incubées à diverses températures, on déterminait l'intensité de la photosynthèse après les avoir soumises pendant 5 minutes à un sensible réchauffement (41°). Un tel réchauffement entraîne une baisse de la photosynthèse. La diminution d'intensité était d'autant plus grande que la température d'incubation préalable était plus basse (fig. 6, courbe 2). Après incubation à 20°, les Algues présentaient une élévation statistiquement significative du niveau de stabilité de leur appareil photosynthétique. Pour le *Fucus* incubé à 29°, ce niveau est tellement élevé que, même un échauffement à 41°, n'entraîne presqu'aucun abaissement de l'intensité photosynthétique.

Ainsi, comme on le voit, l'intensité de la photosynthèse ne varie pas chez des *Fucus* incubés entre 10 et 20°. Cependant, la stabilité

de la photosynthèse par rapport à l'échauffement augmente en fonction de l'élévation de la température d'incubation.

Des mesures de l'intensité respiratoire du *Fucus* après chauffage à 41° (fig. 6, courbe 4) montrent qu'une altération par échauffement après incubation préalable à des températures assez basses (10 et 15°) provoque une augmentation statistiquement significative de l'intensité respiratoire. La stimulation de la respiration sous l'influence des hautes températures a été mise en évidence à maintes reprises (Semi-khatova, 1953, 1956 ; Rosenstock, 1955, etc.). Il est probable que cette

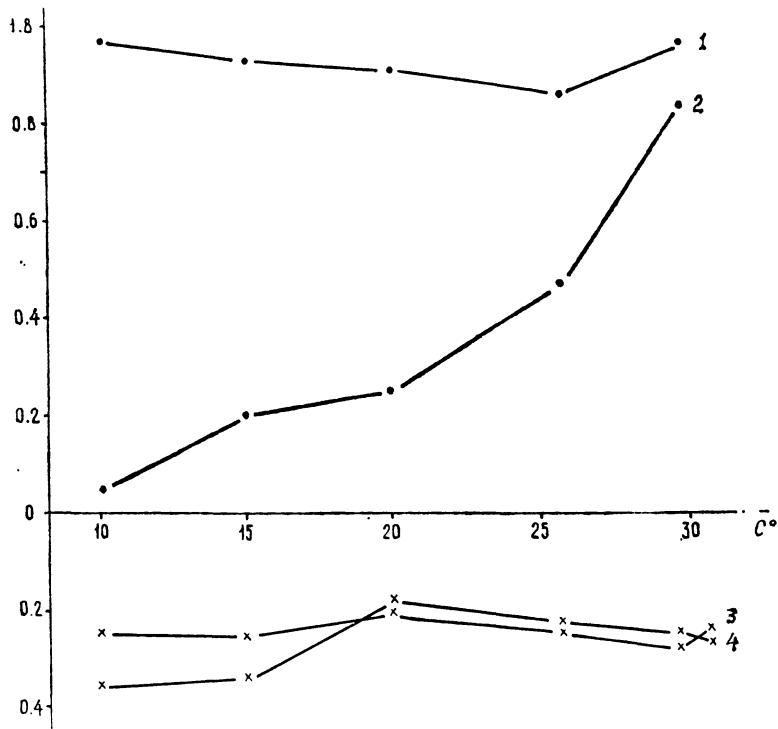


FIG. 6. — Influence de la température d'incubation sur la photosynthèse et la respiration de *Fucus inflatus*.

augmentation a pour cause un déséquilibre (« uncoupling ») de la phosphorylation oxydative et peut sans doute être caractéristique de l'altération (Zolkevitch, 1961 ; Molotkovsky, 1961). Il est alors possible que la respiration d'Algues vivant à des températures plus élevées soit plus stable. Des expériences spéciales sont nécessaires pour résoudre ce problème.

DISCUSSION.

Les résultats de nos recherches permettent de formuler quelques conclusions sur la possibilité de variations du niveau de la sensibilité thermique des Algues. Si l'action thermique est longue, la résistance

aux hautes et aux basses températures varie parallèlement aux changements de la température ambiante. Les variations saisonnières de la thermostabilité en sont la preuve. Ainsi, la résistance aux hautes températures de cellules de *Fucus vesiculosus*, *Fucus distichus*, *Fucus serratus* et *Ascophyllum nodosum* est plus faible l'hiver que l'été et, par contre, la résistance aux basses températures des cellules de *Fucus vesiculosus* et *Ascophyllum nodosum* est beaucoup plus élevée pendant les mois d'hiver qu'en été. Des résultats analogues ont été obtenus par Parker (1961) au cours de l'étude de changements saisonniers de la résistance aux basses températures chez *Fucus vesiculosus*. L'Algue d'eau douce, *Peridinium bipes*, présente également une aug-

