



HAL
open science

Pli et forme des feuilles

Etienne Couturier

► **To cite this version:**

Etienne Couturier. Pli et forme des feuilles. Physique [physics]. Université Paris-Diderot - Paris VII, 2009. Français. NNT : 2009PA077146 . tel-00443868

HAL Id: tel-00443868

<https://theses.hal.science/tel-00443868>

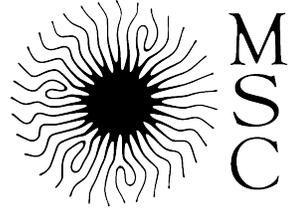
Submitted on 4 Jan 2010

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.



Distributed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License



ECOLE DOCTORALE : Matière Condensée et Interfaces

DOCTORAT Physique

AUTEUR Couturier Etienne

PLI ET FORME DES FEUILLES

(Folds and shapes of leaves)

Thèse dirigée par Stéphane Douady

Soutenue le 30 octobre 2009

JURY

M. Patrick Laufs	Rapporteur
M. Jacques Dumais	Rapporteur
M. Christophe Clanet	Examineur
M. Benoît Roman	Examineur
M. Bruno Moulia	Examineur
M. Stéphane Douady	Directeur de thèse
M. Francis Hallé	Invité
M. Pierre Cruiziat	Invité

Pli et forme des feuilles

A la mémoire de tout mes grand-parents
et de mes grandes tantes
dont les nombreuses histoires ont
fait les rêves de mon enfance.

Remerciements

Pour commencer je remercie Stéphane avec qui j'ai commencé à travailler il y a bientôt cinq ans. Je le remercie d'abord parce qu'il nous a tous très bien nourris durant toutes ces années en nous invitant régulièrement dans des très bons restaurants et en nous amenant chaque jour une dizaine de viennoiseries.

Je le remercie de m'avoir laissé me disperser à étudier les plis du chou rouge quand je faisais un stage sur les boulettes de papier avec Mokhtar et lui, et de m'avoir suivi dehors pendant de longues après-midi de printemps pour photographier des feuilles pliées. Après-midi photos d'où est née cette thèse.

Je le remercie pour avoir pris le temps de me remonter le moral quand la thèse n'avancait pas.

Je le remercie pour ces nombreuses et très bonnes idées qu'il m'a très généreusement confiées et que j'ai eu grand plaisir à poursuivre et à raconter. Je le remercie aussi pour ces encouragements quand par hasard j'avais une idée.

Travailler avec lui fut vraiment une très grande expérience. Il tire beaucoup d'intérêt du travail avec ses étudiants. On se sent un rôle important, ce qui est motivant. Il peut-être très réceptif et sait déceler des points positifs jusque dans les initiatives les plus maladroites. Ce qui est particulièrement encourageant pour un débutant. D'autre part, il nous protège des contraintes sociales extérieures. Ce qui est propice pour oser réfléchir par soi-même et apprendre à penser.

Grâce à lui, j'ai eu la chance de faire une thèse qui dépasse de beaucoup mes espérances initiales.

Je remercie beaucoup Sylvain qui a travaillé avec moi à un moment où j'étais plutôt déprimé et ne m'en sortait pas tout seul. Il m'a pris par la main et m'a appris le métier de physicien, créateur de courbe. De plus, il m'a montré comment extraire d'une loi compliquée une loi simple et qualitative. Ce que j'ai répété plusieurs fois par la suite après avoir travaillé avec lui. Je le remercie aussi pour toute son aide logistique.

Je remercie beaucoup Nicole Brunel. Sous la tutelle joyeuse de qui, j'ai passé quelques semaines très agréables à Clermont-Ferrand à apprendre à faire des coupes de bourgeons. N'étant pas très doué, elle en a réalisé la plupart et m'a légué un véritable trésor de lame de verre que je n'ai pas encore fini d'exploiter. Ces coupes nous ont permis de comprendre comment les plis des feuilles apparaissent. Je la remercie aussi pour sa culture de spécialiste du bourgeon et ses références bibliographiques que j'ai malheureusement lues un peu tard.

