

**Recherche des corrélations dans le thalle  
de la Phéophycée *Bachelotia antillarum*  
3: corrélations entre le système rampant  
et les filaments dressés,  
et discussion générale sur les corrélations**

Sanaa SHANAB et Mahmoud Hafez ABDEL RAHMAN

Département de Botanique, Faculté des Sciences,  
Université du Caire, Egypte.

**RÉSUMÉ** - Chez *Bachelotia antillarum* (Grunow) Gerloff (Phéophycée, Ectocarpales), algue constituée d'un nématothalle hétérotriche, le maintien en culture de filaments - ou de segments de filaments - isolés a permis de préciser les corrélations qui existent entre filaments dressés (FD) et filaments rampants (FR), qui sont soit des filaments rampants principaux: FRP, soit des filaments rampants secondaires: FRS.

Les FD ont été utilisés soit munis, soit dépourvus de leur cellule-mère (CM, c'est-à-dire la cellule de FR par laquelle ils sont portés) et placés soit dans leur position normale verticale, soit en position horizontale.

Le développement obtenu à partir de FD réduits à leur cellule initiale montre que celle-ci est polarisée dès l'origine, qu'elle possède le pouvoir de former à la fois un FD et un FR et que la présence d'une CM n'est pas indispensable; toutefois, si cette dernière est absente et si la cellule initiale est en position couchée, la fréquence de formation d'un FD est fortement réduite. Les FD jeunes - mais encore dépourvus de méristème - ont une autonomie déjà affirmée et donnent quelles que soient les conditions un FD adulte. Enfin, les FD adultes (à méristème), après isolement, continuent leur développement; toutefois, leur zone basale reste inchangée et - surtout en position horizontale - leur zone apicale produit, à partir de la cellule terminale, un FR toujours accompagné d'un méristème néoformé à sa proximité. La polarité, forte chez les FD jeunes, est remplacée chez les adultes par une bipolarité qui se trouve stimulée par la position couchée.

Lorsque le thalle est amputé de ses FD, l'induction et la croissance des FRP et des FD ne sont pas modifiées alors que chez les FRS elles sont stimulées.

Les résultats obtenus au cours de l'ensemble de ces recherches sur les corrélations ont trait essentiellement à la polarité, à la dominance apicale et à un certain nombre d'inhibitions et de stimulations au sein du thalle.

La polarité semble uniforme chez les FR alors qu'elle est variable tout au long des FD. La structure des FD ne permet pas d'envisager chez ceux-ci l'existence d'une dominance apicale. Il en existe une au contraire chez le système rampant, mais ses caractères sont tout-à-fait particuliers. Elle n'est exercée que par la cellule apicale et se manifeste à la fois par une présence des FRP et par une inhibition, strictement limitée à la cellule sous-apicale, de

la ramification; en outre, la présence n'est pas due à une inhibition des FRS car ni leur séparation du thalle ni la décapitation du FRP n'entraîne une stimulation de leur croissance. Cette dominance "non corrélatrice" ne peut être expliquée entièrement par une cause de nature trophique ni par une action humorale; elle pourrait tenir à une croissance qui aurait des caractéristiques différentes chez les FRP et les FRS.

Il existe des corrélations d'inhibition des divisions intercalaires chez les FR, ainsi que des divisions "obliques" (qui sont à l'origine des FRS). En outre, un contrôle est exercé par les FRP, ainsi que par les FD, sur les FRS. Enfin, le système dressé reçoit une stimulation du système rampant, et réciproquement.

**ABSTRACT** - The Phaeophyceae *Bachelotia antillarum* (Grunow) Gerloff (Ectocarpales) is constituted of a heterotrichous nematothallus. Results of cultivation of filaments - or segments of filaments, - reveal the existing correlations between erect filaments (FD) and prostrate filaments (FR), the last ones being main prostrate filaments (FRP) or secondary prostrate filaments (FRS).

The FD have been used comprising their mother cell (CM = the FR cell that supports them) or not, and maintained in their normal vertical position or in a horizontal position.

According to the development of FD constituted of their initial cell only, it can be inferred that: 1) this initial cell is genuinely polarized, 2) it can generate simultaneously one FD and one FR, and 3) the presence of the CM is not necessary; nevertheless, if this CM is lacking and if the initial cell is in horizontal position, the frequency of FD formation is strongly reduced. Young FD - but still devoid of meristem - are autonomous and develop an adult FD in all conditions. Moreover, the adult FD (with meristem) go on in developing after excision; nevertheless, their basal zone don't varies and - especially in horizontal position - their apical zone generates from the terminal cell, one FR with always a neoformed meristem in its vicinity. The polarity is strong in the young FD but is replaced in the adult filaments by a bipolarity and this is stimulated in horizontal position.

In thalli in which FD have been suppressed, induction and growth of FRP and FD are not modified but they are stimulated in FRS.

During all these researches on the correlations, the results are essentially referred to the polarity, the apical dominance and a number of inhibitions and stimulations into the thallus.

The polarity seems to be uniform in the FR but it is variable all along the FD; the conditions in the FD don't permit to suppose an apical dominance in them, but reversely there are one in the creeping system, with very peculiar characters. It is caused by the apical cell only and expressed by a precedence of the FRP and by an inhibition of the ramification strictly restricted to the subapical cell; moreover, as neither the isolation of the FRP nor its decapitation result in a growth stimulation of the FRS, the precedence cannot be attributed to an inhibition of them. Such a "no correlative" dominance cannot be completely explained neither by a trophic cause nor by a hormonal process; it could be related to a growth of different characteristics in the FRP and the FRS.

Correlations of inhibition of the intercalary divisions and of the "oblique divisions" (initiating the FRS) are existing in the FR. FRP and FD are controlling the FRS; the erect system is stimulated by the prostrate system, with reciprocity.