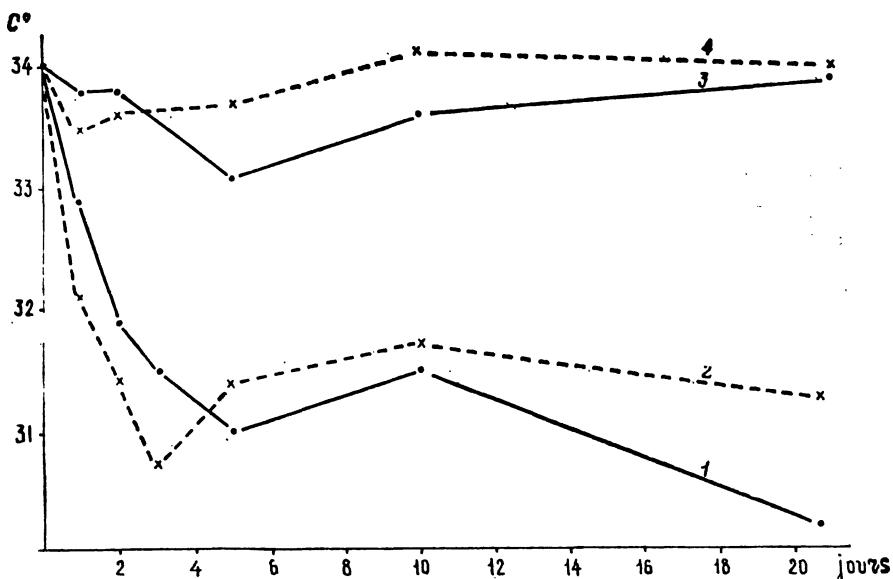


FIG. 7. — Influence d'une incubation à basse température sur la résistance thermique de *Chlamydomonas eugametos*
(d'après Louknitzkaja, 1963)

1. Résistance aux hautes températures d'Algues incubées à 2-3°.
2. Résistance aux hautes températures d'Algues incubées à 5-6°.
- 3 et 4. Résistance aux hautes températures d'Algues incubées à 18-20°.
(3. : témoin de 1 ; 4. : témoin de 2.)

mentation de résistance aux hautes températures en fonction de l'élévation de la température de l'eau de l'étang dans lequel elle vit (Louknitskaja, 1963).

La thermostabilité cellulaire suit les changements de température, même si la durée de l'action est courte. La résistance aux hautes températures des cellules d'*Ascophyllum nodosum*, *Fucus vesiculosus* et *F. serratus* s'abaisse si on les fait passer, en cours d'expérience, d'un niveau thermique élevé à un niveau plus bas. Si, par contre, on transporte *Ascophyllum nodosum* et *Fucus vesiculosus*, d'un niveau de température plus bas à un niveau plus élevé, on peut voir s'abaisser leur résistance aux basses températures et, du même coup, augmenter leur résistance aux températures élevées. La résistance thermique cellulaire des Algues augmente d'autant plus que la température

d'incubation est plus élevée. Nous avons analysé ce phénomène par coloration vitale des cellules et par l'étude du niveau de stabilité de leur appareil photosynthétique. Les changements de niveau de la résistance thermique au cours d'expériences de laboratoire étaient sensiblement moins prononcés que ceux qui s'observent au cours des saisons. Cela tient probablement à ce que l'action thermique saisonnière est de plus longue durée.

Des résultats très voisins ont été obtenus par Louknitzkaja (1963). Des Algues, incubées d'abord à 20° puis transportées à un niveau thermique sensiblement plus bas (2 à 3°, 5 à 6°, 9 à 10°) présentent déjà au bout de 24 heures une diminution assez sensible de résistance thermique cellulaire (fig. 7, 8). La résistance thermique des Algues

