

3 - Les algues

3.1. Classification chimique et physique des algues.

Les bases de la classification des grandes lignées d'algues

1. La pigmentation

- 1.1. Les chlorophylles
- 1.2. Les phycobiliprotéines
- 1.3. Rôles fonctionnels de la pigmentation

2. Les polysaccharides de réserve

- 2.1. L'amidon
 - 2.1.a. L'amylopectine
 - 2.1.b. L'amylose
- 2.2. Les laminarines

3. Les polysaccharides pariétaux

- 3.1. La phase fibrillaire
- 3.2. La phase matricielle
- 3.3. Rôles biologiques des polysaccharides extracellulaires

4. Classification des principales lignées d'algues

Source : G. Ruiz (2005), Extraction, détermination structurale et valorisation chimique de phycocolloïdes d'algues rouges- thèse de l' Université de Limoges

Les bases de la classification des grandes lignées d'algues

De nombreux critères écologiques, physiologiques ou biochimiques interviennent dans la phylogénie* des algues comme les structures cellulaires, le mode de nutrition, l'habitat ou même la nature et la localisation des pigments et glucanes de réserve. Malgré une extrême diversité et complexité structurale, tant d'un point de vue macroscopique que microscopique, les algues peuvent néanmoins être classées en une dizaine d'embranchements selon des critères basés sur leurs compositions pigmentaires, leurs polysaccharides de réserve ou des caractéristiques structurales.

1. La pigmentation

Les pigments ont dès le début du 19^{ème} siècle constitué un critère important dans la classification des algues. Le rôle physiologique de ces molécules est de capter l'énergie lumineuse. Selon la nature des pigments surnuméraires associés à la chlorophylle, les plastes* sont tantôt verts (Chlorophytes), tantôt jaunes ou bruns (Chromophytes), ou encore rouges (Rhodophytes).

1.1. Les chlorophylles

Les chlorophylles sont des macrocycles tétrapyrroliques métallés par du magnésium et substitués par une chaîne phytyle (Figure 1). Ces molécules impliquées dans les processus d'oxydoréduction photochimique des milieux biologiques assurent d'une part la collecte énergétique des photons, et d'autre part le transfert d'énergie permettant ainsi la transformation du dioxyde de carbone et de l'eau en molécules organiques. A l'origine de la photosynthèse, toutes les algues possèdent de la chlorophylle a. Malgré cette caractéristique commune, certains phylums se distinguent par la présence de chlorophylles b ou d. Les algues vertes renferment, comme les plantes supérieures et contrairement aux autres algues, de la chlorophylle b tandis que les algues rouges possèdent en faible quantité de la chlorophylle d.

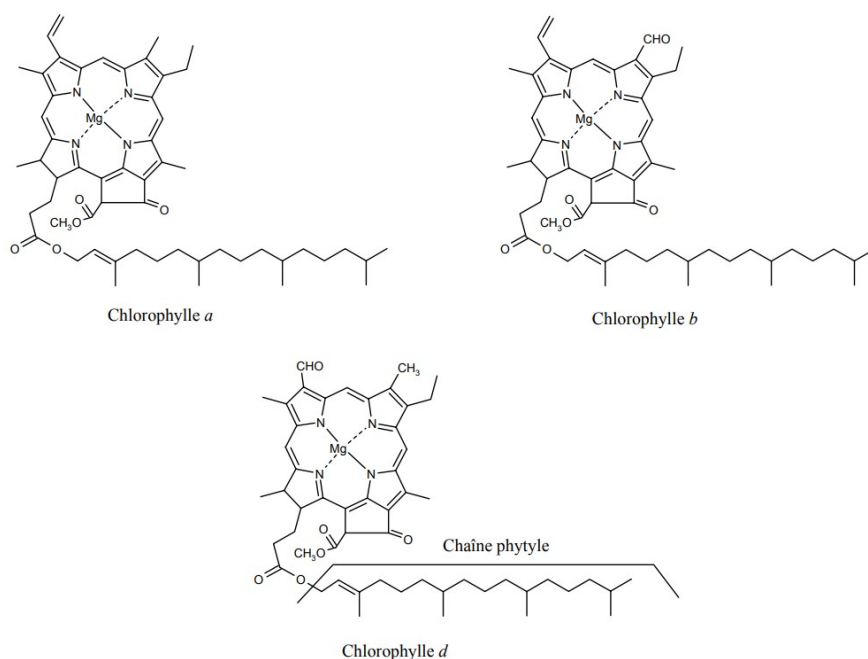
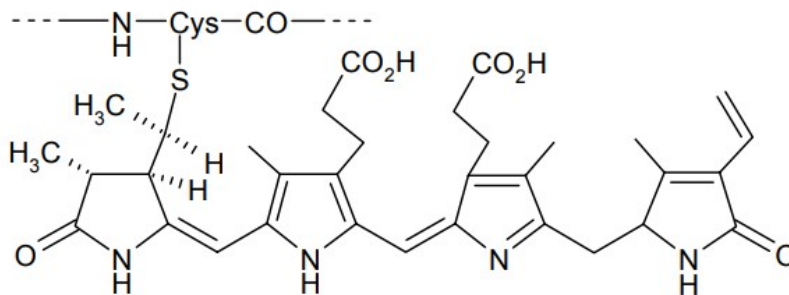


Figure 1: Structure des différentes chlorophylles.