**MOTS CLÉS** : morphogenèse, corrélations, nematothalle, *Bachelotia*, Ectocarpales, Phéophycées.

## INTRODUCTION

Parmi les rares travaux qui ont eu pour objet l'étude des corrélations chez des algues de type nématothallien, aucun n'a envisagé de rechercher celles qui pourraient exister entre des filaments rampants et les filaments dressés qu'ils portent (Shanab & Abdel Rahman, 1989).

Afin de réduire cette lacune, on a entrepris de rechercher si de telles corrélations existent chez la Phéophycée *Bachelotia antillarum* (Grunow) Gerloff (Ectocarpales), utilisée déjà avec succès dans des recherches de morphogénèse (Shanab, 1989; Shanab & Abdel Rahman, 1988a, 1988b, 1989; Shanab *et al.*, 1988; Shanab & Magne, 1985).

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'origine du matériel et la structure du thalle de *B. antillarum* ont été indiquées dans une précédente publication (Shanab & Abdel Rahman, 1988a), ainsi que les conditions de culture (Shanab, 1989).

La méthode opératoire a consisté, sur des thalles déjà développés, à séparer du thalle soit des filaments dressés, soit des filaments rampants, soit encore des segments des uns ou des autres, et à en étudier le comportement en culture, comparativement à leur comportement dans le thalle complet. Pour les maintenir dans l'orientation voulue, on a utilisé leur capacité naturelle d'adhérer au substrat (Shanab & Magne, 1985).

Les expériences ont duré soit 4 jours (thalles sans système rampant), soit 3 jours (thalles sans système dressé). Elles ont toutes été exécutées deux fois et, sauf dans le second de ces cas, chaque sujet expérimental a comporté 50 individus.

Les sujets expérimentaux ont été dessinés à grossissement constant à la chambre claire avant et après expérience, avec les mêmes conventions que dans des publications précédentes (cf. Shanab, 1989; Shanab & Abdel Rahman, 1989). Les résultats sont récapitulés sous forme semi-schématique dans les figures jointes, accompagnées par l'indication de la fréquence des mitoses assortie d'un intervalle de confiance à  $\pm 5\%$ .

## EXPÉRIENCES ET RÉSULTATS

### A. Effet de la suppression du système rampant

La suppression du système rampant a pour conséquence immédiate de rendre les filaments dressés indépendants et de rompre ainsi toutes les relations qu'ils pourraient avoir entre eux: le système dressé est amené à l'état de filaments isolés. Le comportement de ceux-ci a été analysé en partant 1) de filaments encore constitués seulement de leur cellule initiale, 2) de filaments encore jeunes (non pourvus de méristème différencié) et enfin 3) de filaments adultes chez lesquels






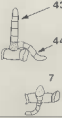


	Position verticale		Position horizontale		
	Avec cellule-mère	Sans cellule-mère	Avec cellule-mère	Sans cellule-mère	
Avant					
Après					
Mitoses (cell./j.)	(1) (2) (3)	6.67 ± 0.90	2.67 ± 0.63 1.68 ± 0.44 0.99 ± 0.19	7.20 ± 0.87	1.95 ± 0.68 0.98 ± 0.49 0.97 ± 0.19

Figure 1 - Effet de la suppression du système rampant sur les filaments dressés réduits à leur cellule initiale. [(1): dans l'ensemble filaments rampants - filaments dressés. - (2): dans les filaments dressés seulement. - (3): dans les filaments rampants seulement].

on peut distinguer une zone basale, une zone méristématique et une zone adulte (cf. Shanab & Abdel Rahman, 1988a, fig. 1).

Chaque filament dressé naît sur une cellule de filament rampant, sa cellule-mère. Dans l'impossibilité de déterminer si cette cellule-mère doit, ou non, être considérée comme partie intégrante du filament dressé, les expériences ont été conduites parallèlement avec des filaments soit pourvus, soit dépourvus de cellule-mère.

### 1. Filament dressé à l'état de cellule initiale: Figure 1

Chez *B. antillarum*, la cellule initiale d'un filament dressé se distingue très tôt de ses voisines par sa position dorsale sur sa cellule-mère, ainsi que par son axe de développement vertical et non oblique par rapport à celui de cette dernière, ce qui est le cas pour les initiales de filaments rampants.

On peut se demander si cette particularité morphogénétique lui est propre, c'est-à-dire endogène, ou bien si elle dépend de la cellule-mère, ou encore si elle est liée à des facteurs externes.

Les résultats des expériences, récapitulés sur la figure 1, permettent de dégager les points suivants.

Tout d'abord, en présence de cellule-mère, la cellule initiale ne produit toujours qu'un filament dressé. Celui-ci s'allonge rapidement par des mitoses rapprochées dont toutes les cellules néoformées peuvent être le siège: il n'y a pas encore d'individualisation d'une zone méristématique. On constate aussi que l'orientation (verticale ou horizontale) de la cellule apicale est sans effet sur la suite du développement qui aboutit presque toujours à un filament de type dressé; ainsi, l'orientation de croissance de la cellule apicale est déterminée dès son origine.

En l'absence de cellule-mère, en revanche, la cellule initiale produit un filament rampant en plus du filament dressé; toutefois, l'activité néoformatrice se trouve fortement réduite par comparaison avec le cas précédent, ainsi que le montre l'examen des fréquences de mitoses (2,67 et 1,95 contre 6,67 et 7,20). En même temps, on note que cette fois l'orientation intervient; en effet, la production de filaments dressés conserve une valeur comparable à celle qu'elle avait dans l'expérience précédente si l'orientation normale a été conservée, tandis qu'elle chute de moitié si la cellule apicale est maintenue horizontalement.