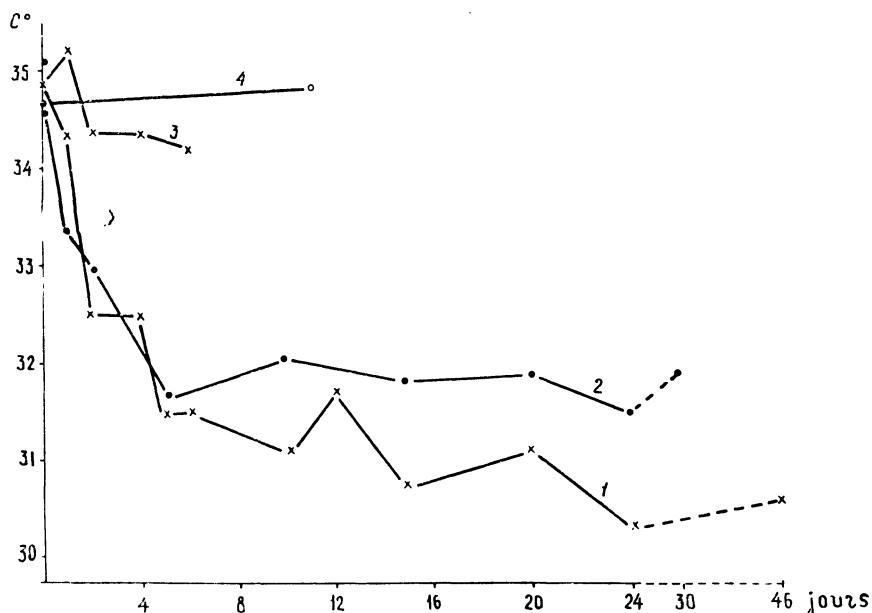


FIG. 3. — Influence de l'incubation à basses températures sur la résistance thermique de *Peridinium bipes*
(d'après Louknitzkaja, 1963).
(Les indications sont les mêmes que sur la fig. 7.)

décroissait en fonction de l'abaissement de la température ambiante. Mais, incubées de nouveau à 17-20°, elles présentaient au bout de peu de temps, une augmentation de la résistance thermique cellulaire (fig. 9).

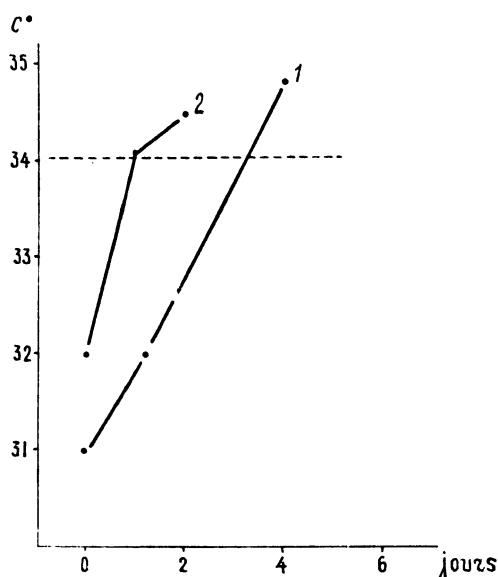
Une élévation de température de courte durée entraîne des variations réactives de sensibilité thermique cellulaire, même chez des Algues vivant dans des conditions naturelles. Ainsi, la résistance thermique cellulaire de deux espèces, *Fucus vesiculosus* et *Pelvetia canaliculata* de cuvettes marines, augmente au cours de très chaudes journées, de 0°,6 à 0°,7.

Les différentes espèces d'Algues ne réagissent pas de même. D'après les données bibliographiques (Ehrke, 1931 ; Lampe, 1935 ;

Montfort, 1935 ; Tichovskaja, 1940), la capacité d'adaptation de la photosynthèse aux variations thermiques est moindre chez des formes de profondeur que chez celles qui vivent en surface. Les Algues rouges d'eau profonde de la Baltique, soumises expérimentalement à l'action de températures variées, ne montrent que des changements minimes de résistance thermique cellulaire (Schwenke, 1959).

D'après nos propres observations, les Algues littorales sont plus labiles. Cependant, celles-ci même ne présentent pas toutes la même capacité de changements de réactions. C'est *Ascophyllum nodosum* qui, parmi les Fucacées présente dans la nature ainsi qu'au laboratoire, les changements les plus marqués de résistance cellulaire aux hautes et aux basses températures. En accord avec ce fait, on peut noter que de toutes les espèces de Fcales, *Ascophyllum nodosum* est celle qui supporte le mieux des variations assez sensibles des facteurs abio-

FIG. 9. — *Peridinium bipes*. Vitesse de changement de la résistance thermique des Algues incubées 25 jours à 2-3° (1), 20 jours à 5-6° (2) (d'après Louknitzkaja, 1963).



tiques. On le rencontre au bord de la Mer Blanche dans des conditions de vie tout à fait variables (Kouznetzov, 1956, 1960).