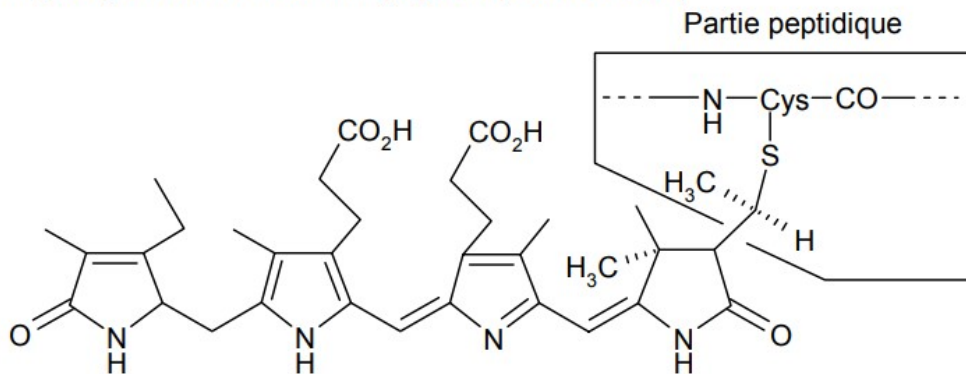
1.2. Les phycobiliprotéines

Les phycobiliprotéines sont des molécules hydrosolubles comportant une partie protéique liée de façon covalente à des chromophores ou bilines. Ces derniers sont composés de groupes tétrapyrroliques non cyclisés. On distingue trois familles de phycobiliprotéines, les phycoérythrines (rouges), les phycocyanines (bleues) et les allophycocyanines (bleu turquoise) dont les chromophores sont respectivement les phycoérythrobilines, phycocyanobilines, et phycourobilines (Figure 2). Ces pigments peuvent coexister dans une même espèce, mais la phycoérythrine domine chez les Rhodophytes tandis que la phycocyanine est plus abondante et parfois seule présente chez les algues bleues (Cyanophytes). Localisés à la surface des thylacoïdes* des algues rouges et bleues, ces pigments jouent le rôle d'antennes collectrices de photons. Leur rôle physiologique est de capter les photons de longueurs d'ondes différentes de ceux captés par les chlorophylles et de transférer cette énergie aux complexes chlorophylliens. La quantité de ces pigments varie en fonction de l'intensité lumineuse à laquelle sont exposées les cellules.

Phycoérythrobiline liée à un peptide (couleur rouge)



Phycocyanobiline liée à un peptide (couleur bleue)



Phycourobiline liée à un peptide (couleur bleu turquoise)

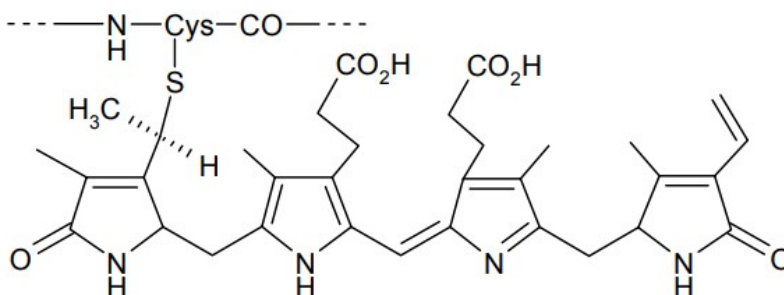


Figure 2: Structure des phycobilines.

1.3. Rôles fonctionnels de la pigmentation

La présence de certains pigments surnuméraires confère aux algues des propriétés particulières. La captation de l'énergie lumineuse s'effectue au niveau d'antennes collectrices. Ce sont des complexes multi protéiques et pigmentaires capables d'intercepter des photons de longueurs d'ondes variables. Chez les algues rouges, les antennes collectrices sont constituées de chlorophylles associées à des phycobilines (Figure 2) et à des caroténoïdes (Figure 3).

