

# Mouvements des diatomées V. Le pivotement polaire spatial de *Gomphonema acuminatum* Ehrenberg

J. Bertrand<sup>1</sup>

Mots clés : Bacillariophycées, Diatomées, *Gomphonema*, mouvements, biomécanique, force, cinématique.

Le pivotement polaire médian dans l'espace aquatique de *Gomphonema acuminatum* Ehrenberg est un des nombreux mouvements possibles réalisés par cette diatomée biraphidée. Ce mouvement jamais décrit jusqu'à ce jour justifie ici une étude complète. Les rotations de 90° à 300°, parfois en moins de 2 secondes, avec glissement simultané ou non, le long du raphé, pose de délicats problèmes de biomécanique pour la compréhension de la motricité des diatomées. L'enregistrement vidéo du pivotement polaire permet une analyse précise, image par image, au 1/24<sup>ème</sup> de seconde et révèle des particularités surprenantes de ce mouvement. Par ailleurs, la cinématique graphique et les équations simplifiées de la mécanique classique permettent, d'une part, de tester les hypothèses de Drum & Hopkins (1966) et d'Edgar & Pickett-Heaps (1983) sur le mouvement des diatomées et, d'autre part, de quantifier les efforts développés au cours de ces mouvements grâce à la connaissance de la densité des diatomées. Les deux théories sont discutées en fonction des problèmes posés par la morphologie de la diatomée, les caractéristiques du mouvement et les dimensions géométriques du support constitué par le substrat naturel dans lequel évolue la diatomée. Pour ce mouvement, l'hypothèse d'Edgar & Pickett-Heaps (1983) semble la mieux adaptée, quoique avec réserve, aux observations et aux exigences de la biomécanique.

## Movements of diatoms V. The median polar pivoting of *Gomphonema acuminatum* Ehrenberg

Keywords : Bacillariophyceae, diatoms, *Gomphonema*, movements, bio-mechanic, effort, cinematic.

The median polar pivoting in aquatic media of *Gomphonema acuminatum* Ehrenberg is one of the numerous possible movements achieved by this biraphide diatom. This movement, never described until now, justifies a complete study because the rotations from 90° to 300° in less than two seconds, with or without simultaneous sliding along the raphe presents a serious of bio-mechanics in order to understand the motor functions of diatoms. Video recording of the polar pivoting, frame by frame, at 1/24 second allows a precise analysis and demonstrates the amazing characteristics of this movement. Moreover, tools as graphical cinematical analysis and simplified equations of standard mechanics, enable, on the one hand, testing of the assumptions of Drum & Hopkins (1966) as well as Edgar & Pickett-Heaps (1983) on the movement of diatoms, and on other hand, quantification of the efforts developed during these movements thanks to the knowledge of diatoms density. Both theories are discussed as a function of the problems raised by diatom morphology, the characteristics of this movement and the geometrical dimensions of the support, constituted by the natural sustrata in which the diatom moves. For this movement, Edgar & Pickett-Heaps (1983) hypothesis seems better suited to bio-mechanic observations and particularities.

## 1. Introduction

Si un certain nombre de travaux ont été réalisés sur la morphologie, l'écologie ou la reproduction du genre *Gomphonema* (Compère 1995, Germain & Le Cohu 1981, Güttinger 1992, Jahn 1986, Kociolek & Stoermer 1988, 1990, 1992, Kramer & Lange-Bertalot 1986, 1991, Reichard & Lange-Bertalot 1991), l'étude du

mouvement de cette diatomée semble devoir être approfondie (Bertrand 1992). Jusqu'à maintenant, il nous semble qu'aucun travail ayant trait à un mouvement spécifique ait été effectué sur *Gomphonema acuminatum* et plus particulièrement sur le pivotement polaire vertical qui semble avoir échappé aux observations.

Les mouvements polaires horizontaux des diatomées en général sont fréquents puisque 67 % des espèces étudiées par Bertrand (1992) réalisent ce mouvement décrit chez *Nitzschia putrida* (Wagner 1934) et chez *Navicula bruderi* (Nultsch (1957)). Par contre, les pivo-

1. 42 rue de Malvoisine, 45800 St- Jean de Braye, France.

tements polaires verticaux ne représentent que 8 % des espèces observées. C'est ce phénomène, surprenant à plus d'un titre, qui nous a conduit à réfléchir sur les conditions d'équilibre et des forces mises en jeu dans ce mouvement, dans le cadre de la définition des critères indispensables et nécessaires à l'élaboration d'une théorie du mouvement des diatomées. *Gomphonema acuminatum* a été choisie en raison du caractère représentatif exceptionnel de ce mouvement bien que nous ayons observé et filmé 6 espèces différentes réalisant le pivotement polaire vertical médian.

## 2. Matériel et méthodes

*G. acuminatum* (Figs 1, 7) vit aussi bien en épiphyte que libre sur différents substrats. Le matériel vivant a été recueilli dans le Canal d'Orléans (France) sur des feuilles de *Nuphar luteum* Sibth & Smith, immergées et recouvertes d'une légère couche de sédiment. Les spécimens étudiés ont été placés entre lame et lamelle avec une épaisseur d'eau de 100 à 150 µm, permettant à la diatomée d'évoluer librement dans tout l'espace aquatique. Le matériel d'observation comportait un microscope optique OLYMPUS BH2 avec un objectif à sec (x 40) pour les observations du vivant et un objectif à immersion (x 100 ON. 1,35) pour les frustules montées dans le Naphrax (ind. 1,74). Les enregistrements vidéo ont été exécutés à l'aide du capteur d'images couleur C.C.D. BISCHKE F12 sur moniteur couleur BISCHKE TVM 10F et Magnétoscope multistandard VHS PAL VS. 498 SEG. Les séquences significatives ont fait l'objet d'un film de 15 minutes. Les photos en MEB ont été réalisées à PURA (Suisse) par W. Güttinger sur ISI Super IIIA à 30 kv. Les frustules sont déposées sur filtre nucléopores puis métallisées à l'or fin sur appareil Balzers. L'analyse, image par image, toutes les 0,04 seconde a permis, en s'appuyant sur la géométrie descriptive (Voilquin 1989), la reconstitution volumique indispensable à la compréhension de l'orientation spatiale de la diatomée au cours de ses évolutions. Pour l'étude dynamique, les techniques de graphique statique (Laralde 1981) ont été utilisées. Les résultats chiffrés sont exprimés en Unités du Système International (Moureau 1996).

## 3. Observations

L'observation des mouvements de rotation sont résumés dans le tableau 1 et s'étendent sur une période de 1 minute 46 secondes comprenant 14 rotations. Quelques commentaires s'imposent.

La vitesse de rotation est variable, nous avons observé, pour la plus lente, environ 13 degrés par seconde. Elle se situe entre les temps 1 min. 18 sec. et 1 min. 24 sec. et, pour la plus rapide, soit 180 degrés par se-

conde, entre les temps 0 min. 06 sec. et 0 min. 07 sec. Il est à remarquer que, quels que soient les angles de rotation, le point d'appui sur la diatomée est situé en un lieu quelconque le long du raphé. Dans nos observations, les angles parcourus sont, le plus souvent, dans le sens de rotation des «aiguilles d'une montre» et quelquefois à l'inverse (angle négatif sur le tableau 1). L'amplitude de la rotation peut atteindre en continu jusqu'à 300 degrés à partir du point d'arrêt précédent. Il peut y avoir glissement le long du raphé, rotation, mais également rotation et glissement simultanés. La rotation de *G. acuminatum* est exécutée à l'extrémité d'un bloc de matière organique spongieuse, peu dense, et plus précisément, semble-t-il sur 2 points spécifiques (flèches sur Figs 2-5) de dimension inférieure ou égale au micromètre, bien que sur ces figures il soit difficile de distinguer lequel des deux points sert d'appui. Il est également possible qu'il y ait changement de point d'appui au cours de la rotation, nous n'avons pas pu le discerner. Les moyens d'adhérence de la diatomée sur le point d'appui n'ont pu être révélés directement même en contraste de phase. Cependant nous avons pu observer l'entraînement de la matière organique support lors d'un déplacement de la diatomée d'un bloc à l'autre, révélant indirectement l'existence d'un filament «trail» de mucus, identique semble-t-il, à ceux décrits par Nultzsch (1957), Harper (1967) et Edgar (1979). A noter que le bloc de matière organique n'est pas déformé ou déplacé sous le poids et les évolutions de *G. acuminatum* quelle que soit son orientation spatiale ou la vitesse d'exécution de la rotation. La figure 6 montre l'enchaînement d'une rotation de 270° en 5 secondes.