Pourtant, nos résultats ne concordent pas avec ceux de Montfort, Ried et Ried (1957). Ces auteurs ont étudié l'adaptation thermique des Algues par l'analyse de la thermostabilité de la photosynthèse. D'après leurs résultats, la plupart des Algues ne présentent aucune variation saisonnière de la stabilité de la photosynthèse. De même, la résistance aux hautes températures de la photosynthèse chez des Algues vivant à différentes profondeurs, ne varierait pas. Ces auteurs en ont conclu que, chez la plupart des espèces, le niveau de thermostabilité est héréditaire fixé et ne peut présenter de variations adaptatives. Cependant, pour éviter le « choc thermique » pouvant se produire au cours du transport du niveau thermique d'incubation à celui de l'expérience, ces auteurs faisaient incuber les Algues pendant une période assez prolongée (presqu'un mois) à la même température. La différence de niveau de la stabilité cellulaire apparaissant sous l'influence

de la température de l'habitat devait évidemment être annulée au cours de cette incubation. De telles expériences ne peuvent donc être utilisées pour l'analyse des variations de la thermostabilité en fonction des changements de la température, présentées par les Algues au cours de leur vie individuelle.

Notre analyse des résultats concernant le niveau de thermostabilité des Algues permet donc de conclure que celle-ci dépend sensiblement de la température de l'habitat. La résistance aux hautes et aux basses températures varie avec les différentes températures le long de toute l'échelle thermique — « accord » thermique (Alexandrov et Feldmann, 1958).

Il est très intéressant de comparer les Algues et les plantes supérieures en ce qui concerne la possibilité d'adaptation de leurs cellules. Les cellules des plantes supérieures qui ont terminé leur croissance ont un niveau très constant de thermostabilité. Celle-ci ne change que si les températures auxquelles sont soumises les cellules sont proches des températures traumatisantes. Ainsi analysée dans les limites de températures optimales, la résistance thermique cellulaire des plantes supérieures ne varie pas. Elle n'augmente sensiblement que sous l'action de températures superoptimales (« endurance » thermique).

L'« endurance » thermique a été étudiée en détail par Alexandrov et ses collaborateurs (Alexandrov, 1956, 1962; Lutova, 1958; Kiknadze, 1960 ; Lomagine, 1961 ; Kisluk, 1962 ; Zavadskaja, 1963). Elle est accompagnée d'une augmentation de stabilité cellulaire, non seulement par rapport au facteur thermique mais aussi à beaucoup d'autres facteurs dénaturants tels que la pression hydrostatique élevée, l'alcool éthylique, l'éther, l'acide acétique, le chlorure de Cadmium, etc. (Alexandrov et Feldmann, 1958 ; Lomagine, Antropova et Ilmete, 1963). On observe une croissance de résistance thermique au cours de forts surchauffements non seulement au laboratoire, mais aussi dans les conditions naturelles (Lange, 1959, 1962 ; Alexandrov et Jazkouleev, 1961 ; Chukhtina, 1962).

L'hiver, sous l'action de températures inférieures à 0°, les plantes supérieures présentent une augmentation de résistance, non seulement aux basses températures, mais aussi à toute une série d'autres facteurs d'altération tels que l'échauffement, etc. (Alexandrov, Lutova et Feldmann, 1959 ; Lange, 1961 ; Chukhtina, 1962). Chez les plantes supérieures, un abaissement de température provoque donc, contrairement à ce que l'on observe chez les Algues, un changement de thermostabilité qui n'est pas en accord avec les variations de la température ambiante.

Ainsi, le niveau de la résistance thermique des Algues étudiée dans les limites de températures physiologiques normales, est plus labile que celui des plantes supérieures. De plus, ces deux groupes diffèrent encore en ce que, chez les Algues, les variations de la stabilité thermique sont en accord avec les conditions thermiques du milieu.

On pourrait supposer que la différence entre le caractère de la thermostabilité des plantes supérieures et celui des Algues est due à la vie aquatique de ces dernières. Cependant, une étude sur la thermo-

stabilité des cellules des herbes marines (*Zostera marina* L. et *Z. nana* Roth) a montré que leur variation de stabilité cellulaire est conforme à celle des plantes supérieures terrestres (Feldmann, Lutova, 1961).

La résistance cellulaire aux hautes températures de Phanéro-games marines, ne change, au cours des expériences, que sous l'action de températures atteignant presqu'une intensité traumatisante. En même temps, on peut voir augmenter, chez ces plantes, la résistance cellulaire à l'alcool. Les variations saisonnières de la résistance thermique de ces herbes marines, ainsi que celle de beaucoup d'autres plantes supérieures, ne s'accordent pas avec les variations de la température ambiante. Leur résistance thermique est plus basse l'été que l'hiver. Cela montre, dans ce cas, que la vie aquatique n'est pas la cause de la réaction différente des Algues et des plantes supérieures.