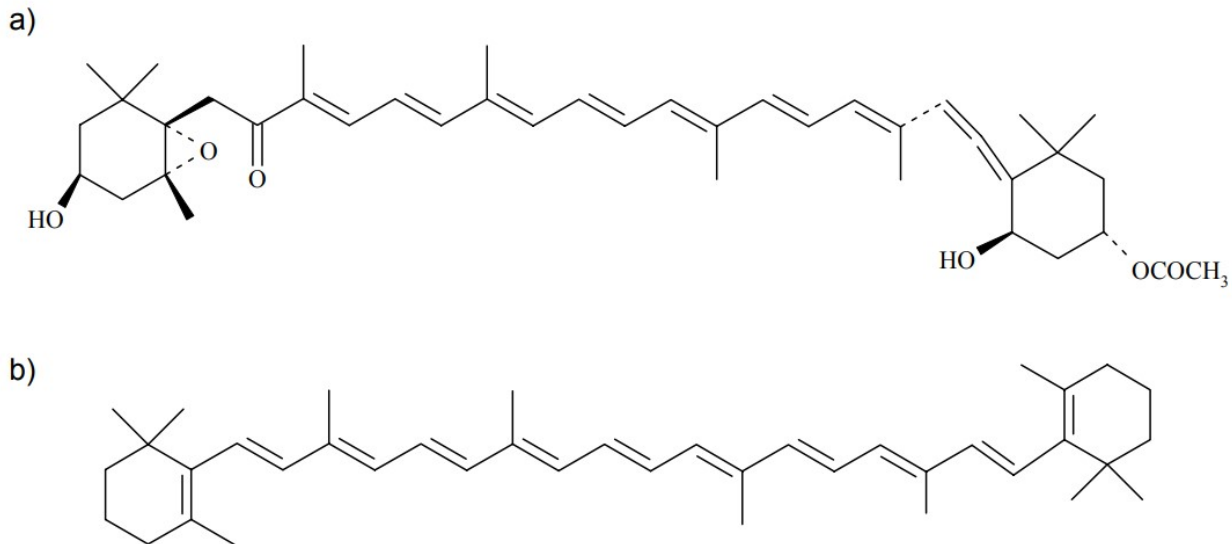


Figure 3: Structure de caroténoïdes. a) Fucoxanthine ; b) β -Carotène.

Lorsqu'un pigment absorbe un photon d'une longueur d'onde λ , un électron change d'orbitale moléculaire. Lorsque cet électron revient à son niveau d'énergie initial, il y a émission de fluorescence. Les pigments sont arrangés de telle sorte que l'énergie ne soit pas émise sous forme de fluorescence mais transmise à un autre pigment de l'antenne collectrice capable d'absorber des longueurs d'ondes plus grandes (Figure 4).

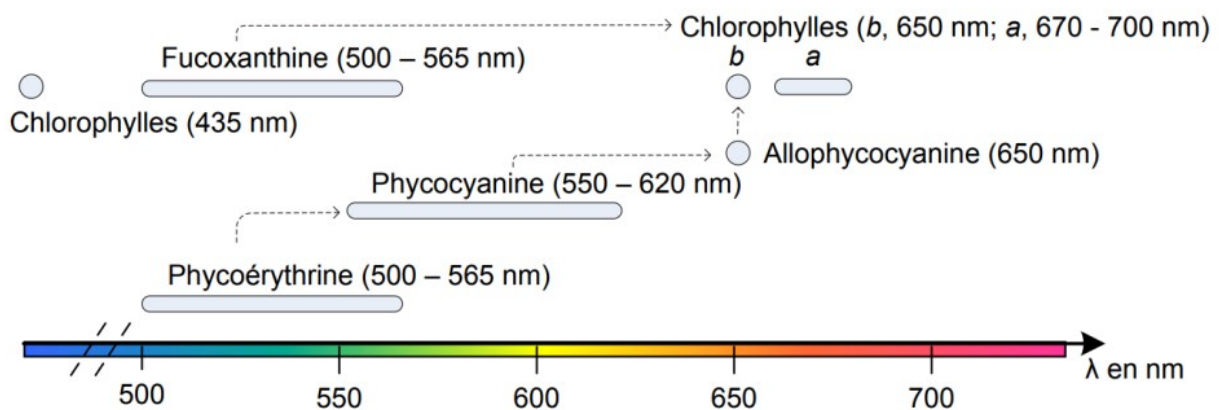


Figure 4: Capture et transmission de l'énergie lumineuse dans les antennes collectrices.

Ainsi, de proche en proche, l'énergie est transmise vers la chlorophylle a (Figure 5). Le rôle des caroténoïdes consiste en la protection de l'appareil photosynthétique contre la photooxydation. Lors des fortes intensités lumineuses, la violaxanthine est réduite (déépoxydée) en zéaxanthine. L'excès d'énergie non utilisée par l'antenne collectrice (Figure 4) est alors éliminé évitant, par la suite, la production d'oxygène singulet

nuisible pour la cellule. Sous une intensité lumineuse réduite, la zéaxanthine est de nouveau oxydée en violaxanthine (Figure 6).

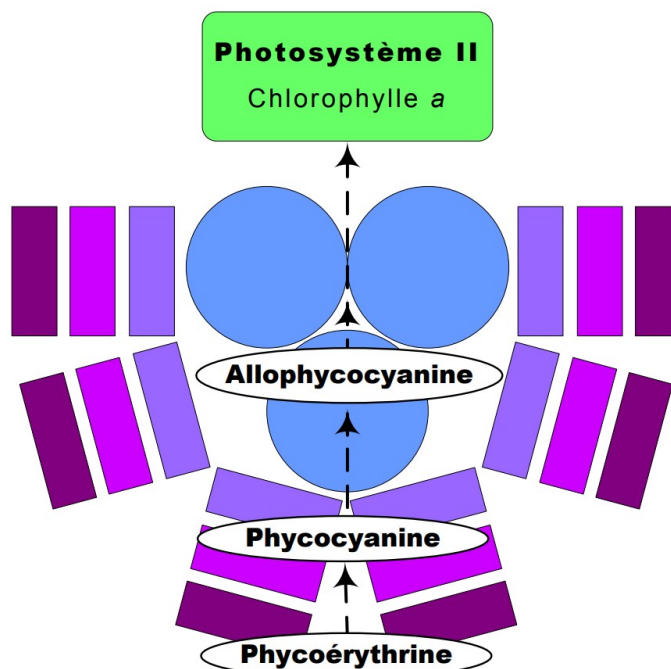


Figure 5: Disposition des phycobilines dans un phycobilisome.