## 4. Analyse et discussion

A priori, lorsque l'on connaît les particularités morphologiques des diatomées, comme le squelette de silice fermé externe, appelé frustule (Fig. 7) et l'absence de cils, de pseudopodes et autre moyen de propulsion et, sans examen approfondi du mouvement, il semble impossible que des diatomées puissent effectuer les rotations décrites précédemment.

Plusieurs théories ont été avancées pour expliquer le mouvement apical des diatomées, nous ne retiendrons ici que les hypothèses développées par Drum & Hopkins (1966) et Edgar & Pikett-Heaps (1983), qui sont testées dans le cadre de l'application des lois de la mécanique.

Hopkins & Drum (1966), après avoir découvert la présence de micro filaments en faisceaux parallèles au raphé, assimilables aux microfibrilles des muscles striés et accompagnés de corps cristalloïdes susceptibles de sécréter du mucus, tentent d'expliquer la pro-

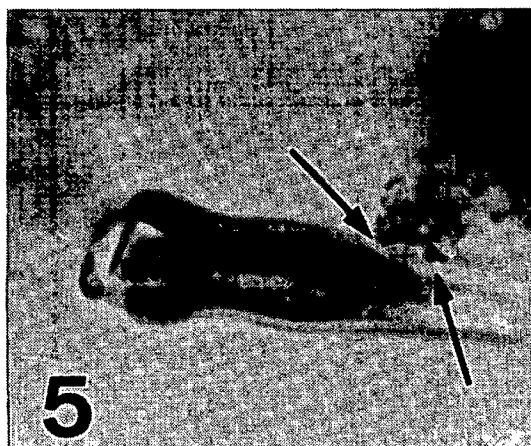
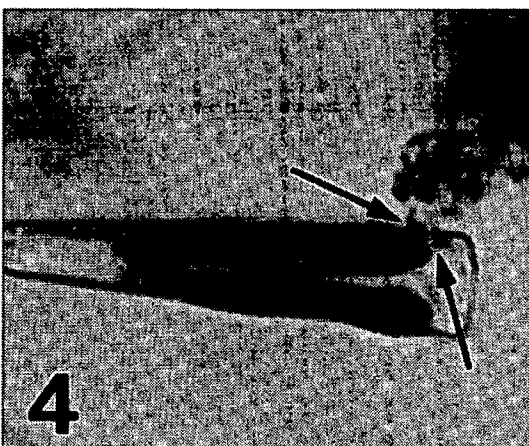
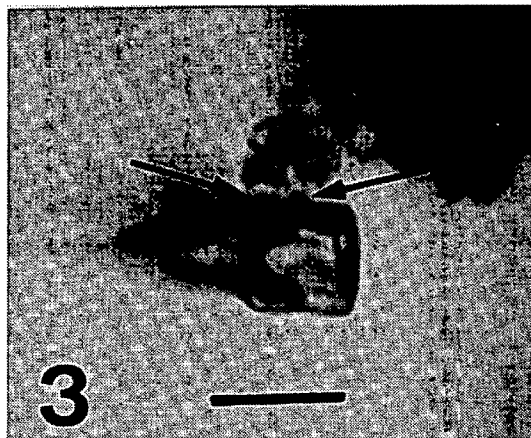
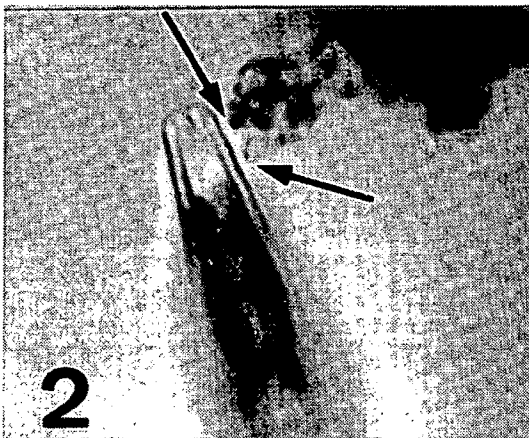
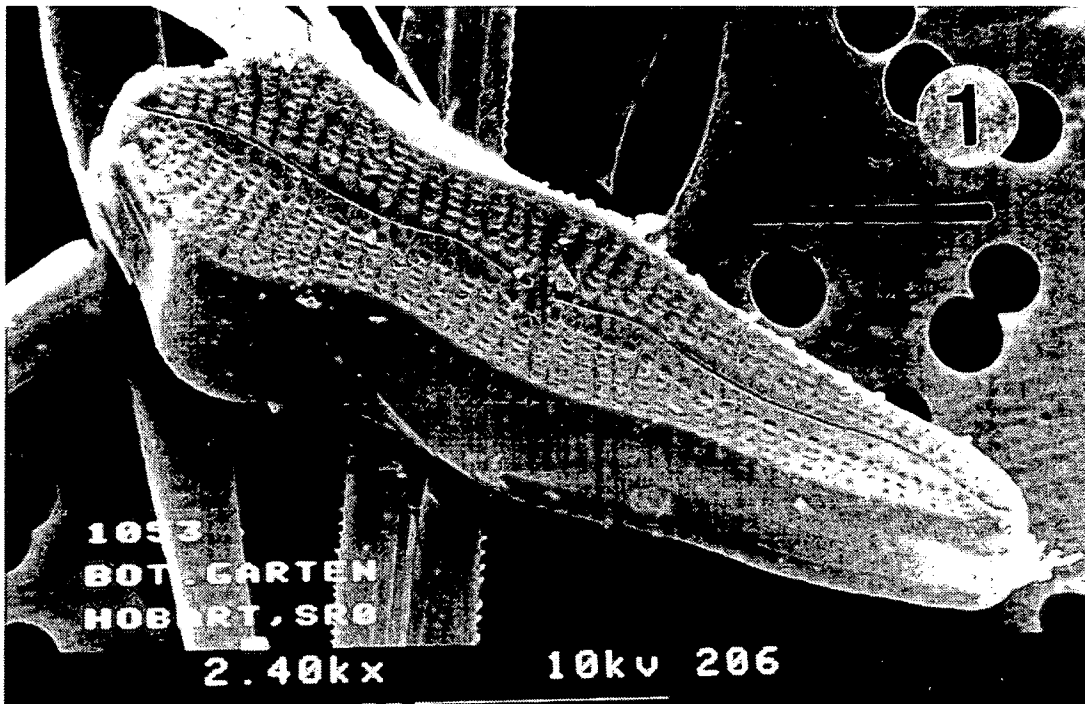


Fig. 1. Vue apicale et connective de *Gomphonema acuminatum* en M.E.B.

Fig. 1. Apical and connective view of *Gomphonema acuminatum* in S.E.M..

Figs. 2, 3, 4, 5. Vue de *Gomphonema acuminatum* pendant la rotation. On distingue les deux points d'appuis de la diatomée sur la matière organique (Flèches). Échelle 10  $\mu$ m.

Figs. 2, 3, 4, 5. View of *Gomphonema acuminatum* during rotation. The two contact points of the diatom on organic matter (arrows) are visible. 10  $\mu$ m scale.

Tableau 1. Séquences de rotation de *Gomphonema acuminatum*. 14 rotations en 1 minute 46 secondes.Table 1. Rotation sequences of *Gomphonema acuminatum*. 14 rotations in 1 minute 46 seconds.

Temps en minutes et secondes	Mouvements	Angles de rotation	Position de O / extrémité basale
0,00	Départ vertical - glissement	0°	15 µm
0,06	Rotation	+180°	15µm
0,07	Arrêt	-	15µm
0,09	Rotation	120°	15µm
0,11	Glissement sur le raphé	-	30µm
0,12	Glissement sur le raphé	-	45µm
0,16	Glissement sur le raphé	-	57µm
0,20	Rotation	+ 270°	50µm
0,25	Glissement sur le raphé	-	5µm
0,30	Rotation sur la pointe - glissement	+ 200°	10µm
0,35	Rotation sur la pointe - glissement	+ 180°	15µm
0,38	Glissement sur le raphé avec rotation	- 15°	15µm
0,39	Glissement sur le raphé avec rotation	+ 30°	55µm
0,40	Rotation	+ 210°	55µm
0,44	Glissement sur le raphé avec rotation	- 180°	30µm
0,51	Arrêt du mouvement	-	-
0,54	Glissement sur le raphé avec oscillation	+ et - 15°	58µm
0,55	Rotation	+ 90°	58µm
1,07	Arrêt du mouvement	-	-
1,08	Glissement sur le raphé sur toute la longueur	-	2µm
1,12	Glissement sur le raphé avec rotation	+ 90°	55µm
1,14	Glissement sur le raphé avec rotation	+ 270°	10µm
1,18	Rotation avec glissement	+ 80°	30µm
1,24	Rotation	+ 300°	30µm
1,30	Glissement sur le raphé	-	60µm
1,45	Glissement sur le raphé sur toute la longueur	-	10µm
1,46	Arrêt de la séquence	-	-

pulsion des diatomées par l'existence de faisceaux de microfibrilles contractiles issus du raphé et s'accrochant au substrat.