Il est important de noter que différents groupes d'animaux présentent aussi une différence du niveau de leur stabilité cellulaire, avec les changements de la température ambiante (Alexandrov, Ouchakov et Poljansky, 1961). La résistance thermique des Protozoaires est très labile. Leur sensibilité varie facilement, même au cours de faibles changements de température (Poljansky, 1957, 1959 ; Soukhanova, 1959 ; Irlina, 1960). La résistance thermique des cellules de la plupart des animaux pluricellulaires est un des caractères constants de l'espèce et ne dépend pas de la température ambiante (Ouchakov, 1958, 1959 ; Ouchakov, Kousakina, 1960 et beaucoup d'autres).

Cependant, parmi quelques groupes d'Invertébrés (quelques Poly-chètes et Cténophores), on trouve des espèces dont la thermostabilité cellulaire n'est pas constante (Kamchilov, 1960 ; Gorodilov, 1961).

La thermostabilité cellulaire est donc sans doute en corrélation avec le niveau d'organisation et d'intégration physiologique de l'organisme.

Резюме.

1. Исследовалось влияние температуры среды на температурную чувствительность клеток морских водорослей. В качестве показателя функциональной стойкости использовался характер прижизненного окрашивания.

2. Температурная устойчивость клеток четырех видов фукусов различна и находится в соответствии с температурными условиями их жизни (*Fucus filiformis* > *F. vesiculosus*, литоральная форма > *F. distichus* > *F. vesiculosus*, сублиторальная форма > *F. serratus*). Виды, растущие в верхних зонах литорали имеют более высокую тепло- и холдоустойчивость, чем виды растущие в нижних зонах литорали и в сублиторали.

3. Температурная чувствительность водорослей изменяется по сезонам. Летом повышается устойчивость к высоким температурам и снижается устойчивость к низким. Зимой происходит обратное: увеличивается холдоустойчивость и падает теплоустойчивость.

4. При краткосрочных температурных воздействиях в экспериментальных условиях также происходят изменения температурной устойчивости адекватные сдвигам температуры содержания.

5. Приспособительный сдвиг теплоустойчивости при краткосрочных изменениях температуры происходит в некоторых случаях и в природных условиях.

Summary

1—The article deals with the effects of changes in ambient temperature on the cellular thermoresistance of marine algae. The nature of vital staining and the thermoresistance of photosynthesis were taken as the criteria of the cell vitality.

2—Cellular thermoresistance in the four species of *Fucus* has been found to be different (*Fucus filiformis*, > *F. vesiculosus*, littoral form, > *F. distichus*, > *F. vesiculosus*, sublittoral form, > *F. serratus*). It follows their surrounding temperature conditions. The species growing in the upper littoral zones have higher heat and cold resistance than those growing in lower littoral and sublittoral zones.

3—Thermoresistance of algae undergoes seasonal changes. In summer, heat resistance rises and cold resistance falls, while in winter, on the contrary, cold resistance increases and heat resistance decreases.

4—Under experimental conditions, cellular heat and cold resistance change after a short exposure to different temperatures. The shift in thermoresistance varies with changes in incubation temperature.