Je remercie beaucoup Naomi Nakayama qui m'a accueilli à Bern. Je la remercie d'avoir mis les expériences à mon niveau par son attitude décomplexée. Je la remercie pour tout le temps qu'elle m'a consacré malgré son propre travail. Je la remercie pour sa curiosité, son ouverture d'esprit, son enthousiasme et ses encouragements. J'ai beaucoup aimé nos discussions. Je remercie aussi Cris Kuhlemeier de m'avoir invité à faire des expériences dans son laboratoire.

Après avoir remercié tous les gens avec qui j'ai directement travaillé. Je remercie ceux qui m'ont encouragé et donné des idées. La première est Agnès Sherman avec qui nous avons commencé à collaborer et qui était une interlocutrice très intéressante au début de ma thèse. Je remercie aussi Alexis Peaucelle avec qui j'ai beaucoup aimé discuter et qui m'a donné beaucoup d'idée sur la biologie du développement. Ensuite vint Bruno Moulia qui a toujours été un très grand soutien. Il m'a donné de nombreuses références bibliographiques que j'aurai souvent du lire plutôt. C'est lui qui le premier a fait le parallèle entre timidité des cimes et limitations par contact dans les bourgeons. De plus, il a très gentiment organisé ma venue à Clermont-Ferrand et mon travail avec Nicole. Je le remercie aussi d'avoir accepté de faire partie de mon jury. Je remercie Catherine Coutand pour les discussions que nous avons eu à Berder et à Clermont-Ferrand. Je remercie Jacques Dumais pour tous ses conseils et ses encouragements. Il nous a fourni un des arguments

importants de notre partie sur l'intérêt évolutif de la forme des feuilles. Je le remercie beaucoup d'avoir été mon rapporteur. Je remercie aussi Martine Boccara pour tous ces encouragements et ses conseils scientifiques.

Je remercie Saad Jbabdi pour les programmes qu'il m'a écrit au début de ma thèse et qui m'ont servi de modèle par la suite.

Je remercie Jean-Claude Bacri pour m'avoir expliqué le fonctionnement de ses gros aimants pour monter une expérience de repliement qui malheureusement n'a pas abouti.

Je remercie Arezki Boudaoud, Mokhtar Adda Bedia, Francis Corson, Stephanie Debeuf, Laurent Boué, Yves Couder, Eric Sultan et Benoit Roman pour d'intéressantes discussions sur la physique du développement végétal et sur les problèmes d'élasticité. Je remercie tout particulièrement Benoît Roman d'avoir accepté d'être dans mon jury de thèse.

Je remercie Olivier Hamant et Enrico Coen pour des discussions très différentes mais très intéressantes.

Je remercie Christophe Clanet d'avoir accepté de faire partie de mon jury alors qu'il ne connaissait pas le développement végétal. Je suis très curieux de savoir ce qu'il aura pensé de ma thèse.

A l'opposé, je remercie beaucoup Patrick Laufs d'avoir été mon rapporteur alors que lui connaît très bien le développement végétal. Je le remercie de son ouverture d'esprit et de s'être intéressé plus au qualité de ce travail qu'à ces biais, pourtant nombreux.

Je remercie Pierre Cruiziat et Francis Hallé de m'avoir fait tous deux l'honneur de venir prendre part à mon jury de thèse.

Je remercie les différents thésards avec qui j'ai partagé la pièce. Tout d'abord Suzie qui a été mon premier publique lorsque je commençais ma thèse, qui a beaucoup fait pour que je m'investisse dans mon sujet. Je remercie Simon qui est venu un an après moi avec qui j'ai eu de nombreuses discussions très intéressante de physique et sur d'autres sujets. Je remercie aussi Renaud venu me rejoindre en tant que botaniste au milieu des physiciens. Je le remercie aussi pour son accueil chaleureux dans son appartement de Clermont-Ferrand Je remercie Raphael pour son esprit de contradiction, au moins égal au mien, et sa curiosité scientifique. Je remercie Erwan pour sa présence sympathique. Je remercie Mathieu tant pour son soutien logistique que pour sa sympathie.