On remarque en outre que, lorsque la cellule-mère est présente, elle est la seule à former dans tous les cas un filament rampant; en son absence, c'est la cellule initiale qui, en plus de la formation d'un filament dressé, assure la production d'un filament rampant à son pôle proximal. Ainsi, la cellule initiale de filament dressé possède déjà toutes les potentialités pour l'élaboration d'un thalle complet. La présence d'une cellule-mère n'est nécessaire pour la production d'un filament dressé que dans le cas d'une orientation horizontale et, de plus, ce rôle est limité: il y a encore 40% de réussite si elle est supprimée.

Enfin, l'observation déjà faite (Shanab & Abdel Rahman, 1989) qu'un système dressé ne semble pas pouvoir exister sans un système rampant, se trouve confirmée.

## 2. Filament jeune (sans méristème différencié): Figure 2

L'ensemble des résultats (Figure 2) montre que, à partir du moment où il est constitué de plusieurs cellules - tout en étant encore à croissance apicale, - le filament dressé se comporte de façon autonome: ni l'orientation ni la présence (ou l'absence) de la cellule-mère n'ont d'influence sur la suite de son développement; celui-ci conduit à la formation d'un filament de type dressé à méristème intercalaire, qui s'oriente toujours verticalement.

Là encore, lorsqu'elle est présente, la cellule-mère donne invariablement naissance à un filament rampant; ceci n'empêche pas la cellule basale du filament dressé d'en produire elle aussi, mais avec une fréquence moindre (surtout si le filament dressé est maintenu verticalement). Lorsque la cellule-mère est absente, la cellule basale du filament dressé la remplace dans cette fonction, avec une efficacité comparable.





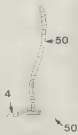
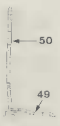
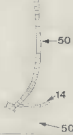
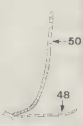
	Position verticale		Position horizontale	
	Avec cellule-mère	Sans cellule-mère	Avec cellule-mère	Sans cellule-mère
Avant				
Après (1)				
Mitoses (2)	$13,55 \pm 1,74$	$14,57 \pm 1,84$	$12,63 \pm 1,26$	$8,88 \pm 1,20$
(3)		$12,17 \pm 1,49$		$7,36 \pm 0,97$
(cell./j.) (4)		$2,40 \pm 0,35$		$1,52 \pm 0,23$

Figure 2 - Effet de la suppression du système rampant sur des filaments dressés jeunes (sans méristème différencié). [(1): les parties grisées représentent les cellules qui ont persisté sans subir de divisions. - (2): dans l'ensemble filaments rampants + filaments dressés. - (3): dans les filaments dressés seulement. - (4): dans les filaments rampants seulement].

La croissance du filament dressé pendant cette expérience conduit à la réalisation d'un filament adulte comportant les trois zones basale, méristématique et adulte. Mais son étude attentive montre que ses cellules terminales (cellule apicale + 2 à 5 cellules suivantes) ainsi que ses 2 ou 3 cellules les plus basales, sont respectivement les cellules terminales et basales du filament jeune d'origine; elles n'ont donc subi aucune division et se retrouvent inchangées après l'expérience.

### 3. Filament dressé adulte: Figure 3

D'emblée, les individus comportent les trois zones étagées caractéristiques dont l'individualité est ensuite conservée durant toute la durée de l'expérience. La zone méristématique continue à fonctionner normalement tandis que la zone basale persiste sans s'accroître. Toutefois cette dernière, comme au cours des expériences précédentes, produit des filaments rampants, surtout lorsque la cellule-mère a été supprimée; mais cette fonction n'est plus strictement l'apanage

	Position verticale		Position horizontale	
	Avec cellule-mère	Sans cellule-mère	Avec cellule-mère	Sans cellule-mère
Avant				
Après (1) (2)				
Mitoses	(3) 0.28 ± 0.26	0.05 ± 0.07	1.00 ± 0.38	4.12 ± 0.96
(4)	0.10 ± 0.10	2.16 ± 0.26	0.23 ± 0.15	4.84 ± 0.73
(cell./j.)	(5) 23.52 ± 2.17	21.02 ± 2.08	26.16 ± 2.62	33.10 ± 4.52
(6)	23.90 ± 2.53	23.23 ± 2.41	27.39 ± 3.15	42.06 ± 6.21

Figure 3 - Effet de la suppression du système rampant sur des filaments dressés adultes (avec méristème différencié). - (1): les parties grisées représentent les cellules qui ont persisté sans subir de division. - (2): les nombres sont relatifs aux sujets qui ont formé le filament indiqué par la flèche. - (3): dans le filament néoformé à l'apex. - (4): dans le (ou les) filament(s) rampant(s) né(s) des cellules de la zone proximale. - (5): dues à l'activité de la zone méristématique. - (6): total des trois régions (3), (4) et (5).

de la cellule basale car elle s'étend aux deux cellules situées au-dessus, avec une fréquence décroissante à partir de la base. Ainsi, pour ne prendre comme exemple que les filaments de type dressé privés de cellule-mère et maintenus verticalement, la formation d'un filament rampant est intervenue chez 27 individus à partir de la cellule basale, chez 15 à partir de la suprabasale et chez 6 seulement à partir de la suivante (résultat non consigné sur la figure 3).

La zone apicale exprime ici une potentialité qui n'était pas apparue au cours des expériences précédentes: la production d'un filament de type rampant à partir de la cellule apicale elle-même. Ce phénomène, qui est particulièrement marqué lorsque le filament est horizontal et privé de cellule-mère, s'accompagne toujours de la néoformation d'une zone méristématique dans la partie apicale du filament dressé. La présence de ce méristème à cette place est un témoignage d'une modification des interactions corrélatives au sein du filament, se traduisant par l'initiation d'un deuxième méristème.

Mieux que les précédentes, cette expérience rend sensible l'évolution du filament dressé vers son état définitif: alors que la zone méristématique produit de nouvelles cellules, celles qui sont déjà formées passent à l'état de repos et les plus âgées à celui de sénescence. Ce dernier état semble favoriser la formation de filaments rampants; sur la figure 3 en effet, ainsi que sur les deux précédentes, on peut remarquer que ces filaments ne prennent naissance que sur les cellules les plus âgées qui, en principe, sont destinées à ne plus se diviser.