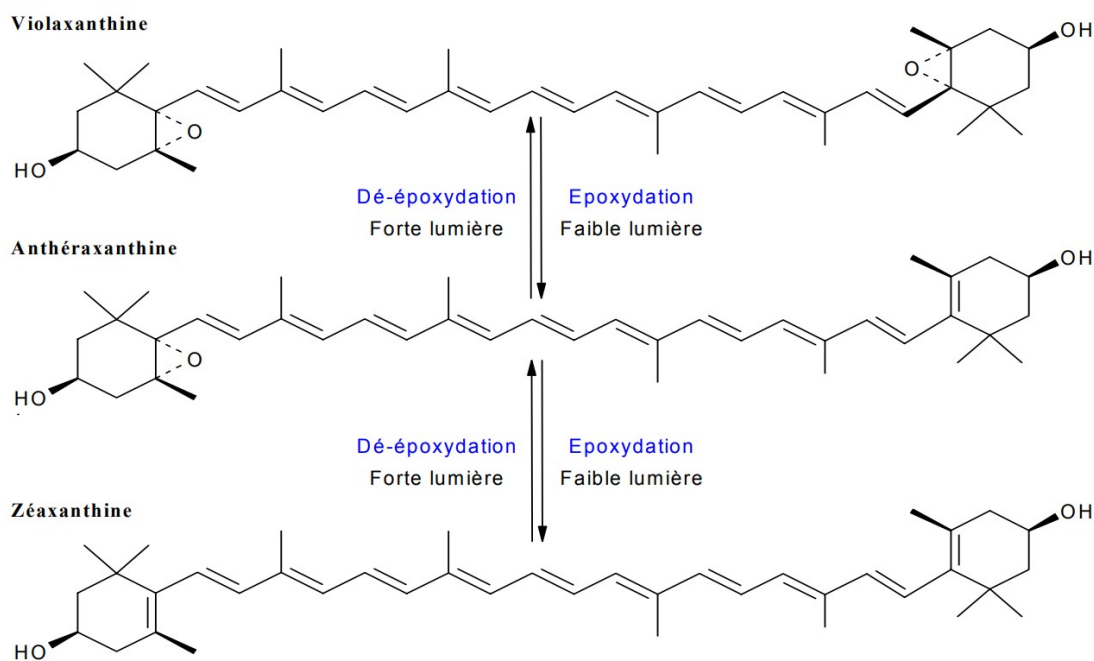


Figure 6: Cycle des xanthophylles contre la photo-oxydation.

Dès le début du 20^{ème} siècle, il a été admis que la composition pigmentaire des algues marines benthiques* soit la cause de leur répartition altitudinale. Ainsi, il était facile d'admettre que les algues vertes, riches en chlorophylle absorbant dans le rouge, étaient limitées aux zones peu profondes tandis que les algues brunes et rouges, possédant respectivement des caroténoïdes et des phycoérythrines absorbant dans le bleu-vert, étaient localisées plus profondément (Figure 7). Or cette répartition ne coïncide pas avec les observations. Saffo (1987) pense que cette répartition dépend de l'intensité lumineuse et de la quantité totale de pigments. Il apparaît également que la capacité à capter de l'énergie lumineuse en profondeur soit également en relation avec la forme des algues et la présence de nutriments.

