



HAL
open science

La croissance en hauteur des plantes : une lente instabilité contournée par des mouvements actifs de contrôle postural.

Bruno Moulia

► **To cite this version:**

Bruno Moulia. La croissance en hauteur des plantes : une lente instabilité contournée par des mouvements actifs de contrôle postural.. CFM 2013 - 21ème Congrès Français de Mécanique, Aug 2013, Bordeaux, France. hal-03441328

HAL Id: hal-03441328

<https://hal.science/hal-03441328v1>

Submitted on 22 Nov 2021

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

La croissance en hauteur des plantes : une lente instabilité contournée par des mouvements actifs de contrôle postural.

B. MOULIA^{a,b}, R. BASTIEN^{a,c}

a. INRA (Institut National de la Recherche Agronomique), UMR0547 (Unité Mixte de Recherche PIAF Physique et Physiologie Intégratives de l'Arbre Fruitier et Forestier), F-63100 Clermont-Ferrand, France;
 b Clermont Université, Université Blaise Pascal, UMR0547 (Unité Mixte de Recherche PIAF Physique et Physiologie Intégratives de l'Arbre Fruitier et Forestier), BP 10448, F-63000 Clermont-Ferrand, France
 c. Department of Physics, Harvard University, Cambridge, MA 02138, USA

Résumé :

Les plantes terrestres poussent souvent de façon droite et verticale. Se faisant elles sont soumises à deux instabilités mécaniques. La première est l'instabilité classique de flambage d'Euler. La seconde est moins connue, et elle tient au mode même de croissance des plantes. En effet une partie des monomères constitutifs sont déposés sur la structure cellulaire existante et viennent polymériser in situ, tendant à figer toute déformation. Ainsi toute courbure qui se crée avec l'augmentation de masse est figée par le dépôt de nouveau matériau, et tend itérativement à augmenter avec la croissance. La sélection naturelle a permis aux plantes de contourner ce problème, via la mise en place de moteurs actifs, croissance différentielle et bois de réactions. Mais surtout ils ont mis en place un système de contrôle de cette motricité qui implique la perception par la plante de la gravité mais aussi de sa propre courbure au cours du mouvement. Un modèle universel de ce contrôle postural est présenté et les mouvements permis par une régulation purement locale d'une structure élancée à motricité distribuée sont étudiés. Finalement un cas où la plante rencontre dans son mouvement l'instabilité de flambage et y réagit est présenté.

Abstract :

Land plants often grow upward and reach a vertical and straight configuration. However this growth form is prone to two mechanical instabilities. The first one is the classical Euler buckling of an upright cantilever rod. The second one has been less acknowledged, and is linked to the growth process itself. Constitutive polymers are laid down on the current configuration, thereby fixing it. Thereby, any curvature that may occur is stabilised by the apposition of new material, and tends iteratively to increase along growth. This slow instability has led to the natural selection of active motors in land plants: differential growth and reaction woods. This motricity is controlled by a biological regulation that combines the sensing of the inclination of the stem versus gravity, but also of the curvature of the stem along any active movement. A universal model of this postural control of land plants is presented, and the active movements of a slender structure with distributed motricity and control. A case in which a plant crosses the buckling instability along its straightening movement and reacts to it is also presented.

Mots clefs: Biomécanique, mécanobiologie, plante, posture, instabilité, croissance

Les plantes terrestres sont pour la plupart des structures mécaniques extrêmement élancées, qui présentent une colonne centrale (tige ou tronc) portant une ramure (treillis) et des feuilles. En sus de leur élancement, les plantes terrestres présentent une caractéristique qui diffère de la plupart des structures inertes, elles poussent, c'est-à-dire que leurs dimensions et masse augmentent au cours du temps, parfois dans des proportions considérables (ex les plus grands arbres). De plus, les plantes terrestres poussent souvent de façon droite et verticale. Se faisant elles sont soumises à deux instabilités mécaniques. La première est l'instabilité classique de flambage d'Euler [1,2] (Figure 1), dont le rôle dans la sélection des formes actuelles des plantes (et en particulier des plus grands arbres) a été très discuté [2,3]



FIG. 1 – Illustration du flambement d'Euler chez un jeune arbre du sous bois tropical ([3])