Edgar & Pickett-Heaps (1983) décrivent des vésicules contenant du mucus et également les germes supposés des microfibrilles. Celles-ci, extrudées par les pores centraux du raphé, seraient liées au plasmalème et glisseraient longitudinalement dans le raphé. Elles assureraient la propulsion par un déplacement inverse de la diatomée, à la même vitesse en prenant appui sur le substrat. Nous remarquons que les 2 théories n'envisagent que le déplacement apical de la diatomée. Elles

ne traitent pas des basculements latéraux ni des autres mouvements tels que les pivotements polaires.

Dans le problème posé par *G. acuminatum*, le point de pivotement se situe sur l'extrémité d'un bloc de matière organique sur lequel repose la diatomée en un point quelconque de sa surface valvaire. La diatomée peut pivoter librement si elle est soumise à une force. Cette dernière sera engendrée par des microfibrilles issues du raphé si l'on accepte les hypothèses précédentes que nous avons déjà testées (Bertrand 1992, 1993 a, b). Ces microfibrilles prennent appui sur un point de la matière organique différent du premier

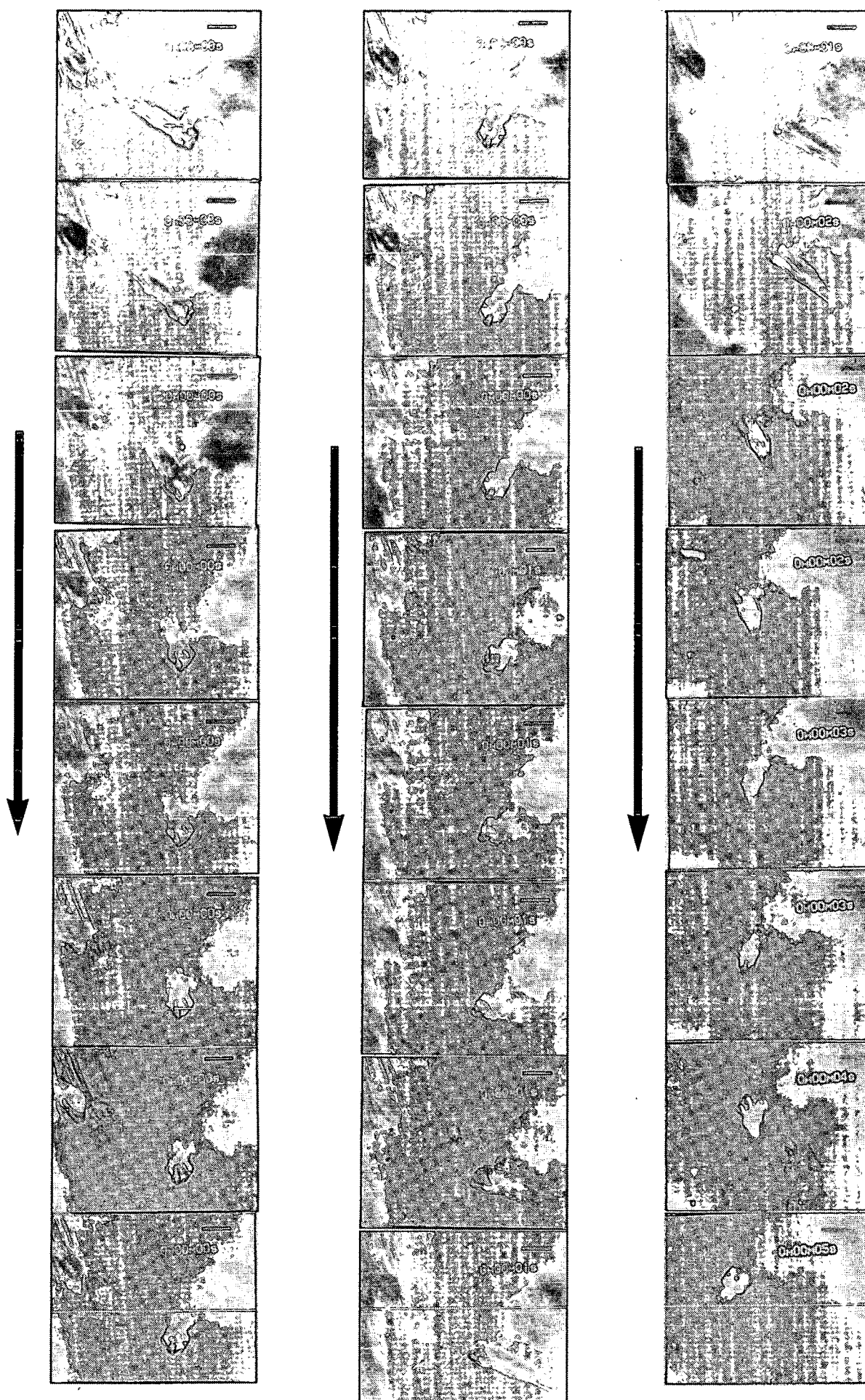


Fig. 6. Séquence de rotation de *Gomphonema acuminatum* sur  $270^\circ$  parcourus en 5 secondes. Les flèches définissent le sens de lecture des images video. Echelle  $10\ \mu\text{m}$ .

Fig. 6. Rotation sequence of *Gomphonema acuminatum* on  $270^\circ$  in 5 seconds. Arrows show the reading direction of video pictures.  $10\ \mu\text{m}$  scale.

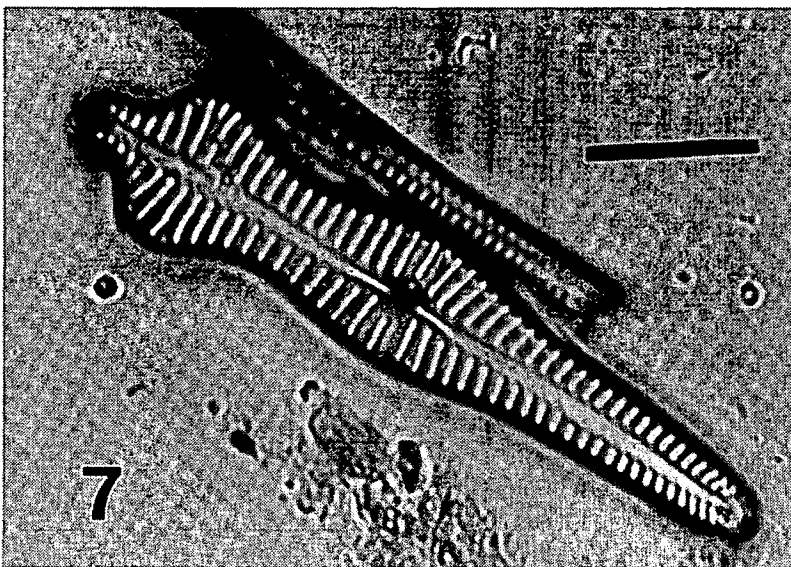


Fig. 7. *G. acuminatum*, vue valvaire au microscope photonique du squelette externe en silice appelé «frustule». Echelle 10  $\mu$ m.

Fig. 7. *Gomphonema acuminatum*, valvar view in photo microscopy of the external siliceous skeleton called «frustule». 10  $\mu$ m scale.

comme décrit fig. 8, 9, 10 où nous retrouvons les points caractéristiques : O point de pivotement, X point d'accrochage des microfibrilles (mf.) issues du raphé (Rph) sur la matière organique (Mo.).