## B. Effet de la suppression du système dressé

L'expérimentation dans ce cas a été restreinte à un petit nombre d'individus et n'a pas été évaluée quantitativement. Les conditions sont en effet beaucoup plus contraignantes: l'expérience exige que l'on parte de thalles déjà âgés (10 jours) et ceux-ci présentent des initiums de filaments dressés de tous âges qu'il est difficile de détruire à coup sûr sans léser les cellules voisines; aussi les plus jeunes, constitués d'une seule cellule, ont-ils été laissés en place.

Après avoir été ainsi mutilés, les thalles ont été remis en culture durant trois jours, ce qui permet une croissance suffisante pour apprécier, par l'observation directe, le développement des différentes catégories de filaments.

Les résultats d'ensemble n'ont statistiquement qu'une signification assez restreinte. Ils ont toutefois permis des remarques importantes.

En ce qui concerne l'action de la mutilation sur la croissance, les résultats sont variés. La croissance du filament rampant principal semble se poursuivre comme auparavant; il en est de même pour les filaments dressés (à l'état d'ébauches unicellulaires au début de l'expérience). Celle des filaments rampants secondaires, au contraire, semble plus active que dans les conditions normales; il y aurait donc compétition entre les filaments rampants secondaires et les filaments dressés. Curieusement, on constate que l'ablation d'un filament dressé porté par une cellule-mère qui a produit aussi un filament rampant secondaire ne perturbe pas la croissance de ce dernier, tandis que, s'il s'agit d'un filament dressé dont la cellule de base porte un filament rampant, son ablation entraîne un blocage du développement de ce dernier (Figure 4, respectivement A et B).

L'action de la mutilation sur l'induction de nouveaux filaments rampants ou dressés est variable elle aussi et semble suivre en parallèle l'action sur la croissance: alors que la formation de nouveaux filaments dressés se poursuit avec une fréquence inchangée, celle des filaments rampants secondaires semble stimulée.

## DISCUSSION

Une cellule initiale de filament dressé ne se forme que sur un filament rampant; il est donc évident que le système dressé est induit par le système rampant.

Le comportement de la cellule initiale au cours des expériences a démontré qu'elle possède les potentialités de former aussi bien des filaments rampants qu'un filament dressé, ce dernier phénomène constituant son programme morphogénétique normal. Toutefois, ce programme peut être modifié puisque, lorsqu'elle est placée en position horizontale, elle produit avec une fréquence



élevée (50%) un filament rampant au lieu d'un filament dressé en absence de sa cellule-mère, mais aucun en présence de celle-ci: la position horizontale a un effet stimulateur sur la production de filaments rampants. Cet effet n'est plus apparent si on remplace la cellule initiale par un filament dressé jeune (Figure 2), mais il reparait avec un filament dressé adulte (Figure 3).

Enfin, cette série d'expériences montre que les caractéristiques du filament dressé varient en fonction de son âge et de son développement. A l'état encore unicellulaire, il est totipotent bien qu'influencable par les conditions externes. Devenu pluricellulaire mais encore jeune, il a acquis beaucoup plus d'indépendance; il est alors insensible à la position couchée, à l'absence de cellule-mère et même, exceptionnellement, à l'absence de système rampant. A l'état adulte enfin, son extrémité apicale peut initier un deuxième méristème.

### DISCUSSION GÉNÉRALE SUR LES CORRÉLATIONS

La régénération peut être obtenue à partir de cellules isolées de thalle rampant ou de thalle dressé, et l'analyse de la morphogenèse normale montre que la forme rampante précède nécessairement la forme dressée, ce qui peut être considéré comme un premier signe de différenciation.

1 - La polarité cellulaire constitue également un élément de différenciation. Révélée au moment de la régénération, par la nature des productions formées au pôle et à l'antipôle, elle manifeste le plus souvent une intensité variable, selon un gradient, d'une extrémité à l'autre du thalle, l'intensité en chaque point s'appréciant à la proportion de régénérations à polarité normale par rapport aux régénérations à polarité inverse.

Chez les algues de type nématothallien, la polarité peut être très faible ou nulle (*Druparnaldia*: Larpent, 1968b et 1968c; *Rhoduchorton*: Pearlmutter & Vadas, 1978) ou au contraire bien affirmée (*Acrochaetium*: Ducher, 1975; Larpent-Gourgaud & Larpent, 1973). Chez *B. antillarum*, elle est, dans le système rampant, d'une valeur uniforme semble-t-il (cf. Shanab & Abdel Rahman, 1989, fig. 6, 7 et 8) mais, dans les filaments dressés, elle est variable au contraire le long de l'axe: tout d'abord forte dans la zone basale, elle devient faible au niveau du méristème qui surmonte celle-ci, puis redevient forte dans la zone adulte distale. Cette condition a été rencontrée ailleurs, sinon chez des formes nématothalliennes, du moins chez des formes cladomothaliennes ou siphonées. Ainsi, chez *Griffithsia furcellata* (L. Hardy-Halos, 1971) et chez *Pseudobryopsis myra* (Mayoub, 1975), la polarité est d'une valeur plus faible dans la partie moyenne du thalle que dans les extrémités. En revanche, elle semble constante d'une extrémité à l'autre du thalle chez *Schottera nicaeensis* (Perrone-Pesola & Felicini, 1981). On pourrait être tenté de voir, chez *B. antillarum*, une relation causale entre la présence d'un méristème et de ses cellules embryonnaires, et la diminution de la polarité au même point, mais les conditions dans les trois algues qui viennent d'être citées, dont la croissance est apicale, infirment cette idée. Il serait bon d'explorer le gradient de polarité chez d'autres algues à croissance intercalaire, telles que les *Cutleria*, les *Desmarestia* ou les *Laminaires*; le seul tra-

vail dont on dispose sur ce sujet (Saga & Sakai, 1977) semble bien indiquer que, chez ces dernières, la polarité au sommet du stipe serait plus faible qu'ailleurs.