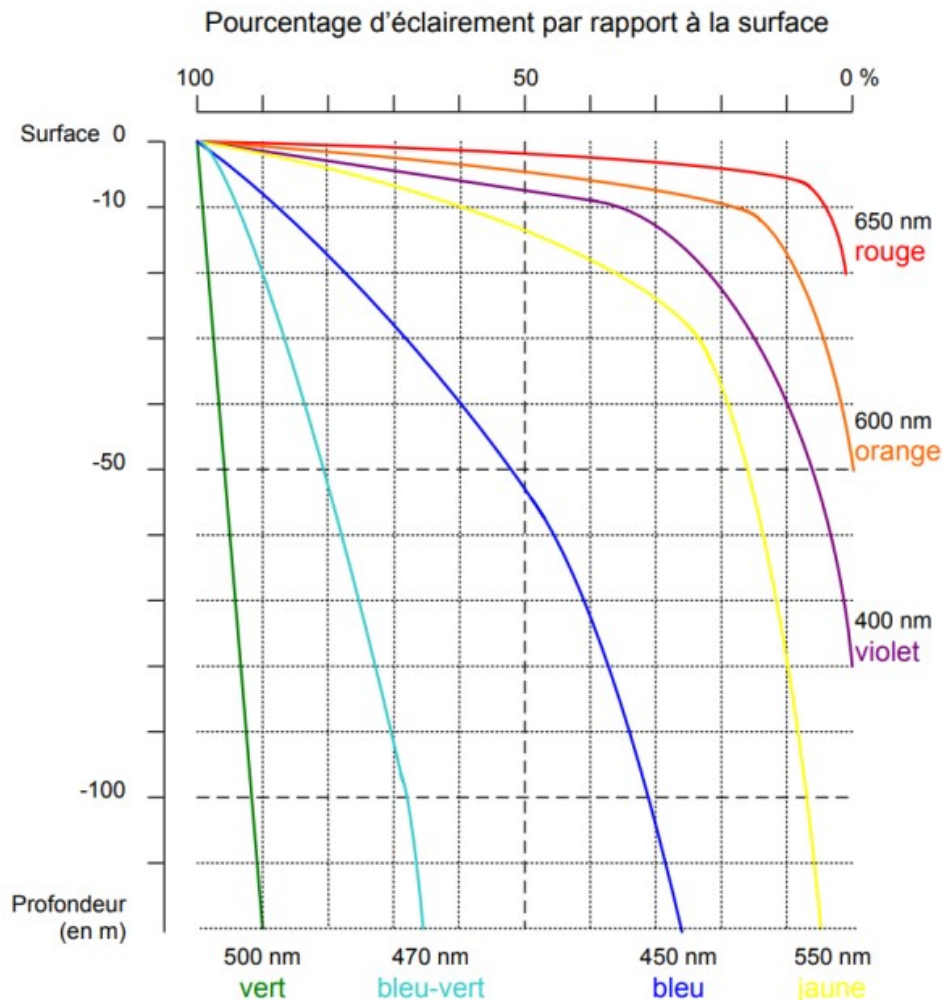


Figure 7: Absorption des radiations du spectre visible par l'eau en fonction de la profondeur, d'après Gayral et Cosson, 1986.13

La répartition des algues que l'on observe à marée basse est le résultat de la compétition qui s'exerce depuis 500 à 600 millions d'années entre les différents groupes. Deux facteurs jouent un rôle primordial dans cette répartition :

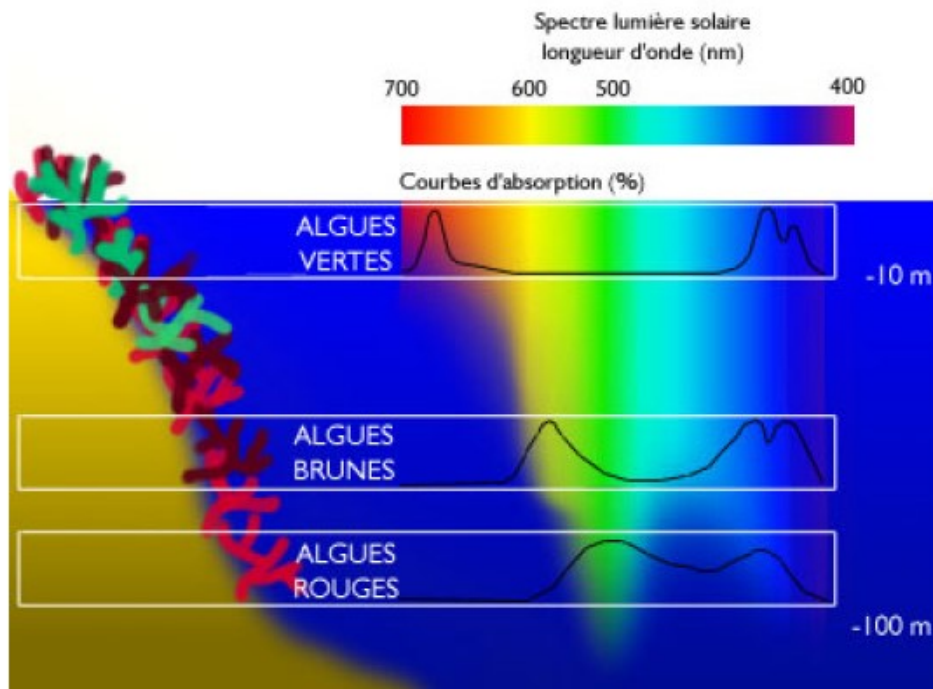
- 1) l'eau, et plus précisément la durée de l'absence d'eau due au mouvement des marées,
- 2) la quantité et la qualité (longueurs d'onde des radiations) de la lumière disponible.

En effet, l'eau de mer se comporte comme un filtre qui absorbe progressivement les radiations lumineuses dans l'ordre décroissant de leurs longueurs d'onde (700 à 400 nm pour le spectre visible). Les radiations rouges disparaissent complètement vers 10 mètres de profondeur. Toutes les radiations sont ainsi absorbées jusqu'au vert et au bleu qui sont seules à subsister en faible quantité vers -75 à -100 mètres.