#### 4.1. Hypothèse de Hopkins & Drum (1966)

Comme dans les travaux précédents et pour cette hypothèse, nous admettons que les microfibrilles sont divergentes à partir du raphé mais ne sont représentées sur les Figs 8, 9, 10 que par un trait. L'effort exercé longitudinalement (sens apical) crée un couple de rotation entre la base des microfibrilles (à la sortie du raphé) et le point de pivotement. Toutefois, en fonction de l'une ou l'autre des hypothèses choisies, le schéma de répartition et d'action des forces exercées ainsi que leurs conséquences sur les angles de rotation seront différentes.

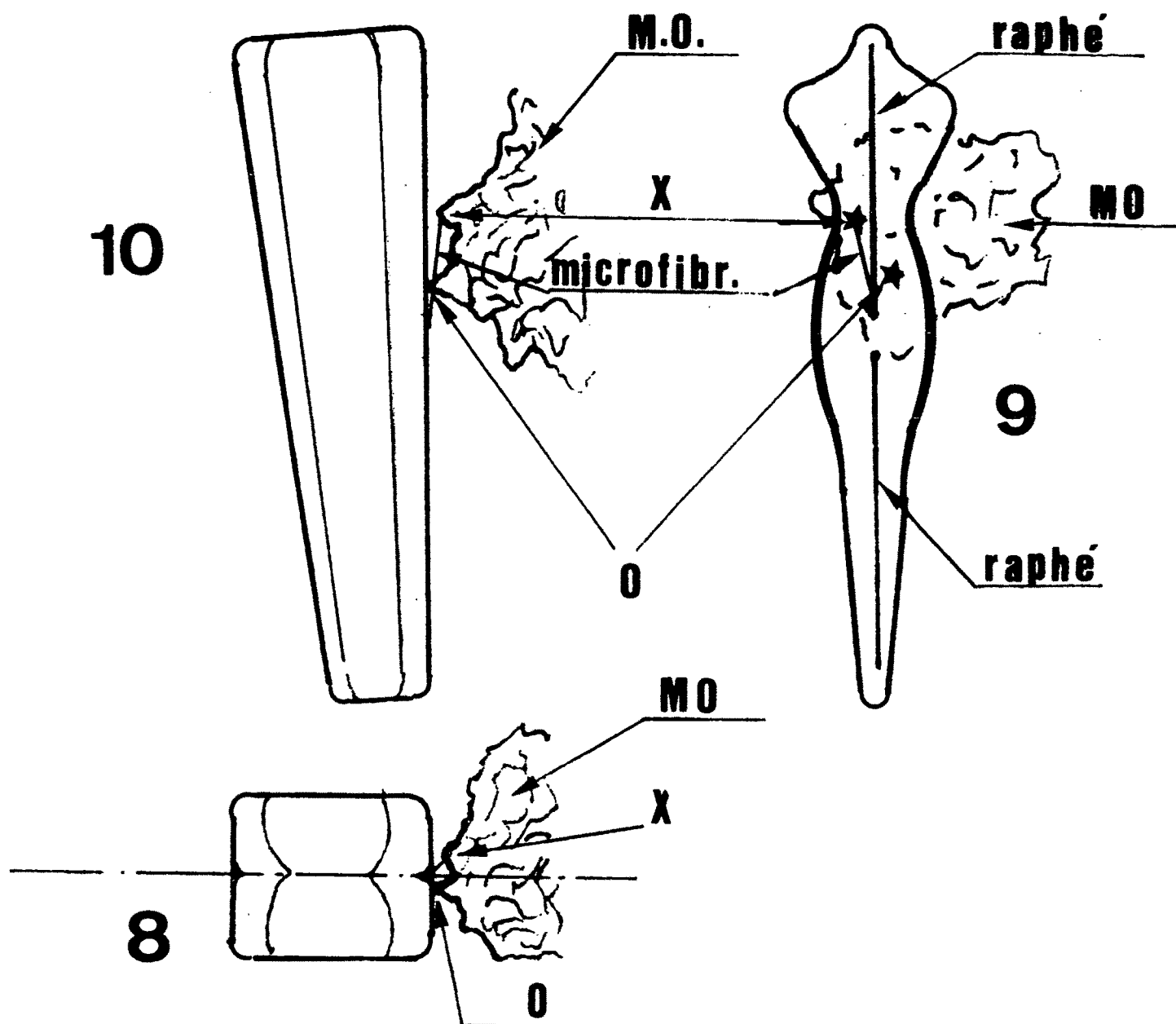
Création du mouvement de rotation avec 1 point d'appui. Les microfibrilles issues de  $A_0$  (Fig. 11) qui adhèrent en X (point d'attache) exercent une traction  $F_m$ . La position de  $A_0$  est particulièrement importante, en effet, pour que la rotation soit maximum il faut que  $A_0$  soit positionné à l'opposé du point X par rapport à O et à une distance  $A_0O$  inférieure à OX dans l'ordre suivant  $A_0 - O - X_0$ . Ainsi la diatomée, sous l'action de l'effort  $F_m$ , pivotera autour de O jusqu'à ce que les trois points soient alignés dans l'ordre O -  $A_3$  - X, faisant ainsi décrire un angle proche de  $180^\circ$  à la diatomée suivant les positions  $P_1 - P_2 - P_3$  correspondantes aux angles de  $60^\circ - 120^\circ - 150^\circ$  représentées sur la Fig.

12. Le pivotement de la diatomée suivant cette hypothèse rend bien compte d'un certain nombre d'observations mais ne correspond pas aux angles maximums de  $300^\circ$  que nous avons décrits précédemment. Il y a donc là une limitation qui entrave la validation sans restriction de l'hypothèse de Drums & Hopkins (1966). Toutefois, on peut imaginer, qu'au cours de sa rotation, un autre groupe de microfibrilles s'accroche à un point différent du substrat, inscrit dans le cercle de rotation du raphé et peut prendre le relais du premier groupe en continuant son action. La diatomée peut alors effectivement exécuter une rotation supérieure à  $180^\circ$ . D'ailleurs, dans l'analyse des séquences du film, on remarque parfois un «temps mort» d'une fraction de seconde dans la poursuite du mouvement qui pourrait éventuellement s'expliquer par le changement des microfibrilles destinées à la traction. D'autre part, l'examen image par image du film nous a fait découvrir que la diatomée semblait changer parfois de point d'appui pendant sa rotation. Il était donc indispensable de vérifier quelles en étaient les conséquences. Plusieurs simulations, que nous ne pouvons décrire ici dans un court article, nous montrent qu'avec trois points d'appui successifs, disposés en triangle et distants de 3  $\mu$ m nous obtenons une diminution du mouvement angulaire avec parfois une inversion de rotation.

Dans cette hypothèse de contractilité des microfibrilles, il existe une autre possibilité de création du mouvement de rotation sans point d'appui (Fig.13). En effet, en l'absence de point fixe O, si deux groupes de microfibrilles ( $F_{m1}$  et  $F_{m2}$ ) proches l'une de l'autre d'une distance (d), adhèrent sur la matière organique en  $X_1$  et  $X_2$  et se contractent en opposition, elles engendrent un couple d'où une rotation. Celle-ci, dans ce cas figuré, permet d'obtenir un pivotement de  $90^\circ$ , toutefois dans des cas extrêmes cette rotation pourrait atteindre  $180^\circ$  maximum, mais pas au-delà, puisque les points de fixation et les points de traction seraient alignés dans l'ordre suivant  $F_{m1} - X_1 - d - X_2 - F_{m2}$ .

En ce qui concerne les efforts, il faut distinguer deux orientations spatiales du plan de rotation de la diatomée : a) dans le plan horizontal, b) dans le plan vertical.

a) Dans le plan horizontal, les efforts des microfibrilles pour effectuer la rotation, sont pratiquement nuls car la force de gravitation, prépondérante sur les autres forces agit perpendiculairement à la direction des forces nécessaires à la rotation. Seule l'inertie de la diatomée est à vaincre ainsi que la résistance due à la viscosité de l'eau, mais nous avons constaté qu'elles sont toutes deux négligeables (Bertrand 1993b).



Figs. 8, 9, 10. *Gomphonema acuminatum*. 8 : vue transapicale, 9 : valvaire, 10 : vue connective, en relation avec le substrat MO. Le points O, appui fixe de la diatomée sur le substrat. Le point X, point d'accrochage des microfibrilles sur le substrat.