2 - La dominance apicale ne peut s'envisager au sein des filaments dressés ni même entre système rampant et filaments dressés, ainsi que le montre un examen même superficiel des conditions de leurs développements respectifs. En revanche, certains caractères des filaments rampants amènent à supputer son existence parmi ceux-ci. Il existe en effet une présence des filaments rampants principaux sur les filaments rampants secondaires, ce qui se traduit par une vitesse de croissance plus grande chez les premiers (cf. Shanab & Abdel Rahman, 1988a, fig. 2A et B), il existe aussi, dans les filaments rampants principaux, une inhibition de l'induction de la ramification de la cellule sous-apicale par l'apicale, inhibition qui est levée par la résection de cette dernière (Shanab, 1989). Ce sont bien là, en effet, des conditions qui, selon Thimann (1954) et Champagnat (1961, 1965), définissent la dominance apicale. Toutefois, ces conditions sont ici assorties de particularités remarquables. Ainsi, l'inhibition exercée par l'apicale est strictement limitée à la cellule sous-apicale et en outre se manifeste avec d'autant plus d'évidence que les conditions trophiques sont plus déficientes. En outre, l'apex détruit n'est pas remplacé par une ébauche latérale substituée à lui, mais régénéré par la cellule sous-apicale. Enfin, la décapitation n'entraîne aucune modification de l'induction ni de la vitesse de croissance des quelques ébauches situées au-dessous de la cellule apicale et, si celles-ci sont expérimentalement séparées de l'axe, leur croissance n'en est pas stimulée de façon significative (cf. ci-dessus, figure 1).

Les conditions sont donc très différentes de celles que l'on connaît chez les plantes supérieures (Champagnat, 1965; Phillips, 1969; Guern & Usciati, 1972; Miginic, 1974), chez le mycélium des champignons (Larpen, 1966) et même chez les algues à thalle cladomien, en dépit du fait que chez ces dernières la dominance apicale peut se présenter sous des aspects variés chez des formes pourtant assez comparables; ainsi, chez *Antithamnion* les cladomes principaux répriment l'allongement des cladomes secondaires (L'Hardy-Halos, 1971) tandis que chez *Apoglossum* ils en répriment l'induction (Abélard & L'Hardy-Halos, 1975; Abélard, 1977). Ces conditions sont à rapprocher de celles qui régissent chez *Draparnaldia* où la culture en milieu riche fait disparaître la présence de l'axe (Kerimian, 1970a, 1970b) et chez les protonémas de mousses où l'apex s'auto-régénère et où existe ce même rapport entre la présence de conditions trophiques contraignantes (obscurité) et des manifestations de dominance de la part de l'apex. Larpen-Gourgaud (1969), qui a fait connaître ce phénomène, a pu dans certains cas en obtenir la réversion par un apport de glucose; la création de conditions de milieu analogues a été tentée pour *B. antillarum* au cours de ce travail mais malheureusement sa croissance à l'obscurité cesse très rapidement et les essais d'alimentation en hétérotrophie par de l'éthanol, de l'acide glycolique et du glucose n'ont donné aucun résultat (inédit): il semble que cette espèce soit photoautotrophe obligatoire, comme les Chaetophorales étudiées par Larpen-Gourgaud & Larpen (1970) et le *Vaucheria dichotoma* (Aberg, 1978).

Les hypothèses tendant à expliquer le mécanisme de la dominance apicale font appel essentiellement, soit à une cause trophique (l'apex détournerait à son profit les métabolites), soit à l'intervention de substances hormonales, soit même

à ces deux causes réunies. Le cas particulier de *B. antillarum* peut-il être rattaché à l'une d'elles?

Les tentatives d'appliquer à des algues des substances de croissance actives chez les plantes supérieures se sont multipliées. Bien que de sérieuses réserves aient été exprimées (voir en particulier Buggeln, 1976; Taylor & Wilkinson, 1977), certaines ont obtenu des effets positifs (Moss, 1965; Perrone & Felcini, 1974; Borowczak *et al.*, 1977; Fries, 1977; Chamberlain *et al.*, 1979; Gorham, 1979; Dworetzky *et al.*, 1980). Toutefois, tous ces travaux concernent uniquement des formes pseudoparenchymateuses ou même massives, alors que des essais sur du matériel filamenteux (prothalles de Laminaire) comparable à *B. antillarum* ont conduit à un échec complet (Cosson, 1979).

Au cours du présent travail, on n'a pas employé de substances de croissance. Leur intervention chez *B. antillarum* est en effet très douteuse, les conditions qu'on y rencontre s'éloignant notablement de celles qui existent chez les plantes supérieures: la présence de l'axe n'est pas de nature corrélatrice et l'inhibition exercée par l'apicale ne s'applique strictement qu'à la cellule sous-apicale, ce qui s'accorde très mal à l'hypothèse d'une inhibition exercée par une substance issue de l'apex et dont la concentration décroîtrait progressivement à partir de celui-ci. On est ainsi conduit, au moins provisoirement en attendant de nouvelles investigations, à récuser l'hypothèse hormonale chez *B. antillarum*.