Je remercie Claudine, Danièle, Carole et Nadine pour leur assistance tout au court de ma thèse.

Je remercie Philippe, Nicolas et Alain, jardiniers du jardin écologique du Jardin des plantes de m'avoir permis de travailler sur leurs arbres. J'ai aussi beaucoup apprécié leur culture botanique.

Je remercie le service des espaces de verts de la mairie de Paris qui a fourni le gros du matériel de cette thèse.

Je remercie aussi Mathias et Etienne. J'étais très content de discuter avec eux lors du tournage du documentaire. Leur oeil extérieur m'a fait beaucoup réfléchir sur mon travail.

Je remercie tout mes gourous (les vivants se reconnaîtront).

Je remercie beaucoup Danièle Joseleau-Petit pour ses encouragements et son soutien tout au long de mes études. Sans elle, je serai probablement resté un mathématicien ou j'aurai arrêté la science.

Je remercie beaucoup ma famille, mes amis (je donne pas les noms de peur d'en oublier et de faire des jaloux si l'un d'entre eux ouvrait cette thèse) pour m'avoir fait passer de nombreux moments agréables et changer les idées lors de cette thèse qui comme toute première expérience professionnelle n'est jamais facile. Je remercie aussi beaucoup Anne qui m'a donné affection et stabilité presque jusqu'à la fin de cette thèse.

« Il y a deux sortes de sciences : La Physique et les collections de timbres. » Ernest Rutherford

Avant-propos

De tout le règne animal, l'homme est l'un des seuls à savoir reconnaître les plantes grâce à leurs feuilles. Les insectes pollinisateurs les reconnaissent à leur fleur. Ils les butinent pour leur nectar et portent le pollen dont ils se sont enduits de l'une à l'autre. Ils permettent ainsi la reproduction. Pour empêcher que les insectes ne se trompent de plantes et égarent du pollen, les fleurs d'une même espèce sont toutes identiques et bien différenciées des autres. La plante investit beaucoup d'énergie dans leur développement pour contrôler leur forme.

Les pétunias violets et blancs poussent par exemple très proches l'un de l'autre dans les prairies d'Uruguay (illustration 1a). Ils peuvent se croiser mais cela n'arrive jamais ; les fleurs sont suffisamment différentes. Les papillons de nuit vont toujours dans les blanches qui sont visibles dans l'obscurité et les abeilles toujours dans les violettes. Le pollen de l'une n'est ainsi jamais gâché chez l'autre.



Illustration 1 : a. Les fleurs de *Petunia integrifolia* (fleur violette) et *Petunia axillaris* (blanc) qui grandissent côte à côte en Uruguay ne se croisent jamais. b. *Petunia axillaris* (blanc) est pollinisée par un papillon de nuit. c. *Petunia integrifolia* est pollinisée par une abeille. (photo équipe de Cris Kuhlemeier)

Avant-propos

Les feuilles ne sont quant à elles pas reconnues par les insectes. Leur rôle n'est pas la reproduction, mais la photosynthèse. Avoir une grande surface pour recevoir la lumière du soleil et permettre les échanges gazeux importe plus que leur forme. Pour cette raison d'évolution, le contrôle génétique de leur morphologie est plus lâche que celui des fleurs. Tous les arbres à feuille lobée présentent aussi des feuilles simples, parfois même sur une même branche (illustration 2). Nous allons montrer dans cette thèse que la forme des feuilles est une conséquence indirecte de leur développement et qu'elle est en partie contrôlée par des contraintes mécaniques.



Illustration 2 : Une branche de *Morus Platanifolium*. Les feuilles les plus proches du tronc sont simples alors que les dernières feuilles sont très découpées.