5—Adaptability changes of heat resistance after a short heating also occur under natural conditions.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ALEXANDROV, V.J., 1955. — Evaluation cytophysiologique de différentes méthodes de détermination de la vitalité des cellules végétales. *Trav. Inst. Bot. Ac. Sc. URSS*, sér. 4, pp. 308-355 (en russe).
- ALEXANDROV, V.J., 1956. — Analyse cytophysiologique de la thermostabilité des cellules des plantes et quelques problèmes cytoécologiques. *Journ. Bot.* (Moscou), 41, pp. 939-961 (en russe).
- ALEXANDROV, V.J., 1963. — Etudes cytophysiologiques et cytoécologiques de la stabilité des cellules des plantes par rapport aux hautes et basses températures. *Trav. Inst. Bot. Ac. Sc. de l'URSS*, sér. 4 (en russe).
- ALEXANDROV, V.J. et FELDMANN, N.L., 1958. — Augmentation de la résistance cellulaire sous l'action des hautes températures. *Journ. Bot.* (Moscou), 43, pp. 194-213 (en russe).
- ALEXANDROV, V.J. et JAZKOULEV, A., 1961. — Augmentation de la résistance thermique des cellules des plantes dans les conditions naturelles. *Cytologie* (U.R.S.S.), 3, pp. 74-79 (en russe).
- ALEXANDROV, V.J., LUTOVA, M.J. et FELDMANN, N.L., 1959. — Changements saisonniers de la stabilité des cellules des plantes par rapport à différents agents altérants. *Cytologie* (U.R.S.S.), 1, pp. 672-691 (en russe).
- ALEXANDROV, V.J., 1962. — Die Bedeutung der Denaturationstheorie (Eiweissstheorie) der Verletzung und Erregung für die Untersuchung der Zelladaptation an die Wirkung von Verletzungssagienzen. Struktur und biologische Funktion der Eiweise. 3 *Humboldt-Symposium*. Berlin 1960, pp. 259-266.
- ALEXANDROV, V.J., OUCHAKOV, B.P. et POLJANSKY, G.I., 1961. — La mort thermique des cellules par rapport au problème de l'adaptation des organismes à la température du milieu. X^e Congr. Int. Biol. Cell., Path.-Biol., 9, pp. 849-854.
- BIEBL, R., 1939. — Über die Temperaturresistenz von Meeresalgen verschiedener Klimazonen und verschiedener tiefer Standorte. *Jahrb. Wiss. Bot.*, 88, pp. 389-420.
- BIEBL, R., 1958. — Temperatur und osmotische Resistenz von Meeresalgen der bretonischen Küste. *Protoplasma*, 50, pp. 217-242.
- BIEBL, R., 1962. — Protoplasmatische Ökologie der Pflanzen. I. Wasser und Temperatur. *Protoplasmatalogia*, 12, Wien.
- BUKATSCH, F., 1935. — Beiträge zur Kenntnis der Kohlensäureassimilation durch Süßwasseralgen. *Jahrb. Wiss. Bot.*, 81, pp. 419-447.
- CHADEFAUD, M., 1929 a. — Les physodes des Phéophycées, leur coloration vitale et leur structure. *Bull. Soc. Bot. France*, 76, pp. 777-780.