© Meriem Fournier et Gaëlle Jaouen

Mais il existe une seconde instabilité, moins connue. Celle-ci tient au mode même de croissance des plantes [1,3]. En effet la croissance en longueur crée une augmentation du moment fléchissant liés au poids propre, et donc une variation de courbure. Le dépôt de couches de cellules lié à la croissance en épaisseur (croissance dite secondaire) se fait initialement à un état de fluide visqueux. La couche vient donc se mouler sur la configuration actuelle courbée. Elle se rigidifie ensuite suite à des modifications chimiques (estérification des pectines, polymérisation in situ des lignines qui jouent le rôle de « durcisseur »). Son état non-chargé est donc compatible avec la forme courbe pré-chargée de la partie centrale (et non à sa forme au repos). Ce processus se réitère cumulativement au fur et à mesure de la croissance. Ainsi toute courbure qui se crée avec l'augmentation de masse est figée par le dépôt de nouveau matériau, et tend itérativement à augmenter avec la croissance (Figure 2).

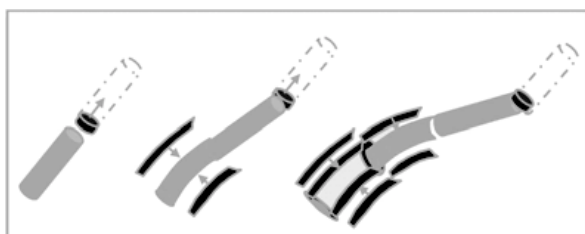


FIG. 2 – Illustration de la stabilisation de la courbure par le dépôt de nouvelles couches de parois cellulodiques sur un axe végétal en croissance.

Ainsi, du fait même de ce mode de croissance la forme rectiligne est instable, toute courbure étant amplifiée au cours de la croissance. Cette instabilité est lente, mais elle pose un problème central pour la croissance érigée et donc pour la compétition, pour l'accès à la lumière. La sélection naturelle a permis aux plantes de contourner ce problème, via la mise en place d'une motricité active, permettant des flexions des axes porteurs. Les moteurs impliqués, croissance différentielle et bois de réactions, transforment de l'énergie libre acquise grâce à la photosynthèse en contraintes de croissances autoéquilibrées (contraintes résiduelles ou auto-contraintes), qui peuvent avoir pour origine une pression hydrostatique interne (moteurs hydro-osmotiques associés aux tissus vivants) ou en l'ajout de polymères présentant un retrait variable et contrôlés (bois dit des réactions, associées aux tissus lignifiés) [1,3]. Par le contrôle du niveau des autocontraintes actives et de leur distribution le long des axes, un véritable contrôle postural est ainsi mis en place (Figure 3)



FIG. 3 Formes successives d'une inflorescence de l'arabette des dames (*Arabidopsis thaliana*) au cours de son redressement après une inclinaison à l'horizontale. On voit nettement que l'ensemble de la tige commence par se courber vers le haut, mais ensuite la partie haute se rectifie progressivement et la courbure se concentre à la base (taille de la hampe = 10 cm, durée totale 20h)

©INRA/R. Bastien; S. Douady; B. Moulia

Mais pour être efficace, ceci requiert un système de commande automatique (contrôle) de cette motricité.

Traditionnellement en biologie végétale, on considère que ce contrôle est assuré par la perception de l'angle d'inclinaison local de la tige par rapport à la gravité $A(s,t)$ (où s est l'abscisse curviligne et t le temps)

Or nous avons montré récemment que les plantes ne peuvent pas maintenir leur port érigé à l'aide de cette seule perception [4]. Il faut lui adjoindre une perception continue de la propre courbure de leurs tiges et une tendance à la rectification de celle-ci. Il s'agit ainsi d'un phénomène de proprioception, comparable à ce que l'on rencontre chez les animaux et les humains et qui permet aux organismes d'avoir le sens de leur forme et de leur mouvement. Ainsi un modèle universel de contrôle de la posture des plantes est donné par le modèle dit AC défini par le système d'équation :

$$\frac{\partial C(s,t)}{\partial s} = -\beta A(s,t) - \gamma C(s,t) \quad (1)$$

$$A(s) = A(0) + \int_{s_0}^s C(s) \cdot ds \quad (2)$$

Où A est l'inclinaison par rapport à la gravité, C est la courbure, s l'abscisse curviligne ($s=0$ au point d'encastrement dans le sol)