Figs. 8, 9, 10. *Gomphonema acuminatum*. 8 : transapical view, 9 : valvar view, 10 : connective view, in relation with the MO substratum. Dot O, bonding of the diatom to substratum. Dot X, adhesion point of fibrils on the substratum.

b) Dans le plan vertical, et pour une la rotation verticale, les efforts des microfibrilles doivent vaincre le poids de la diatomée qui agit au centre de gravité (CI). Les efforts minimums pour assurer l'équilibre statique en chaque point de la rotation sont variables en intensité, en fonction de l'orientation spatiale de la diatomée, et de la position du point de rotation sur la diatomée. L'effort maximum est atteint lorsque le point pivot O est situé à une extrémité de la diatomée et celle-ci étant en position horizontale. L'effort est annulé lorsque la diatomée est en position verticale.

Le calcul des forces d'équilibre statique s'effectue à l'aide du théorème des Moments (Laralde 1981), en considérant 4 équations de base dont la somme est égale à 0 : 3 équations par rapport aux 3 axes X, Y, Z plus une équation par rapport à un point. Les réactions aux appuis n'étant pas nécessaires nous garderons cette dernière équation qui se résume ainsi : Somme des moments des forces par rapport à un point = 0, (Fig.11), on a O pour point d'appui et de pivotement,  $F_m$ , force minimale de traction des microfibrilles exercée sur un bras de levier  $d$ ,  $P_{ds}$ , poids apparent de la diatomée dans l'eau agissant sur un bras de levier  $D$  (distance

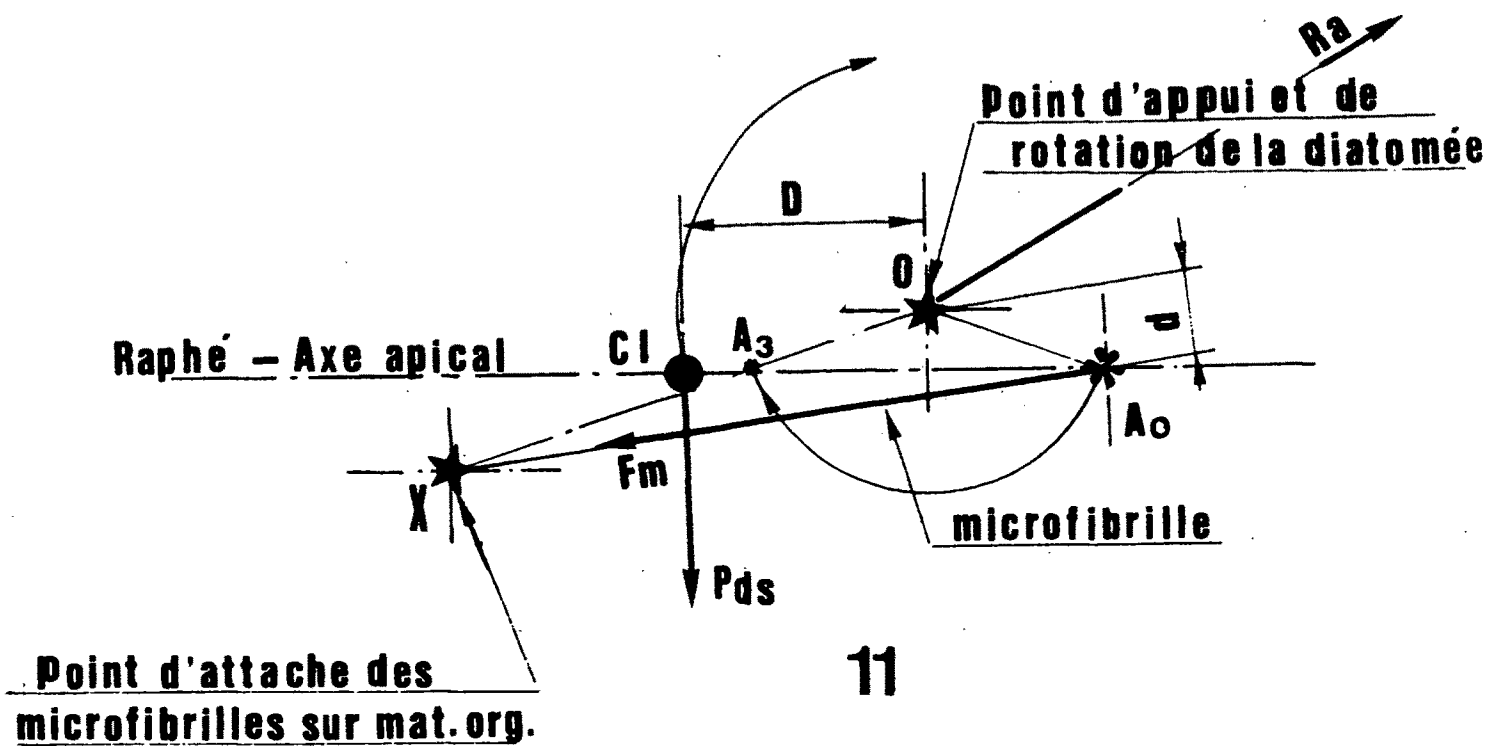


Fig. 11. *Gomphonema acuminatum*, Hypothèse de Drum & Hopkins (1996), analyse des forces avec 1 point d'appui.

Fig. 11. *Gomphonema acuminatum*, Drum & Hopkins (1966) hypothesis, force analysis with one contact point.

entre  $P_{ds}$  et O point de rotation sur le substrat).  $R_a$ , réaction d'appui passant par le point de rotation d'où  $R_a \times O = 0$  et  $(F_m \times d) + (P_{ds} \times D) = 0$  d'où l'on tire  $F_m = (P_{ds} \times D) / d$ .

Les efforts développés par les microfibrilles (Fig. 14) ont été analysés à l'aide de la cinématique graphique (Laralde 1981). Ils vont de la position zéro ( $0^\circ$ ) horizontale, à la position 16 soit  $160^\circ$  en passant par la position 9 (verticale). Le poids apparent de *G. acuminatum* dans l'eau est égal à  $1,13 \times 10^{-11}$  Newton, il est calculé à partir du volume de la diatomée de  $3290 \mu\text{m}^3$  pour une densité de  $1.35 \text{ g/cm}^3$  (Bertrand 1993 a). Pour une diatomée dont le point de rotation se situe à  $5 \mu\text{m}$  de l'extrémité, la valeur de l'effort de traction varie de  $1,80 \times 10^{-10}$  Newton en position O à  $3,53 \times 10^{-10}$  Newton pour la position  $16^\circ$  en passant par  $3,45 \times 10^{-11}$  Newton en position  $90^\circ$ , verticale. Ce sont des valeurs très faibles en comparaison des  $2,790 \times 10^{-9}$  Newton du pivotement polaire de *E. pectinalis* (Bertrand 1993b).

Quant à la vitesse de rotation, dans l'hypothèse de Drum & Hopkins (1966), elle peut être extrêmement rapide puisqu'il s'agit d'une traction, probablement brutale, du type «interrupteur électrique».

#### 4.2. Hypothèse de Edgar & Pickett-Heaps (1983)

Dans cette hypothèse, les microfibrilles issues du raphé se déplacent dans le sens apical créant, par réac-

tion axiale, le déplacement sur le substrat. Dans le problème de rotation de *G. acuminatum*, le point commun de rotation est identique à l'hypothèse précédente Drum & Hopkins 1966 mais le point de traction est différent. En effet, dans cette 2<sup>ème</sup> hypothèse, chaque microfibrille s'accroche en un point différent du substrat et le mouvement dans le raphé va créer la rotation de l'ensemble, comme dans la première hypothèse analysée, mais sur un angle très petit. La microfibrille suivante, qui s'appuie sur un autre point du substrat, provoque une autre petite rotation et ainsi de suite. Cependant, pour être efficace, le point de rotation O doit être situé très près du raphé et c'est bien ce que nous constatons sur les photos. On peut se représenter le pivotement, analogue à celui d'un «mouton attaché par une tige rigide à un piquet», lorsque le mouton avance il décrit un cercle. Toutefois, pour que le mouvement soit continu il faut que le substrat soit également continu et accessible autour du point de rotation O (Fig.15) ce qui n'est pas le cas sur les photos.