L'hypothèse d'un détournement trophique trouve un de ses meilleurs arguments dans le fait, souvent constaté chez les plantes supérieures, qu'en conditions de nutrition déficiente la dominance apicale se trouve renforcée alors qu'en milieu riche elle est au contraire atténuée. Or c'est bien ce que l'on observe chez *B. antillarum*: la capacité de ramification de la cellule sous-apicale, après suppression de l'apicale, est d'autant plus forte que la lumière fournie est plus faible. On pourrait donc admettre que les indices de dominance qui ont été constatés, résultent d'un détournement trophique au bénéfice de la cellule apicale. Toutefois, si cela était, un passage du régime de lumière faible à celui de lumière forte - celle-ci entraînant en principe un accroissement de substances trophiques disponibles - devrait, chez des filaments décapités, s'accompagner d'une augmentation de la fréquence de ramification: celle-ci est en effet stimulée par une élévation du niveau d'énergie lorsque cette dernière passe de 16 à 40, puis à 60  $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (cf. Shanab & Abdel Rahman, 1988a, fig. 1, JL). Or c'est l'inverse qui se produit au niveau de la cellule sous-apicale, tandis qu'au-dessous d'elle l'induction de filaments rampants secondaires se trouve effectivement stimulée (cf. Shanab, 1989, fig. 3). L'hypothèse d'un détournement trophique, pas plus que la précédente, ne peut donc expliquer les phénomènes observés.

Il semble cependant possible de proposer une explication, au moins en ce qui concerne la prééminence de l'axe principal. L'étude de la croissance des différents types de filaments (cf. Shanab & Abdel Rahman, 1988a, fig. 2 et 3) a montré que la vitesse de croissance des axes est, dans les conditions employées, toujours supérieure à celle des filaments rampants secondaires, ce qui leur assure constamment la prééminence. La croissance différentielle des deux types de filaments rampants, aboutissant à une prééminence des filaments principaux, n'est donc pas de nature corrélatrice; elle résulte des caractéristiques différentes des deux types de filaments. Les autres cas décrits de dominance "non corrélatrice",

par exemple chez *Draparnaldia glomerata* (Larpent, 1968a; Kerimian, 1970a) peuvent sans doute être interprétés de la même manière.

L'induction des filaments dressés semble pouvoir, au moins provisoirement, se ramener à un phénomène de croissance. Elle accompagne en effet constamment celle des filaments rampants principaux, quelles que soient les conditions. En revanche, les conditions de leur allongement sont nettement différentes de celles de ces derniers.

Enfin, l'inhibition de la ramification de la cellule sous-apicale, que révèle la décapitation, s'éloigne des processus morphogénétiques que l'on rencontre ordinairement par des traits particuliers et même surprenants. C'est ainsi que l'on ne comprend pas comment cette inhibition peut être limitée à une seule cellule à l'exclusion de toutes les suivantes, alors que la "pression de mitose" est suffisante pour lui faire exécuter en moins de 48 h trois divisions cellulaires (cf. Shanab, 1989, fig. 2). Ce phénomène ne rappelle en rien le comportement, après ablation de la cellule apicale, de la cellule sous-apicale de la Phéophycée *Sphaeraria cirrosa*, le seul autre exemple étudié jusque-là chez une algue (Ducreux, 1977, 1983a, 1983b, 1984) et, en absence d'autres informations, il n'est actuellement pas possible d'en proposer une interprétation cohérente.

En définitive, il semble ne pas exister chez *B. antillarum* de système de corrélations réglant, au niveau de la ramification, la coordination du développement qui pourtant est nécessaire dans ce thalle structuré. Mais le présent travail a pu mettre en évidence l'existence d'une série de corrélations intercellulaires, les unes d'inhibition, d'autres de stimulation.

### 3 - Corrélations d'inhibition

Une inhibition des divisions intercalaires existe dans tout le système rampant, alors que les filaments dressés (parvenus à l'état adulte) ne connaissent dans les conditions normales que des divisions de ce type. Toutefois, dans certaines circonstances, elles peuvent elles-mêmes y être inhibées par l'acquisition d'une différenciation qui survient, soit dans les conditions normales par vieillissement, - et elle s'exerce alors essentiellement au niveau des zones A et B, - soit à la suite d'un traumatisme (cf. Shanab & Abdel Rahman, 1989).

Également, une inhibition des divisions "obliques" (celles qui sont à l'origine des FRS) dans la cellule sous-apicale des filaments rampants semble bien, dans les conditions normales, être exercée par la cellule apicale, ainsi qu'on l'a discuté plus haut (cf. Shanab & Abdel Rahman, 1989).

D'autre part, il existe un contrôle exercé par les filaments rampants principaux sur les filaments rampants secondaires. On a vu en effet que les caractéristiques de la croissance sont très différentes entre ces deux types de filaments et que, d'autre part, lorsqu'un filament secondaire est isolé, il prend aussitôt les fonctions et les caractéristiques d'un filament principal; celles-ci étaient donc réprimées lorsque le filament était relié à l'axe.

Une inhibition de l'induction et de la croissance des filaments rampants secondaires par les filaments dressés peut aussi être mise en évidence. Si en effet on supprime ces derniers (cf. ci-dessus: Effet de la suppression du système dressé), le développement des premiers se trouve stimulé. Mais ceci est difficilement explica-

ble si le filament rampant principal ne joue qu'un rôle de support; on est conduit au contraire à lui reconnaître un rôle de stimulateur vis-à-vis des filaments secondaires, en particulier des filaments dressés.