Pour cela, nous ressusciterons une approche délaissée, du moins en France : la botanique descriptive. N'en déplaise au grand physicien qu'était Rutherford, la Science commence souvent par des « collections de timbres » et la quantification vient parfois longtemps après l'observation. Nous nous intéresserons à une classe de feuilles courantes et très diverses, pourtant oubliée en biologie du développement : celle des feuilles à croissance pliée (illustration 3). Dans une première partie, nous expliquerons les conséquences géométriques de la croissance pliée. Dans une seconde, nous montrerons quels sont les mécanismes biologiques impliqués.

Avant-propos



Illustration 3 : Quelques exemples de feuilles à croissance pliée. a. *Acer assacharinum*. b. *Carpinus betulus*. c. *Ficus cariaca*. d. *Tetrapanax papyrifer*. e. *Acer pseudoplatanus*.

Introduction

Introduction

La feuille : physiologie, écologie, développement et évolution

Avant de rentrer dans le vif du sujet, voici un bref résumé des connaissances sur les feuilles d'arbre. Nous insistons surtout sur l'évolution et le développement des feuilles. Les sujets abordés sont ceux dont il est question dans cette thèse et ne sont absolument pas exhaustifs.

1. Morphologie et physiologie des feuilles

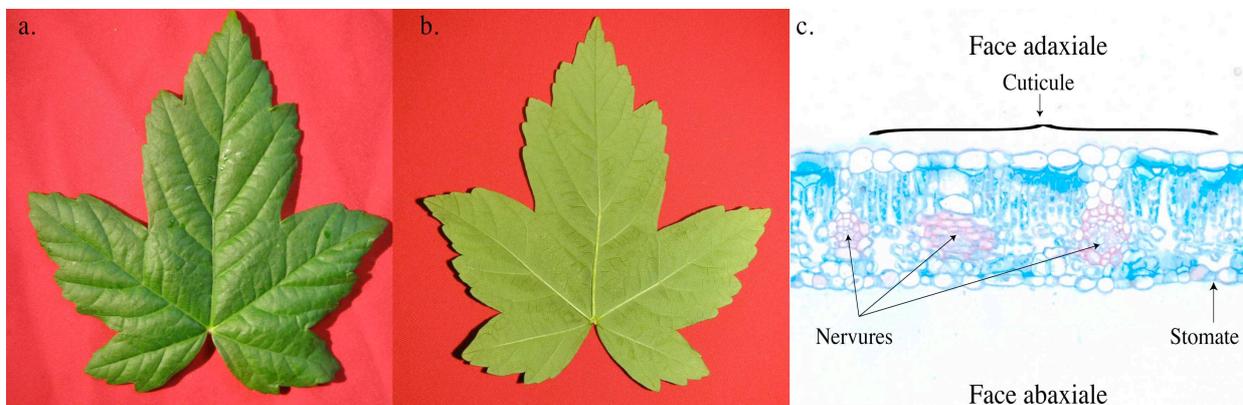


Illustration 1 : Feuille de sycomore. a. Face adaxiale. b. Face abaxiale. c. Coupe d'une feuille de sycomore (coloration safranine bleu astra).

Les feuilles sont en quelque sorte les bouches et les poumons des plantes. L'essentiel de la masse sèche d'une plante provient du dioxyde de carbone de l'air réduit en sucre grâce à la photosynthèse. Les racines apportent l'eau, les sels minéraux dont la contribution à la masse est plus faible. La structure des feuilles est adaptée à leur rôle. Alors que les branches d'arbre sont cylindriques, la feuille est asymétrique et plate. Ses deux faces sont différentes. L'une (nommée face « adaxiale ») (illustration 1a et 1c) reçoit la lumière du soleil c'est pourquoi elle est recouverte d'une cuticule, souvent luisante, qui l'empêche de se dessécher. L'autre face (nommée face « abaxiale ») (illustration 1b et 1c) est parsemée de petits trous nommés « stomates » où s'effectuent les échanges gazeux. A l'intérieur de la feuille, le dioxyde de carbone de l'air et l'eau sont réduits en

Introduction. La feuille : physiologie, écologie, développement et évolution.

sucre grâce à l'énergie du soleil. Cette réaction chimique consomme autant d'eau que de dioxyde de carbone. Le réseau des nervures est très dense et achemine l'eau jusqu'aux stomates qui la rejettent et absorbent le CO₂. La photosynthèse consomme moins de 5 % de cette eau. 95 % s'évapore pour refroidir la feuille.