- CHADEFAUD, M., 1929 b. — Les physodes des Phéophycées et l'instabilité cytoplasmique. *Bull. Soc. Bot. France*, 76, pp. 1090-1094.
- CHAPMAN, V.J., 1946. — Marine Algae Ecology. *Bot. Rev.*, 12, pp. 628-674.
- CHAPMAN, V.J., 1957. — Marine Algae Ecology. *Bot. Rev.*, 23, pp. 320-350.
- EHRKE, G., 1931. — Über die Wirkung der Temperatur und des Lichtes auf die Atmung und Assimilation einiger Meeres- und Süßwasseralgen. *Planta*, 13, pp. 221-310.
- FELDMANN, J., 1937. — Recherches sur la végétation marine de la Méditerranée. La côte des Albères. *Revue algologique*, 10, pp. 1-339.
- FELDMANN, J., 1951. — Ecology of Marine Algae. *Manual of Phycology*, 16, pp. 313-334.
- FELDMANN, N.L. et LUTOVA, M.I., 1962. — La résistance thermique des cellules de quelques herbes marines. *Journ. Bot.* (Moscou), 47, pp. 542-546 (en russe).
- FELDMANN, N.L., ZAVADSKAJA, I.G. et LUTOVA, M.I., 1963. — Etude de la thermostabilité de quelques Algues marines dans des conditions naturelles et au laboratoire. *Cytologie* (U.R.S.S.), 5, pp. 125-134 (en russe).
- FRITSCH, F.E., 1945. — The structure and reproduction of the Algae. v. 2. Cambridge.
- GORODILOV, J.N., 1961. — Influence de la température de milieu sur la thermostabilité des cellules des *Arenicola*. *Cytologie* (U.R.S.S.), 3, pp. 469-471 (en russe).
- GRUBB, V.M., 1936. — Marine Algae Ecology and the exposure factor at Peveril Point. *Journ. Ecol.*, 24, pp. 392-423.
- HARDER, R., 1925. — Über die Assimilation von Kälte- und Wärme-individuen der gleichen Pflanzenspezies. *Jahrb. Wiss. Bot.*, 64, pp. 169-200.
- IRLYNA, I.S., 1960. — Les variations de la thermostabilité chez quelques protistes libres sous l'action d'un régime thermique préalable. *Cytologie* (U.R.S.S.), 2, pp. 227-235 (en russe).
- JOLKEVITCH, V.N., 1961. — Evaluation de la balance énergétique des tissus des plantes pendant la sécheresse. *Physiol. Vég.*, 8, pp. 407-416.
- KIKNADZE, G.S., 1960. — Etude microscopique de la fluorescence de la chlorophylle des feuilles soumises à diverses actions altérantes. *Cytologie* (U.R.S.S.), 1, pp. 144-152 (en russe).
- KISLUK, J.M., 1962. — Augmentation de la thermostabilité des jeunes plants des céréales au cours de l'action des hautes et basses températures. *Journ. Bot.* (Moscou), 47, pp. 713-715 (en russe).
- KOUZNETZOV, V.V., 1956. — La croissance des macrophytes du rivage marin. *Journ. Bot.* (Moscou), 41, pp. 510-521 (en russe).
- KOUZNETZOV, V.V., 1960. — La Mer Blanche et les particularités biologiques de sa flore et faune. Moscou-Leningrad (en russe).
- KRASILNIKOVA, V.I., 1950. — Analyse de la coloration vitale des tissus animaux à l'aide de colorants basiques. *Bull. Biol. Expér. et Méd.*, 5, pp. 387-397 (en russe).
- KYLIN, H., 1917. — Über die Kälteresistenz der Meeresalgen. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, 35, pp. 370-384.
- LAMPE, H., 1935. — Die Temperaturreinstellung des Stoffgewinns bei Meeresalgen als plasmatische Anpassung. *Protoplasma*, 23, pp. 534-578.
- LANGE, O.L., 1959. — Untersuchungen über Wärmeaushalt und Hitzeresistenz mauretanischer Wüsten und Savannenpflanzen. *Flora*, 147, pp. 595-651.
- LANGE, O.L., 1961. — Die Hitzeresistenz einheimischer immer- und wintergrüner Pflanzen im Jahreslauf. *Planta*, 56, pp. 666-683.
- LEPESCHKIN, W.W., 1923. — The constancy of the living substance. *Stud. Plant Physiol. Lan. Corl. Univ.*, 1, pp. 6-44.
- LOMAGIN, A.G., 1961. — Variations présentées par la stabilité des cellules des plantes à la suite d'un échauffement de courte durée. *Cytologie*, 3, pp. 426-436 (en russe).
- LOMAGIN, A.G., ANTROPOVA, T.A. et ILMETE, A., 1963. — Influence de l'endurance thermique sur la stabilité des cellules des plantes par rapport à différents agents d'altération. *Cytologie* (U.R.S.S.), 5, pp. 142-150 (en russe).
- LOUKNITZKAJA, A.F., 1963. — Influence exercée par la température d'incubation sur la thermostabilité de quelques Algues. *Cytologie* (U.R.S.S.), 5, pp. 135-141 (en russe).
- LUTOVA, M.I., 1958. — Evaluation de la photosynthèse des cellules à la suite d'une augmentation de résistance thermique effectuée expérimentalement. *Journ. Bot.*, 43, pp. 283-287 (en russe).
- LUTOVA, M.I., 1962. — Réversibilité de la dépression produite par l'échauffement sur la photosynthèse et le mouvement protoplasmique de feuilles isolées. *Cytologie*, 4, pp. 210-213 (en russe).
- LUTOVA, M.I. et FELDMANN, N.L., 1960. — Possibilité d'adaptation thermique chez quelques Algues marines. *Cytologie*, 2, pp. 699-709 (en russe).