#### 4 - Corrélations par stimulation

La stimulation du système dressé par le système rampant, qui apparait ainsi à l'occasion de la résection des filaments dressés, a été mise en évidence de façon plus nette encore lors de l'étude des régénérations à partir des différentes zones des filaments dressés (cf. la discussion et les fig. 1 à 4 *in* Shanab & Abdel Rahman, 1989). On y a mis en évidence une induction du méristème par le système rampant; mais, à la réflexion, étant donné que la restauration d'un méristème ne peut avoir lieu, ainsi qu'on l'a démontré, qu'à partir d'une cellule encore douée de capacités embryonnaires, il s'agit d'une stimulation plutôt que

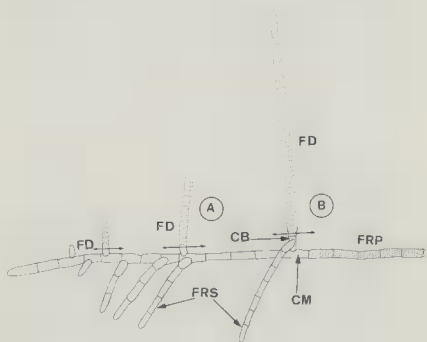


Figure 4 - Effet de la suppression d'un filament dressé sur le développement d'un filament rampant situé à sa base. En A: le filament rampant secondaire (FRS) dépend de la cellule-mère (CM) du filament dressé (FD); après ablation de celui-ci, sa croissance continue normalement. En B: le filament rampant dépend de la cellule de base (CB) du filament dressé; après ablation de celui-ci, sa croissance est bloquée (FRP: filament rampant principal).

d'une induction. Cette stimulation des filaments dressés est sans doute une des plus importantes corrélations au sein du thalle de *B. antillarum*. On ne sait malheureusement rien encore du déterminisme de l'induction de ces mêmes filaments: celle-ci semble accompagner presque automatiquement la croissance des filaments rampants principaux, et on ne peut pour le moment que la rattacher à celle-ci.

En retour, il existe une stimulation du système rampant par les filaments dressés. Ceci apparaît au cours d'observations réalisées à la suite de l'ablation de filaments dressés dont la cellule-mère ou la cellule de base a produit un filament rampant (ci-dessus, figure 4). Si celui-ci dépend de la cellule-mère, il continue à croître après l'ablation, ce qui prouve qu'il reçoit au moins une stimulation venant du filament principal (figure 4, A). Si, au contraire, il dépend de la cellule de base du filament dressé (figure 4, B), la suppression de ce dernier arrête totalement sa croissance. Il recevait donc auparavant une stimulation du filament dressé qui ne lui parvient plus, et en outre il ne reçoit pas, comme le filament rampant de la figure 4A, de stimulation du filament rampant principal. Or, la transmission de celle-ci ne peut être assurée que par la cellule de base; si cette transmission ne se fait pas, ce ne peut être que par une incapacité temporaire de celle-ci, due au traumatisme de l'ablation, ou par une incapacité fondamentale des cellules de type dressé à transmettre une information relative aux filaments rampants.

#### BIBLIOGRAPHIE

- ABÉLARD C., 1977 - Essai de mise en évidence des corrélations morphogènes entre les différents éléments d'un même cladome chez l' *Apoglossum ruscifolium*. *Bull. Soc. Phycol. France* 22: 111-122.
- ABÉLARD C. & L'HARDY-HALOS M.-T., 1975 - Corrélations morphogènes entre les différents cladomes d'une même fronde chez l' *Apoglossum ruscifolium*. Premiers résultats expérimentaux. *Botaniste* 57: 15-28.
- ABÉRG H., 1978 - Light and branch formation in the alga *Vaucheria dichotoma* (Xanthophyceae). *Physiol. Plant.* 44: 224-230.
- BOROWCZAK E., KENTZER T. & POTULSKA-KLESN B., 1977 - Effect of gibberellin and kinetin on the regeneration ability of *Fucus vesiculosus*. *Biol. Pl.* 19: 405-412.
- BUGGINK R.G., 1976 - Auxin, an endogenous regulator of growth in algae. *J. Phycol.* 12: 355-358.
- CHAMBERLAIN A.H.L., GORHAM J., KANE D.F. & LEWEY S.A., 1979 - Laboratory growth studies on *Sargassum muticum*. II: Apical dominance. *Bot. Mar.* 22: 11-19.
- CHAMPAGNAT P., 1961 - Dominance apicale, tropismes, épinastie. *Handb. Pflanzenphysiol.* 14 (1): 839-871.
- CHAMPAGNAT P., 1965 - Physiologie de la croissance et de l'inhibition des bourgeons: dominance apicale et phénomènes analogues. *Encycl. Plant Physiol.* 15 (1): 1106-1164.
- COSSON J., 1979 - Problèmes morphogénétiques posés et résolus à propos des gamétophytes de *Laminaria digitata*. *Rev. Algol. n.s.* 14: 79-80.