Dans le cadre de cette hypothèse, pour une rotation verticale, les efforts statiques ne sont pas identiques à l'hypothèse précédente, puisqu'ils sont fonction de l'orientation de la diatomée et que le point de traction se situe toujours à la même distance du point de rotation. Les efforts (Fig.14) sont en moyenne 66 % plus élevés que dans l'hypothèse précédente. Par contre, en

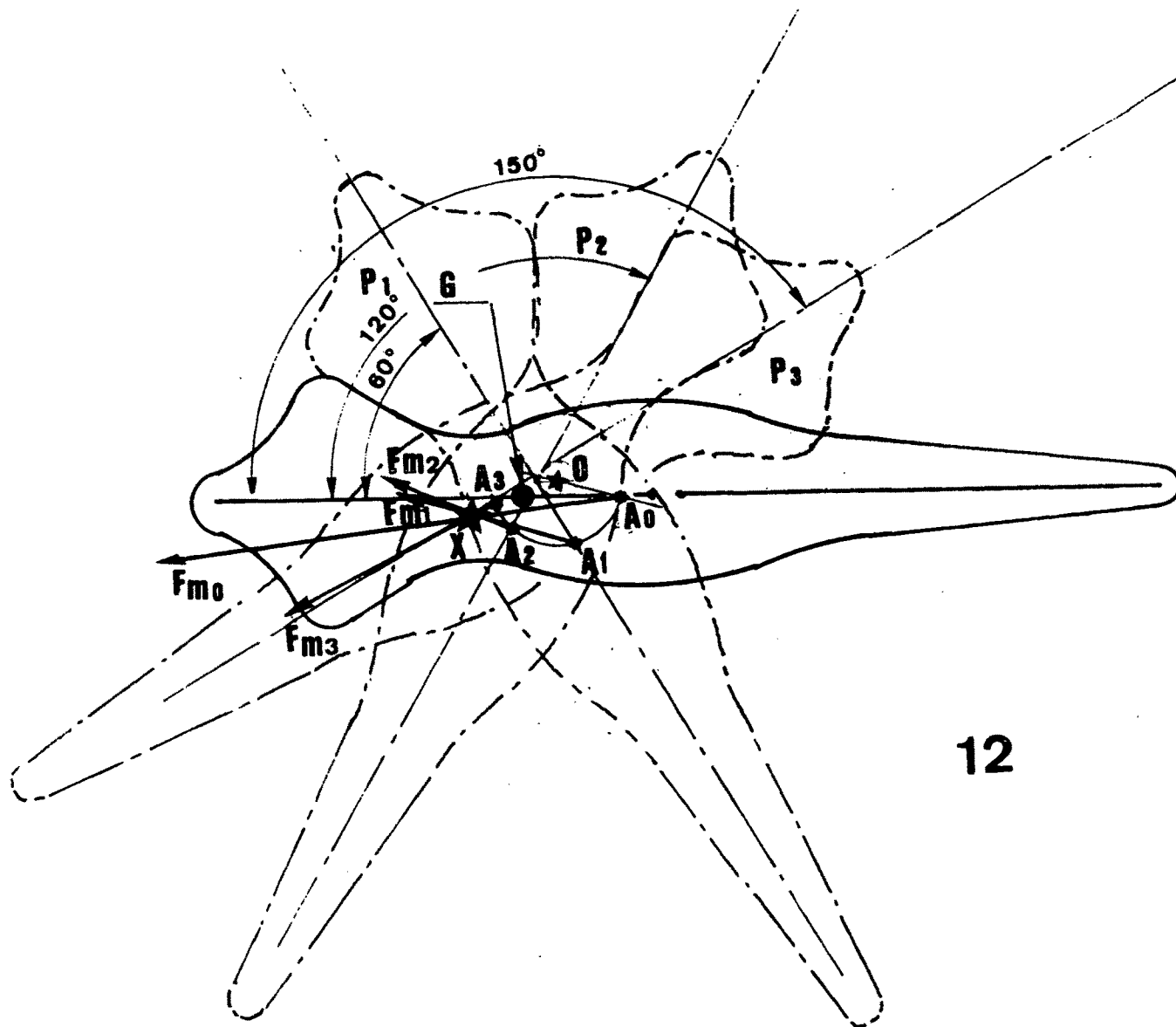


Fig. 12. *Gomphonema acuminatum*, Hypothèse de Drum & Hopkins (1966), sur la contraction des microfibrilles. 3 Positions intermédiaires au cours de la rotation avec 1 point d'appui.

Fig. 12. *Gomphonema acuminatum*, Drum & Hopkins (1966) hypothesis, about fibril tension. Three intermediate positions during rotation with one contact point.

ce qui concerne les vitesses angulaires de rotation, celles-ci seraient fonction de la vitesse de progression des microfibrilles dans le raphé donc de la vitesse linéaire de la diatomée. La vitesse linéaire maximum de *G. acuminatum* a été mesurée à  $10.3 \mu\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ , la vitesse angulaire calculée d'après les photos est de  $180^\circ$  par seconde, ce qui permet de calculer la distance entre le raphé et le point de pivotement O en faisant :  $V = (2 \times \pi \times r \times n) / 60$  ou :  $V =$  vitesse en mètre par seconde,  $r =$  rayon de giration en mètre,  $n =$  nombre de tours par minute.

On obtient  $r = (V \times 60) / (2 \times \pi \times n)$  soit :  $r = (10.3 \times 10^{-6} \times 60) / (2 \times \pi \times 0.5 \times 60)$ .

$$r = 3.2786 \times 10^{-6} \text{ soit } 3.28 \mu\text{m}.$$

Cette distance réduite semble conforme aux observations. De plus, si nous nous donnons une distance de  $2 \mu\text{m}$ , nous obtenons un angle de rotation de  $286^\circ$ , proche des angles maximums observés. Il n'en reste pas moins vrai, que l'on doit se demander comment la diatomée reste fixée sur le point de rotation surtout si celui-ci, éventuellement constitué par les microfibrilles elles-mêmes, est proche du raphé. Car, d'une part, la diatomée est soumise à son poids qui tend à la faire tomber et, d'autre part, les microfibrilles se détacheraient d'elles même, d'après Edgar & Pickett-Heaps (1983) au cours du déplacement, ce qui devrait

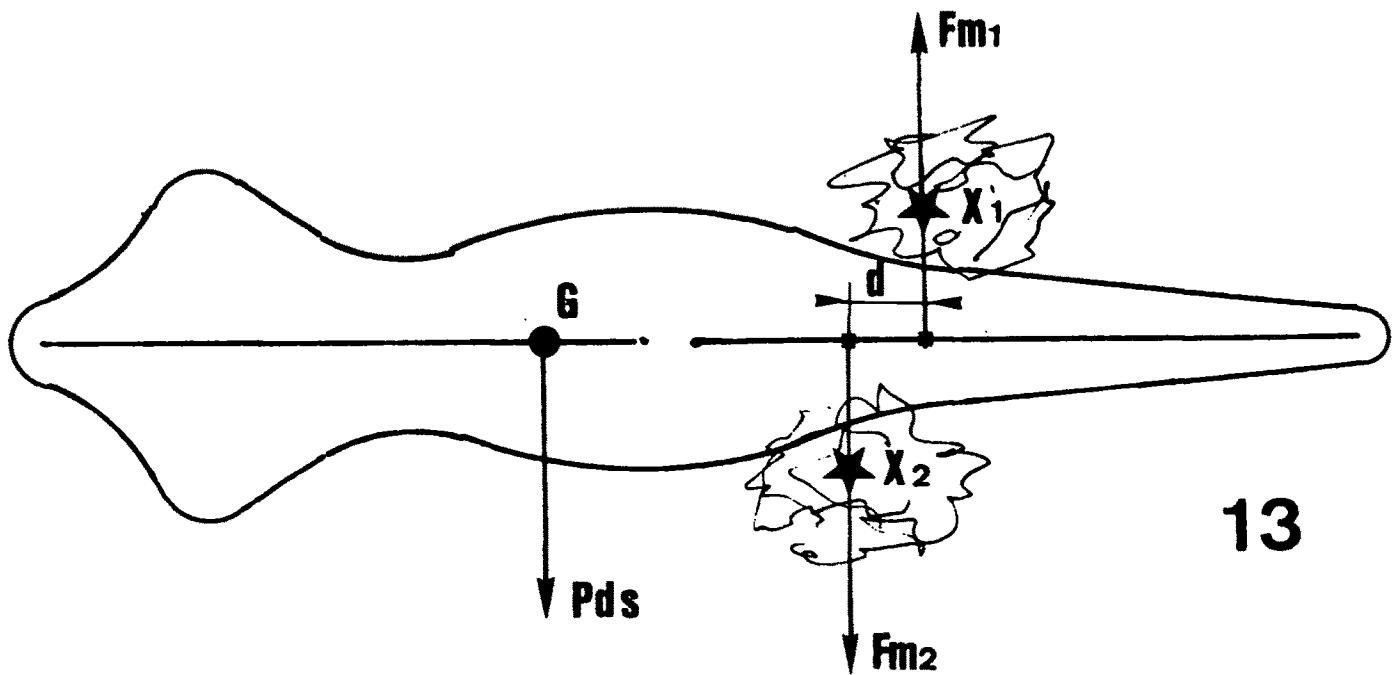


Fig. 13. *Gomphonema acuminatum*, Hypothèse de Drum & Hopkins (1966), analyse des forces, contraction des microfibrilles en contact avec deux blocs de matière organique sans point d'appui.