Ce système peut être résolu analytiquement, et donne une dynamique définie par :

$$\begin{aligned} A(s,t) &= A_0 e^{-\gamma t} \sum_{n=0}^{\infty} \left(\frac{\beta s}{\gamma^2 t} \right)^{-n/2} J_n(2\sqrt{\beta t s}) \\ &= A_0 e^{-\beta s/\gamma} - A_0 \sum_{n=1}^{\infty} (-1)^n \left(\frac{\beta s}{\gamma^2 t} \right)^{n/2} J_n(2\sqrt{\beta t s}). \end{aligned} \quad (3)$$

Où J_n sont des fonctions de Bessel du premier type d'ordre n .

Ce système tend vers un état stationnaire (point fixe) où la courbure se concentre à la base alors que la partie haute se rectifie (Figure 4)

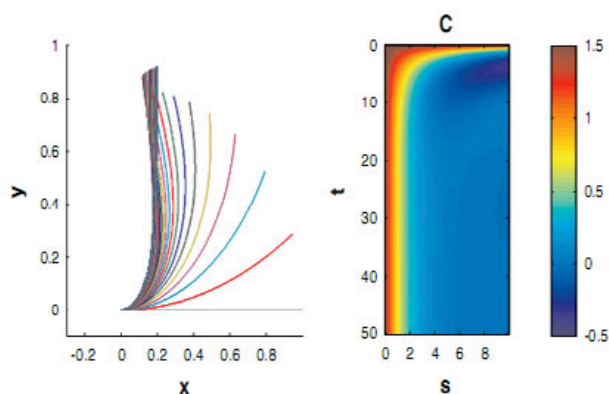


FIG. 4 Formes successives du modèle AC et champs spatio-temporel de courbure associé. On voit nettement que l'ensemble de la tige commence par se courber vers le haut, mais ensuite la partie haute se rectifie progressivement et la courbure se concentre à la base

© National Academy of Sciences of the United States of America

Ce modèle a été validé sur 11 espèces de plantes à fleurs terrestres, et sur des organes allant de la minuscule germination du blé à des troncs de peupliers, et a permis de reproduire le contrôle complet des mouvements de redressement [4]. Ce modèle montre que le caractère contrôlant la dynamique du mouvement et la forme finale de la plante est un ratio entre sa sensibilité à la gravité et sa sensibilité proprioceptive.

Dans certains cas où les tiges sont fines, elles peuvent parfois atteindre leur hauteur critique de flambement d'Euler au cours du mouvement de redressement. Elles flambent alors, et recommencent un mouvement de redressement qui les amène de nouveau à leur situation critique. Ce cycle, qui ressemble à certains systèmes de Liénart serait sans fin, si les plantes ne répondaient pas aussi aux courbures par une croissance accrue en diamètre qui augmente leur hauteur critique de flambement.

References

- [1] MOULIA B, FOURNIER M. 2009 The power and control of gravitropic movements in plants: a biomechanical and system biology view. *Journal of Experimental Botany* (Darwin series invited review) 60:461-486.
- [2] FOURNIER M., STOKES A. COUTAND C, FOURCAUD T, MOULIA B. 2006. Tree biomechanics and growth strategies in the context of forest functional ecology In Herrel A , Speck T and Rowe N. (eds) *Ecology and Biomechanics: a biomechanical approach of the ecology of animals and plants* . CRC Taylor and Francis, Boca Raton FL, USA. Pp. 1-33 .
- [3] FOURNIER M., MOULIA B., BARBACCI A., CONSTANT T. COUTAND C. 2009 How can trees stand up during years using extremely slender beams : the smart and regulated processes of adaptive wood formation. 19^{ème} congrès français de mécanique. Marseille. 24-28 Août 2009
- [4] R.BASTIEN, T. BOHR, B. MOULIA.† * , S.DOUDY.† , 2013 . A unifying model of shoot gravitropism reveals proprioception as a central feature of posture control in plant. *PNAS* 110 (2) : 755–760 († equal contributions, co-PIs)