- DUCHER M., 1975 - Contribution à l'étude de la morphogenèse du thalle d'*Acrochaetium* sp. Thèse 3e cycle, Clermont, 47p.
- DUCREUX G., 1977 - Étude expérimentale des corrélations et des possibilités de régénération au niveau de l'apex de *Sphacelaria cirrosa*. *Ann. Sci. Nat. Bot. Biol. Vég.* 12e ser. 18 (2): 163-184.
- DUCREUX G., 1983a - Analyse séquentielle du fonctionnement de l'apex de *Sphacelaria cirrosa* (Sphacelariales, Phéophycées) et caractérisation des potentialités morphogénétiques des cellules initiales. *Cryptogamie, Algol.* 4: 37-53.
- DUCREUX G., 1983b - Isolement expérimental des cellules terminales de l'apex de *Sphacelaria cirrosa* (Sphacelariales, Phéophycées) et analyse comparée de leurs potentialités morphogénétiques. *Phycologia* 22 (4): 415-429.
- DUCREUX G., 1984 - Experimental modification of the morphogenetic behaviour of the isolated sub-apical cell of the apex of *Sphacelaria cirrosa* (Phaeophyceae). *J. Phycol.* 20: 447-454.
- DWORETZKY B., KLEIN R.M. & COOK P.W., 1980 - Effect of growth substances on "apical dominance" in *Sphacelaria furcigera* (Phaeophyta). *J. Phycol.* 16: 239-242.
- FRIES L., 1977 - Growth regulating effects of phenylacetic acid and p-hydroxyphenylacetic acid on *Fucus spiralis* (Phaeophyceae, Fucales) in axenic culture. *Phycologia* 16: 451-455.
- GORHAM J., 1979 - Laboratory growth studies on *Sargassum muticum*, III: Effects of auxins and anti-auxins on extensive growth. *Bot. Mar.* 22: 273-280.
- GUERN J. & USCIATI M., 1972 - The present status of the problem of apical dominance. In KALDEWEY & VARDAR (Eds.), *Hormonal regulation in plant growth and development*. Verlag Chemie Weinheim, pp. 383-400.
- KERIMIAN T., 1970a - Étude des corrélations de croissance dans le thalle de *Draparnaldia mutabilis*. Notion d'unité de fonctionnement. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 271 D: 1511-1514.
- KERIMIAN T., 1970b - Contribution à l'étude des corrélations intercellulaires dans le thalle de *Draparnaldia mutabilis*. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 271 D: 1759-1762.
- LARPENT J.P., 1966 - Caractère et déterminisme des corrélations d'inhibition dans le mycélium jeune de quelques champignons. *Ann. Sci. Nat. Bot.* 7: 1-130.
- LARPENT J.P., 1968a - Croissance et morphogenèse du thalle de *Draparnaldia mutabilis*. Étude préliminaire. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 266 D: 1476-1478.
- LARPENT J.P., 1968b - Contribution à l'étude des manifestations de la polarité cellulaire dans le thalle de *Draparnaldia mutabilis*. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 267 D: 583-585.
- LARPENT J.P., 1968c - Rôle de la polarité cellulaire et des corrélations intercellulaires dans la différenciation des rhizoïdes du *Draparnaldia mutabilis*. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 267 D: 1713-1716.
- LARPENT-GOURGAUD M., 1969 - Déterminisme de la ramification et du bourgeonnement chez le protonema des Bryales. *Ann. Sci. Nat., Bot. Biol. Vég.* 12e ser. 10: 1-101.
- LARPENT-GOURGAUD M. & LARPENT J.P., 1970 - Croissance et ramification comparées du thalle des algues et du protonema des Bryales. *Mém. Soc. Bot. France* 117: 161-170.
- LARPENT-GOURGAUD M. & LARPENT J.P., 1973 - Lumière et morphogenèse du thalle de l'*Acrochaetium* sp. (Rhodophytes). *Experientia* 29: 1160-1162.

- L'HARDY-HALOS M.T., 1971 - Recherches sur les Céramiacées et leur morphogenèse. III: Observations et recherches expérimentales sur la polarité cellulaire et la hiérarchisation des éléments de la fronde. *Rev. Gén. Bot.* 78: 407-491.
- MAYOUB H., 1975 - Quelques observations sur la régénération du thalle de *Pseudobryopsis myra* (Codiales, Bryopsidacées). *Bull. Soc. Phycol. France* 20: 45-49.
- MIGINIAC E., 1974 - Quelques aspects morphologiques, physiologiques et biochimiques de la dominance apicale. *Physiol. Vég.* 12: 689-720.
- MOSS B., 1965 - Apical dominance in *Fucus vesiculosus*. *New Phytol.* 64: 387-392.
- PEARLMUTTER N.L. & VADAS R.L., 1978 - Regeneration of thallus fragments of *Rhodochorton purpureum* (Rhodophyceae, Nemalionales). *Phycologia* 17: 182-190.
- PERRONE C. & FELICINI G.P., 1974 - Dominance apicale et morphogenèse chez *Petroglossum nicaeense* (Phyllophoraceae). *Phycologia* 13: 187-194.
- PERRONE-PESOLA C. & FELICINI G.P., 1981 - Polarité dans la fronde de *Schottera nicaeense* (Phyllophoracées). *Phycologia* 20: 142-146.
- PHILLIPS I.D.J., 1969 - Apical dominance. In WILKINS (Ed.), *Physiology of plant growth and development*. Mc Graw Hill, London, pp. 165-202.
- SAGA N. & SAKAI Y., 1977 - Studies on the morphogenesis of Laminariales plants. I: Regeneration of fragments from sporophytes of *Laminaria japonica*. *Bull. Jap. Soc. Phycol.* 25 (suppl.): 297-301.
- SHANAB S., 1989 - Recherche des corrélations dans le thalle de la Phéophycée *Bachelotia antillarum*. I: Corrélations au sein du système rampant. *Cryptogamie, Algol.* 10 (1): 57-68.
- SHANAB S. & ABDEL RAHMAN M., 1988a - Action de la photopériode sur la croissance de la Phéophycée *Bachelotia antillarum*. *Cryptogamie, Algol.* 9 (2): 97-100.
- SHANAB S. & ABDEL-RAHMAN M., 1988b - Action de la photopériode et de la température sur la ramification de la Phéophycée *Bachelotia antillarum*. *Cryptogamie Algol.* 9 (3): 183-193.
- SHANAB S. & ABDEL RAHMAN M.H., 1989 - Recherche des corrélations dans le thalle de la Phéophycée *Bachelotia antillarum*. 2: Corrélations entre les différents segments d'un même filament. *Cryptogamie, Algol.* 10 (2): 153-169.
- SHANAB S., JACQUES R. & MAGNE F., 1988 - Croissance et ramification du thalle de *Bachelotia antillarum*, cultivé en éclaircissements monochromatiques. *Plant Physiol. Biochem.* 26 (3): 303-311.
- SHANAB S. & MAGNE F., 1985 - Influence de la lumière et de la pesanteur sur la morphogenèse du thalle de *Bachelotia antillarum* (Phéophycée, Ectocarpacée). *Cryptogamie, Algol.* 5 (4): 155-166.
- TAYLOR P.E.I. & WILKINSON J.A., 1977 - The occurrence of gibberellins and gibberellin-like substances in algae. *Phycologia* 16: 37-42.
- THIMANN K.V., 1954 - Correlations of growth by humoral influence. *Rapp. Communic. VIIIe Congr. Int. Bot., Paris Sect. 11*: 114-128.