Fig. 13. *Gomphonema acuminatum*, Drum & Hopkins (1966) hypothesis, force analysis, fibrils contracting in contact with two aggregates of organic matter without contact point.

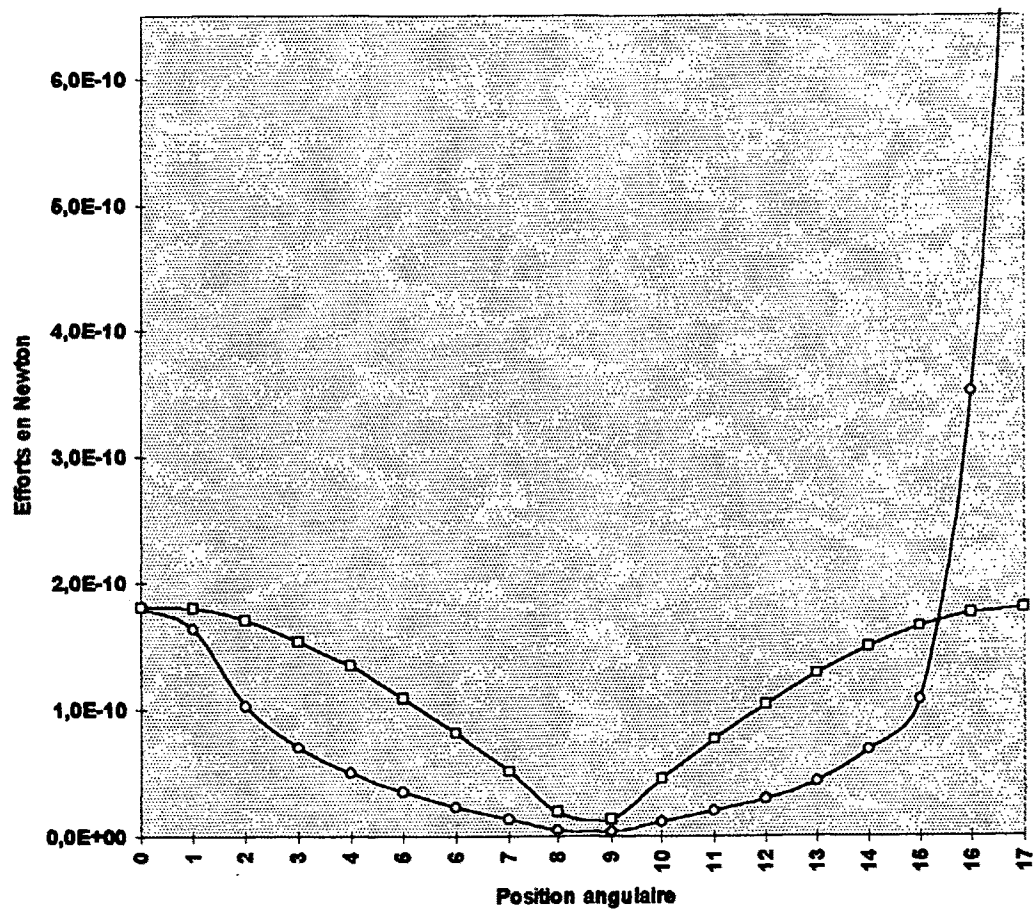


Fig. 14. Efforts minimums des microfibrilles pour un équilibre statique en chaque point de la rotation verticale de la diatomée. Ronds : Hypothèse de Drum & Hopkins (1966). Carrés : Hypothèse de Edgar & Pickett-Heaps (1983).

Fig. 14. Minimum strains of fibrils for a static equilibrium at each point of the diatom's vertical rotation. Circles : Drum & Hopkins (1966) hypothesis. Squares : Edgar & Pickett-Heaps (1983) hypothesis.

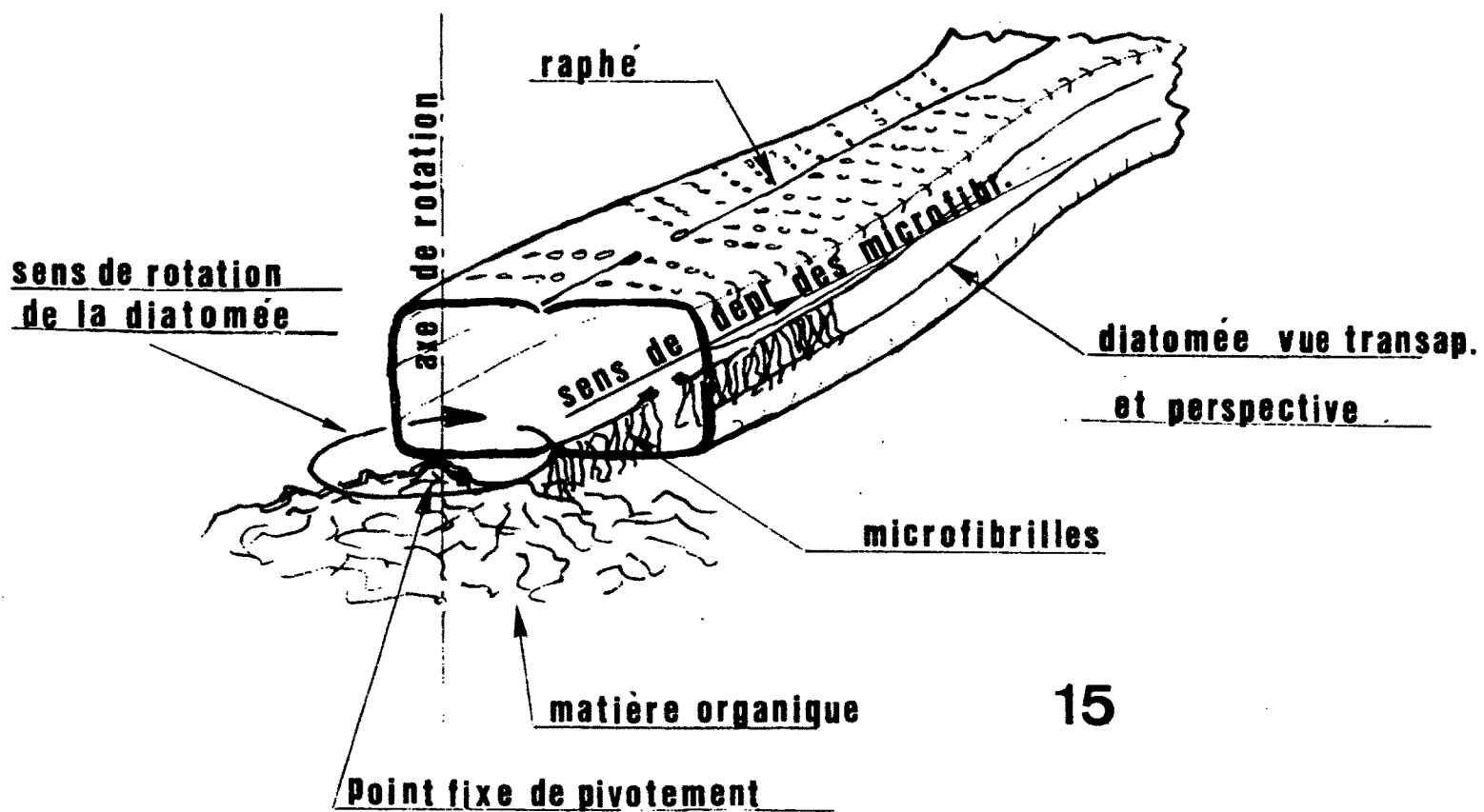


Fig. 15. *Gomphonema acuminatum*, Hypothèse de Edgar & Pickett-Heaps (1983). Mouvement de rotation due au glissement des microfibrilles dans le raphé.