L'adaptation de la nature des pigments assimilateurs a permis aux divers groupes d'algues la colonisation des différents niveaux du littoral marin.

Toutes les algues possèdent des chloroplastes renfermant de la **chlorophylle a** qui leur permettent d'être photosynthétiques en absorbant dans le rouge et le bleu. Selon les groupes d'algues, on retrouve d'autres pigments, dits surnuméraires. Ce sont des **chlorophylles b, c, ou d**, des **caroténoïdes** (carotènes alpha, bêta, et xanthophylles), ou des **phycobilines**. Les caroténoïdes des algues brunes absorbent dans le bleu et la phycoérythrine (phycobiline) des algues rouges dans le vert.

La répartition des algues sur le littoral se fait donc globalement de la manière suivante :



On observe du bas vers le haut des algues rouges, brunes et vertes. Ces dernières représentent un stade pionnier du fait de leur grande capacité d'adaptation. Leur résistance aux conditions défavorables lors des marées basses leur ont sans doute permis de s'affranchir du milieu aquatique pour coloniser la terre ferme. Les végétaux terrestres dériveraient ainsi des algues vertes.



Entéromorphe, *Fucus serratus*, Chondrale

Source : [Répartition des algues \[Évolution et caractéristiques\] \(unisciel.fr\)](http://unisciel.fr)

2. Les polysaccharides de réserve

Rappelons que les polysaccharides ou glucanes sont des polymères de glucides qui résultent du mécanisme photosynthétique. Il en existe deux familles, les polysaccharides de réserve et les polysaccharides pariétaux. Il existe des glucanes de réserve solubles en solution dans les vacuoles* et d'autres insolubles qui forment des grains observables en microscopie. Composés de D-glucose, les glucanes de réserve se rencontrent sous deux formes : liés en α -1,4 ils appartiennent à la catégorie des amidons et liés en β -1,3 ils font parti de la catégorie des laminarines.

2.1. L'amidon

L'amidon est la forme principale de réserve carbonée chez les végétaux. Il est stocké en grande quantité sous forme de grains dans les organes de réserve dont la taille et la forme diffèrent selon les espèces végétales considérées. L'amidon est constitué d'amylose et d'amylopectine.

2.1.a. L'amylopectine

L'amylopectine, constituant majoritaire du grain d'amidon (70 à 80 %), est formé de chaînes glucidiques liées en α -1,4 ramifiées en α -1,6 toutes les 12 unités glucidiques environ (Figure 8). La masse moléculaire élevée de ce polymère (10^7 à 10^8 Da) dépend de l'origine et des conditions de culture du matériel biologique étudié.

Amylopectine

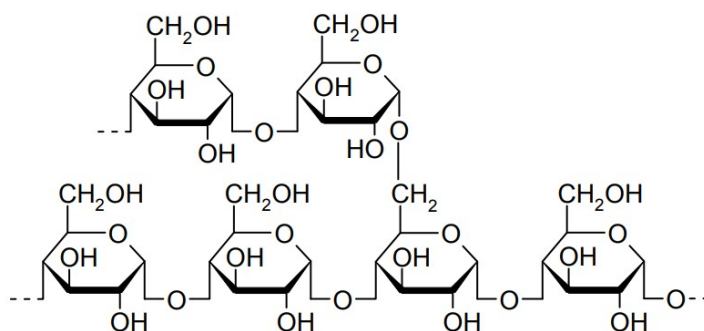


Figure 8: Structure branchée de l'amylopectine.

2.1.b. L'amylose

L'amylose constitue une fraction mineure du grain d'amidon (20 à 30 %). Polymère linéaire de glucoses liés en α -1,4 (Figure 9) ayant une masse moléculaire comprise entre 10^4 et 10^5 Da, l'amylose a la particularité de présenter une affinité pour l'iode. En effet, le complexe iode-amylose se colore en bleu contrairement à l'amylopectine qui se colore en brun acajou en présence d'iode.

Amylose

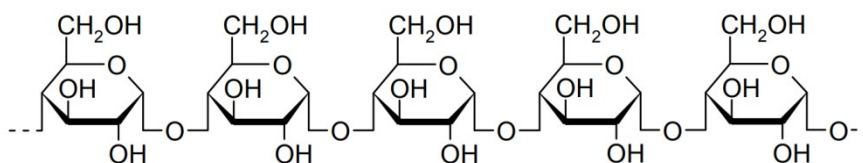


Figure 9: Structure linéaire de la molécule d'amylose.

Contrairement aux autres algues, les chlorobiontes, auxquels appartiennent les algues vertes, ont la particularité de contenir de l'amidon intraplastidial. Ainsi, en fonction de la localisation de la coloration de l'amidon par l'iode, il est possible de conclure quant à l'appartenance ou non de l'échantillon observé au règne des chlorobiontes. Des algues comme les algues rouges possèdent de l'amidon floridéen (glucane de réserve voisin de l'amylopectine) et se colorent en brun acajou par le lugol*. En forme de grains dans le cytoplasme*, il est ainsi possible de distinguer les Rhodophycées des Cryptophytes par exemple, dont les grains sont situés dans le compartiment périplastidial.