2. Evolution

Dans ce paragraphe nous allons comprendre par quel chemin l'évolution a sélectionné la structure des feuilles actuelles.

Raréfaction du dioxyde de carbone et apparition des feuilles

En ce moment, on parle beaucoup de l'effet de serre. Les feuilles sont apparues justement à une époque où l'effet de serre et la concentration de CO₂ dans l'atmosphère étaient bien supérieurs à maintenant.

Les premiers fossiles de plantes terrestres datent de 400 millions d'années. Il s'agit de simples tiges ramifiées. Ces tiges tiennent rôle de feuilles. Elles effectuent la photosynthèse elles-mêmes. Pour cela, comme les feuilles actuelles, elles sont recouvertes d'une cuticule pour ne pas se dessécher et elles sont aussi parsemées de stomates pour les échanges gazeux.

La grande différence avec notre époque est que l'atmosphère était 20 fois plus riche en CO₂ d'origine géologique. Le développement des végétaux terrestres va faire chuter cette teneur. Le dioxyde de carbone va devenir limitant pour la photosynthèse et la survie des plantes. La compétition pour capter le CO₂ devient rude. On assiste d'abord à une augmentation du nombre de stomates sur les tiges. (Obsborne et al. 2004).

Mais cela ne suffit pas. Une autre structure est sélectionnée pour augmenter la surface d'échange gazeux : la feuille. Au départ il s'agit seulement d'excroissances sur le côté des tiges (illustration 2). Mais peu à peu, par des mécanismes encore mal compris, les feuilles se complexifient. Des feuilles avec plusieurs nervures comme celle du *Gingko biloba* apparaissent.



Illustration 2 : Apparition des feuilles a. *Lorophytongoense*. b. *Archopteris macilenta*. c. *Archopteris obtusia* (Obsborne, C.P. et al. 2004).

Stress hydrique et apparition des feuilles modernes

La première difficulté des feuilles pour augmenter leur capacité photosynthétique est de ne pas se dessécher. Deux grandes innovations vont être sélectionnées par l'évolution. La première est la polarisation : la face tournée vers le soleil, ou face adaxiale, se transforme. Elle se recouvre d'une cuticule qui diminue l'évaporation. L'autre face ne change pas. Nous reverrons cette transformation dans la partie qui suit.

La seconde innovation est plus progressive. Chez les premières feuilles, les nervures se terminent toutes au bord de la feuille. Comme chez le *Gingko biloba*, elle peuvent se ramifier mais seulement vers le bord de la feuille (illustration 3a). Ceci limite la densité de nervure dans le tissu et donc la

Introduction. La feuille : physiologie, écologie, développement et évolution.

quantité d'eau disponible pour la transpiration et la photosynthèse. Chez les plantes à graine, de nouvelles feuilles apparaissent dont les nervures peuvent se rejoindre à l'intérieur du limbe (illustration 3b et 3c). Les ramifications peuvent maintenant avoir lieu partout dans le limbe. La densité de nervure dans le tissu explose. Toutes les formes que nous connaissons actuellement sont alors présentes sur Terre. (Boyce, C.K. 2007) (Boyce, C.K. 2002)