Fig. 15. *Gomphonema acuminatum*, Edgar & Pickett-Heaps (1983) hypothesis. Rotation movement caused by microfibrils gliding in the raphe.

entraîner nécessairement la chute. Pourtant les observations permettent de voir clairement que, suite à une rotation, la diatomée exécute un mouvement apical sans rupture d'adhérence. Or, ceci n'est possible que si le point de rotation est très proche du raphé, ou s'il en est éloigné, il faut qu'il se déplace spontanément. Mais alors, les microfibrilles doivent prendre appui, avant la rupture de contact du point de rotation, sur d'autres aspérités de la matière organique, ce qui paraît bien difficile, compte tenu de l'exiguïté du support visible sur les photos.

## Conclusion

L'application de la biomécanique dans le cycle d'études des mouvements des diatomées nous a permis de tester quatre mouvements spécifiques non encore décrits : l'équilibre dynamique chez *Rhoicosphenia abbreviata* (Bertrand 1991), le pivotement polaire de *Eunotia pectinalis* (Bertrand 1993 b), le mouvement transapical de *Cocconeis pediculus* (Bertrand 1995) et le mouvement polaire de *Gomphonema acuminatum* que nous venons d'examiner. Des trois hypothèses testées pour comprendre ces mécanismes, celles de Drum

& Hopkins (1966) et Edgar & Pickett - Heaps (1983) ont été constamment mises à contribution : ce sont elles qui expliquent le mieux, semble-t-il, la totalité des phénomènes décrits. Dans les 3 premières études, la théorie de Drum & Hopkins (1966) et Hopkins & Drum (1966) permet de saisir correctement les particularités de ces mouvements. Par contre, dans le mouvement polaire de *G. acuminatum* l'hypothèse de Edgar & Pickett - Heaps (1983) semble la mieux adaptée car, outre l'évidente simplicité du mode de fonctionnement (ce qui ne constitue pas une preuve), elle permet une bonne adéquation entre les phénomènes observés, quoiqu'avec réserve, et les exigences de la biomécanique, tout au moins dans cette application précise. Toutefois, les efforts développés seraient beaucoup plus importants, ce qui semble être un handicap. Cependant, la dernière hypothèse (Edgar & Pickett - Heaps 1983) résout mieux le mouvement apical des diatomées, ainsi que les déplacements de la matière organique sur le raphé. Ces mouvements, généraux ou spécifiques, devraient nous aider à imaginer une théorie des mouvements des diatomées dans le contexte limité de la biomécanique qui, alliée à une connaissance

plus approfondie du fonctionnement biologique de la cellule, devrait conduire à l'élaboration d'une hypothèse cohérente. Toutefois, d'autres singularités mériteraient d'être étudiées telles que : l'équilibre dynamique des *Nitzschia*, *Cymatopleura*, *Entomoneis* et des *Surirella* lorsqu'elles progressent uniquement sur un angle possédant le raphé et le mouvement transapical des *Surirella* lorsqu'elles sont en appui sur 2 raphés. Evidemment, dans une nouvelle hypothèse, il sera indispensable d'en rendre compte. De même cette nouvelle hypothèse devra résoudre les lacunes du système Edgar & Pickett - Heaps (1983) comme nous le montrons dans l'étude de *Rhoicosphenia*, tel le passage à grande vitesse dans le sens apical, des microfibrilles dans le raphé, leur accrochage sur le plasmalème, leur introduction dans les pores centraux et leur progression longitudinale dans un raphé parfois coudé perpendiculairement au sens apical. Toutes ces contradictions devront obligatoirement être levées avant de pouvoir, peut-être, conclure sur la nature réelle du mouvement des diatomées.

#### Remerciements

L'auteur remercie particulièrement les lecteurs pour leurs judicieuses réflexions ainsi que sa famille pour l'aide apportée et son ami W. Güttinger.

#### Travaux cités

- Bertrand J. 1991. — Mouvements des diatomées -I- L'équilibre dynamique de *Rhoicosphenia abbreviata*. *Cryptogamie Algol.*, 12 (1) : 21-29.
- Bertrand J. 1992. — Mouvements des diatomées -II- Synthèse des mouvements. *Cryptogamie Algol.*, 13 (1) : 49-71.
- Bertrand J. 1993a — La densité des diatomées benthiques : une nouvelle méthode de mesure (vitesses différentielles). *Cryptogamie Algol.*, 14 (1) : 21-35.
- Bertrand J. 1993b -Mouvements des diatomées -III- Le pivotement polaire vertical de *Eunotia pectinalis* (Kütz.) Rab. Essai de quantification des forces. *Cryptogamie Algol.*, 14 (4) : 157-172.
- Bertrand J. 1995. — Mouvements des diatomées -IV- Le mouvement transapical de *Cocconeis pediculus* Ehrenberg. *Cryptogamie Algol.*, 16 (1) : 1-20.
- Compère P. 1995. — *Gomphonema zairense* sp. nov. from the Tshopo Waterfalls (Kisangani, Zaïre). *Diat. Res.*, 10 (1) : 31-37.
- Drum R.W. & Hopkins J.T. 1966. — Diatom locomotion : An explanation. *Protoplasma*, Bd. LXII / 1 : 1-33.
- Edgar L. A. 1979. — Diatom locomotion-Ph. D. Thesis, University of Bristol, 2 vol.
- Edgar L.A. & Pickett-Heaps J.D. 1983. — The mechanism of diatom locomotion. An ultrastructural study of the motility apparatus. *Proc. R. Soc. Lond.* B281 : 331-343.
- Germain, H. & Le Cohu R. 1981. — Variability of some features in a few species of *Gomphonema* from France and the Kergelen Islands (South Indian Ocean). *Proc. 6<sup>th</sup> Int. Diatom. Symp.*, Budapest 1980 : 167-174.
- Güttinger W. 1992. — *Collection of S.E.M. micrographies of diatoms*-O. Koeltz Pub. Koenigstein WG. Série 4 à 6,- 151 plates.
- Harper M.A. 1967. — Locomotion of diatom, and «climbing» of blue green algae. Ph. D. Thesis, University of Bristol : 171 p.
- Hopkins J.T. & Drum R.W. 1966. — Diatom motility : an explanation and a problem. *Br. Phycol. Bull.*, 3 (1) : 63-67.
- Jahn R. 1986. — A study of *Gomphonema augur* Ehr. The structure of the frustule and its variability in clones and population. *Proc. 8<sup>th</sup> Int. Diatom Symp.*, Paris 1984 : 191-204.
- Kociolek J.P. & Stoermer E.F. 1988. — Géographic distribution and variability of the diatom *Gomphonema ventricosum* Grégory. *Nova Hedvigia*, 45 : 223-236.
- Kociolek J.P. & Stoermer E.F., 1990. — Taxonomy and ultrastructure of some *Gomphonema* and *Gomphoneis*, taxa from the upper Laurentian Great Lakes. *Can. J. Bot.*, 69 :1557-1576.
- Kociolek J.P. 1992. — Valve ultrastructure and systematic position of *Gomphonema kaznakowi*. *Diat. Res.*, 7 (2) : 259-265.
- Krammer K. & Lange-Bertalot H. 1986. — Bacillariophyceae, Teil 1, Naviculaceae, Band 2/1 von : *Die Süßwasserflora von Mitteleuropa* : 876 p, 206 Taf.
- Krammer K. & Bertalot, H. 1991. — Bacillariophyceae, Teil 4, Achnantaceae. Kritische ergänzungen zu *Navicula* (Lineolatae) und *Gomphonema*, Band 2/4 von *Die Süßwasserflora von Mitteleuropa* : 437 p.
- Laralde J.P. 1981. — *Mécanique statique-Méthode graphique*. Masson, Paris : 200 p.
- Moureau M. 1996. — *Guide pratique pour le système international d'unités (SI)*. Deuxième édition. Ed. Technip, Paris : 46 p.
- Nultsch W. 1957. — Die Bewegung der Diatomeen. *Mickrokosmos*, 46 : 220-227.
- Reichard E. & Lange-Bertalot H. 1991. — Taxonomische Revision des Artenkomplexes um *Gomphonema angustatum*, *G. dichotomum*, *G. intricatum*, *G. vibrio* und ähnliche taxa. *Nov. Hedw.*, 53 (3/4) : 519-544.
- Voilquin M. 1989. — *Géométrie descriptive*. Dunod, Paris. T.1 : 280 p. T.2 : 364 p.
- Wagner J. 1934. — Beitrag zur Kenntnis der *Nitzschia putrida* Becke insbesondere ihrer Bewegung. *Arch. Protistenk.*, 82 : 86-113.