2.2. Les laminarines

D'autres glucanes de réserve de la famille des chrysolaminarines (Figure 10), composés de D-glucose liés en β -1,3 et plus ou moins ramifiés en β -1,6 ne répondant pas au test du lugol, sont spécifiques de certains embranchements tels que les Chromophytes (algues brunes).

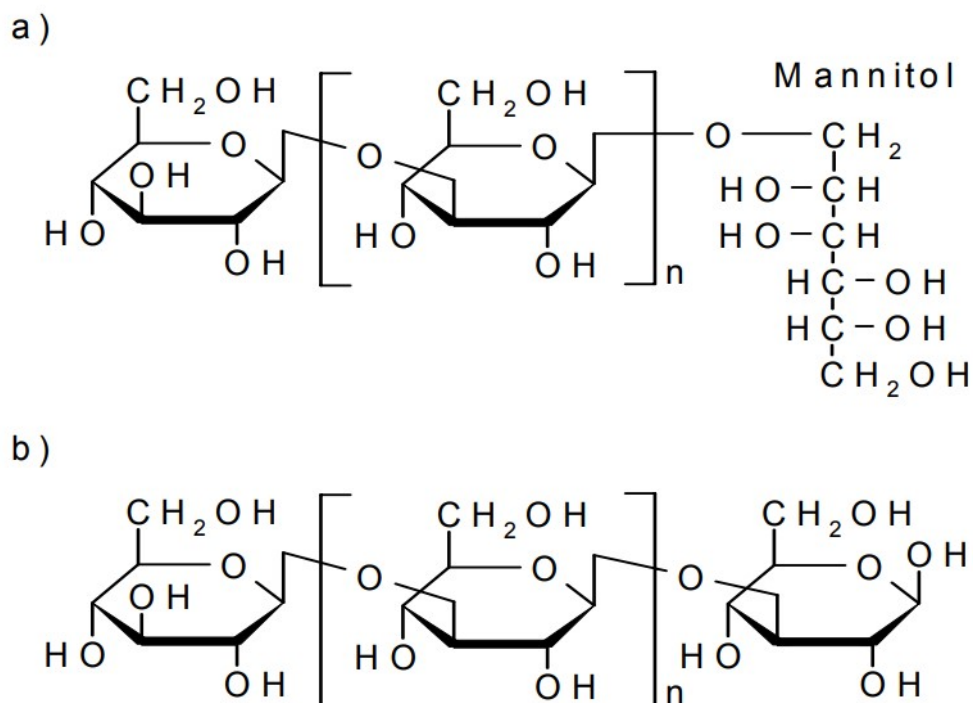


Figure 10: Structure des laminarines. La laminarine (a) présente en position terminale une molécule demannitol ; la chrysolaminarine (b) ne comporte qu'une chaîne de glucanes β -1,3 qui peut être ramifiée en β -1,6 dans le cas du paramylon.

Une observation au microscope des algues permet une approche rapide de l'identification des algues par le test au lugol : les glucanes α -1,4 colorables et les glucanes β -1,3 non colorables.

3. Les polysaccharides pariétaux

La classification des grandes familles d'algues repose également sur la nature chimique des colloïdes qu'elles produisent à la périphérie de leurs cellules. La paroi des cellules végétales est parfois considérée par les biologistes comme un organite à part entière. La paroi des algues diffère significativement de celles des autres organismes végétaux par son organisation et sa composition. Elle peut être interprétée comme étant généralement une structure biphasique composée d'une phase fibrillaire cristalline squelettique et d'une phase matricielle dont les structures, de compositions variables selon les espèces, sont parmi les plus complexes connues dans la nature.

3.1. La phase fibrillaire

La phase fibrillaire est ordonnée et enrobée dans une matrice amorphe mucilagineuse, l'espace intercellulaire étant occupé par ce même mucilage. Les microfibrilles sont généralement composées de β -1,4-glucopyranoses qui forment des chaînes cellulosiques arrangées en feuillets et stabilisées par des liaisons hydrogènes.^{18, 19} D'autres polymères comme des xylanes plus ou moins ramifiés participent, au même titre que la cellulose, à la structuration de la paroi cellulaire et protègent les cellules de l'hydrodynamisme auquel elles sont soumises.

3.2. La phase matricielle

La phase matricielle hydrosoluble, de nature mucilagineuse, parfois associée à des protéines est de nature très complexe. La matrice amorphe des Chlorophytes (algues vertes), constituée d'un polysaccharide polyanionique sulfaté²⁰ de haut poids moléculaire (entre 10^5 et 10^6 Da)²¹ est composée principalement par des oses neutres (Xyl, Glc, Gal, Rha) et en plus faible quantité d'acides uroniques (GlcA, GalA). En l'état actuel des connaissances, il n'est pas possible d'en rapporter la structure à une unité structurale plus ou moins répétitive. Seuls certains galactanes d'algues rouges (agars, carraghénanes) ou polyosides d'algues brunes (fucoïdanes, alginates) d'intérêts économique ont été caractérisés.