- MOLOTKOVSKY, I.G., 1961. — Particularités du métabolisme des plantes en rapport avec leur thermostabilité. *Inform. Acad. Sc. U.R.S.S.*, sér. *biol.*, 2, pp. 246-249 (*en russe*).
- MONTFORT, C., RIED, A. et RIED, I., 1955. — Die Wirkung kurzfristiger warmer Bäden auf Atmung und Photosynthese im Vergleich von eurythermen und Kalt-stenothermen Meeresalgen. *Beiträge Biol. Pflanz.*, 31, pp. 349-375.
- MONTFORT, C., RIED, A. et RIED, I., 1957. — Abstufungen der funktionellen Wärme-resistenz bei Meeresalgen in ihren Beziehungen zu Umwelt und Erbgut. *Biol. Zentralblt.*, 76, pp. 257-289.
- NASSONOV, D.N. et ALEXANDROV, V.I., 1940. — Réaction de la matière vivante aux facteurs du milieu. Moscou-Léningrad (*en russe*).
- OUCHAKOV, B.P., 1956. — Résistance aux hautes températures des protéines des animaux poikilothermes en rapport avec les adaptations des espèces aux conditions thermiques du milieu. *Journ. Biol. génér.*, 27, pp. 154-160 (*en russe*).
- OUCHAKOV, B.P., 1958. — A propos de la stabilité du protoplasme des espèces chez les animaux poikilothermes. *Journ. Zool.*, 37, pp. 693-706 (*en russe*).
- OUCHAKOV, B.P., 1959. — Mécanisme de l'adaptation cellulaire chez les animaux. *Cytologie*, 1, pp. 35-47 (*en russe*).
- OUCHAKOV, B.P. et GASTEEVA, S., 1953. — Coefficient thermique de la narcose thermique des muscles somatiques. *C.R. Acad. Sc. U.R.S.S.*, 88, pp. 1071-1074 (*en russe*).
- OUCHAKOV, B.P. et KUSAKINA, A.A., 1960. — Etude des changements possibles et de la stabilité des protéines cellulaires chez les animaux. *Cytologie*, 2, pp. 428-441 (*en russe*).
- OUCHAKOV, B.P. et GLOUCHENKOVA, M.A., 1961. — Absence de corrélation entre le numéro iodique des lipides du protoplasme et la résistance thermique des cellules. *Cytologie*, 3, pp. 707-710 (*en russe*).
- PARKER, J., 1960. — Seasonal changes in the cold hardiness of *Fucus vesiculosus*. *Biol. Bull. Woods Hole*, 119, pp. 474-478.
- POLJANSKY, G.I., 1957. — Adaptations thermiques chez les Infusoires. I. Influence de la température du milieu sur la thermostabilité de *Paramecium caudatum*. *Journ. Zool.*, 36, pp. 1630-1645 (*en russe*).
- POLJANSKY, G.I., 1959. — Adaptations thermiques chez les Infusoires. II. - Variations de la résistance aux hautes et basses températures de *Paramecium caudatum* cultivée à basses températures. *Cytologie*, 1, pp. 914-927 (*en russe*).
- ROSENSTOCK, G., 1955. — Die Zeitwirkung von Temperaturänderungen und die CO₂-Abgabe von Kartoffelparenchym. *Planta*, 45, pp. 208-212.
- SAPPER, I., 1935. — Versuche zur Hitzeresistenz der Pflanzen. *Planta*, 23, pp. 518-556.
- SCHOUCHTINA, G.G., 1962. — Changements saisonniers de la résistance thermique des cellules de quelques plantes des Khibines. *Journ. Bot.*, 47, pp. 100-105 (*en russe*).
- SCHÜTZENBERGER, P. et QUINQUAND, E., 1873. — Sur la respiration des végétaux aquatiques immergés. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 77, pp. 272-275.
- SCHWENKE, H., 1959. — Untersuchungen zur Temperaturresistenz mariner Algen der westlichen Ostsee. I. Das Resistenzverhalten von Tiefenrotalgen bei ökologischen und nichtökologischen Temperaturen. *Kieler Meeresforsch.*, 15, pp. 34-50.
- SEMIKHATOVA, O.A., 1953. — Quelques particularités de la respiration des plantes vivant dans les hautes montagnes du Pamir. *Trav. Inst. Bot. Acad. Sc. U.R.S.S.*, sér. 4, 9, pp. 132-154 (*en russe*).
- SEMIKHATOVA, O.A., 1956. — A propos des changements respiratoires des plantes du Pamir au cours de brusques variations de température. *Trav. Inst. Bot. Acad. Sc. U.R.S.S.*, sér. 4, 11, pp. 62-96 (*en russe*).
- SOUKHANOVA, K.M., 1959. — Adaptations thermiques chez les parasites des Batraciens. *Cytologie*, 1, pp. 587-600 (*en russe*).
- TIKHOVSKAJA, Z.P., 1940. — Variations saisonnières de l'intensité de la photosynthèse de *Laminaria saccharina* dans le golfe Dalnezelenetzkaja de la mer de Barentz. *C.R. Acad. Sc. U.R.S.S.*, 22, pp. 122-126 (*en russe*).
- VOZNESENSKY, V.L., 1955. — Mesures quantitatives de l'intensité de la photosynthèse effectuées à l'aide de l'isotope radioactif du carbone C¹⁴. *Journ. Bot.* 40, pp. 402-408 (*en russe*).
- ZALENSKY, O.V., SEMIKHATOVA, O.A. et VOZNESENSKY, V.L., 1955. — Méthodes d'analyse de la photosynthèse à l'aide du carbone C¹⁴ radioactif. Moscou-Leningrad. (*en russe*).
- ZAVADSKAJA, I.G., 1963. — Vitesse de l'augmentation de la thermostabilité des cellules des plantes après un échauffement de courte durée. *Journ. Bot.*, 48, 5 (*en russe*).