3.3. Rôles biologiques des polysaccharides extracellulaires

La lumière, indispensable aux organismes photosynthétiques, permet la synthèse des glucides utilisés comme agent de structuration des parois cellulaires ou comme polysaccharides de réserve. La forte proportion de composés polysaccharidiques extracellulaires anioniques sulfatés par rapport aux composés fibrillaires suggère que ceux-ci aient des rôles biologiques spécifiques en milieu marin. Plusieurs hypothèses ont été envisagées à ce sujet.

Dans la zone de balancement des marées, les algues se trouvent émergées d'autant plus longtemps qu'elles sont situées en hauteur. Sur les côtes atlantiques, lors des fortes marées, certaines algues vont émerger près de 12 h. Ces conditions sélectives soumettent les algues à un stress hydrique important et induisent un gradient vertical de peuplement. La dessiccation, première conséquence de l'émergence, est amplifiée par le vent, la chaleur ou le gel. Certaines algues comme les *Porphyra* et les *Pelvetia* supportent très bien la déshydratation (jusqu'à plusieurs jours). Les polysaccharides anioniques situés au niveau des parois cellulaires sont responsables de cette résistance en limitant l'évaporation de l'eau dont ils sont imbibés.

Laminaria hyperborea illustre le rôle majeur des polysaccharides extracellulaires puisqu'elle sécrète activement du mucilage dès qu'elle est émergée. La majeure partie des travaux sur ce sujet a été réalisée chez les algues brunes où le rôle des galactanes sulfatés comme tampon vis-à-vis des variations de potentiel hydrique a été démontré.

Une seconde conséquence de l'émersion est liée à la salinité. La dessiccation, ou au contraire la pluie, influent fortement sur la salinité du milieu et par conséquent sur la pression osmotique de la cellule. Bien qu'incapable de réguler sa pression osmotique à l'aide de processus métaboliques, *Porphyra* résiste malgré tout à la contrainte. Les groupements anioniques associés aux polysaccharides extracellulaires contribueraient de façon passive à la régulation ionique en liant sélectivement des cations qui formeraient ainsi un gradient au travers de la paroi cellulaire.

Il a été par ailleurs démontré que la structure des polysaccharides pariétaux des Rhodophycées était corrélée à l'environnement physique.²⁶ Il existe en effet, une corrélation entre l'étagement de la végétation marine et la composition des mucilages en acides uroniques et en sulfates. D'après Kloareg et al. (1988), il existe deux relations linéaires liant la profondeur avec le taux de sulfate et le taux d'acides uroniques respectivement. La première relation évolue négativement dans le cas des sulfates et la seconde positivement en fonction de l'étagement de la végétation marine dans le cas des acides uroniques (Figure 11).

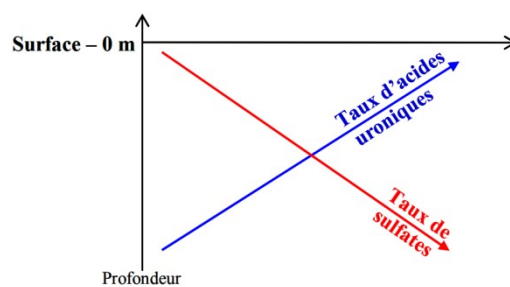


Figure 11: Variation de la composition polysaccharidique en acides uroniques et en sulfates en fonction de l'étagement de la végétation marine, d'après Kloareg et al., 1988.²⁴

4. Classification des principales lignées d'algues

Ainsi, malgré leur extrême diversité et complexité tant structurale que morphologique, il est possible de réaliser, sur la base de caractères chimiques, une classification des principales lignées d'algues (Tableau 1).

Tableau 1: Caractéristiques des principales lignées d'algues, d'après Reviere, 2002.⁸
PC : phycocyanine ; PE : phycoérythrine ; ACP : allophycocyanines.

Embranchements	Caractéristiques		
	Type de Chlorophylles ^a	Phycobiliprotéines ^b	Polysaccharides de réserve
Bacillariophyta	a, c	-	Chrysolaminarane
Chlorophyta	a, b	-	Amidon intraplastidial
Chrysophyta	a, c	-	Chrysolaminarane
Cryptophyta	a, c	PE	Amidon périplastidial
Cyanophyta	a	PC, PE	Glycogène
Dinophyta	a, c	-	Amidon cytoplasmique
Euglenophyta	a, b	-	Paramylon cytoplasmique
Phaeophyta	a, c	-	Laminarane, mannitol
Rhodophyta	a, d	PC, PE, APC	Amidon floridéen
Xantophyta	a, c	-	Chrysolaminaranes

^a voir Figure 1; ^b voir Figure 2.

Tableau 1: Caractéristiques des principales lignées d'algues, d'après Reviere, 2002.⁸ PC : phycocyanine ; PE : phycoérythrine ; ACP : allophycocyanines.