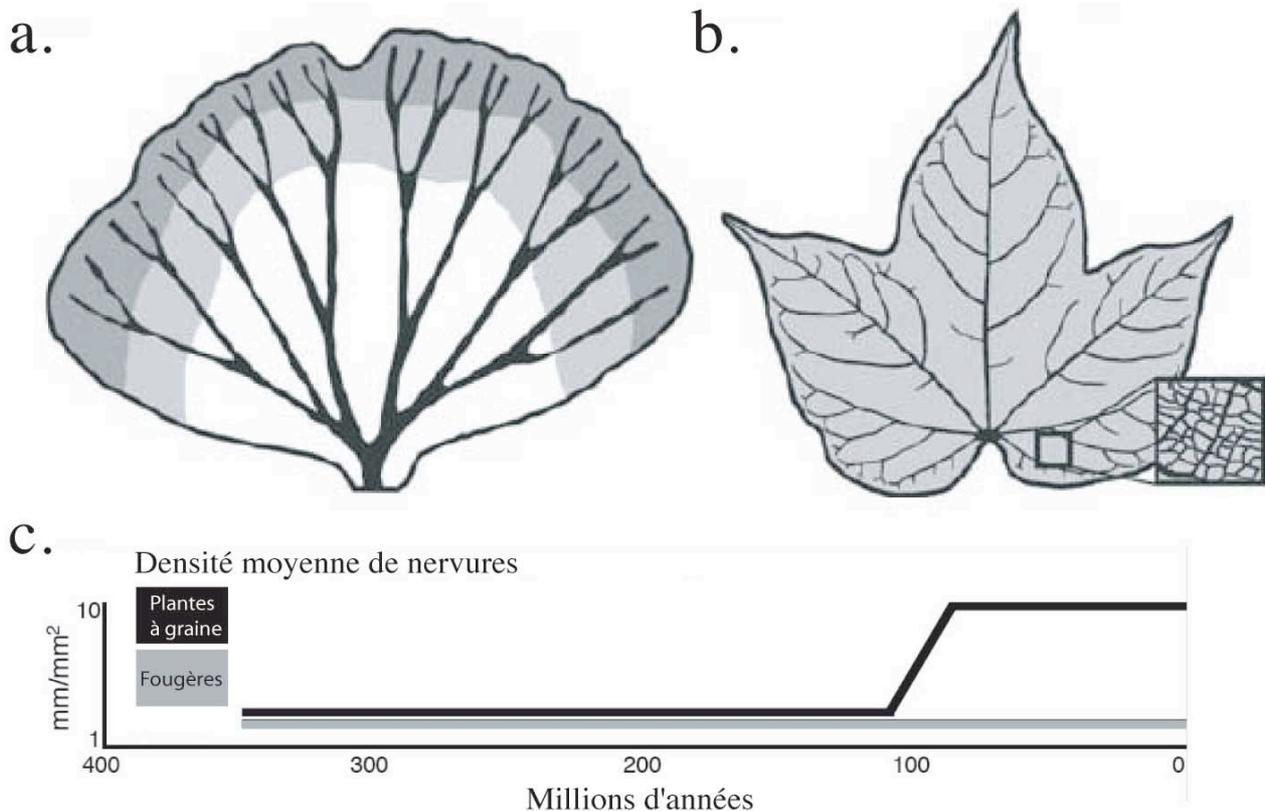


Illustration 3 : a. Une feuille de *Ginkgo biloba*. Les nervures se complexifient en approchant du bord. b. Feuille dont les nervures se reconnectent à l'intérieur du limbe. c. Il y a 100 millions d'années le second type de nervation apparaît chez les plantes à graines et pas chez les fougères. La densité moyenne des nervures sur chaque feuille augmente chez les plantes à graines et non chez les fougères. (D'après Boyce, C.K. 2002)

3. Développement

Après avoir vu comment les feuilles sont apparues dans l'évolution, nous allons nous intéresser à leur développement. Nous commençons par un bref historique de la discipline. Nous continuerons en résumant les résultats les plus marquants et les plus utiles pour comprendre cette thèse.

3.1. Historique

La théorie du développement végétal tire ses racines dans le romantisme allemand. Les romantiques sont les premiers à avoir eu l'impudence d'expliquer les formes de la nature soi-disant créée par Dieu. Goethe lui-même est un des initiateurs de cet intérêt grâce à son livre « La métamorphose des plantes ». Son idée la plus marquante est que les pétales des fleurs ne sont que des feuilles modifiées. Après lui se développe tout une école de physiologie qui cherche à comprendre à quoi peuvent bien servir les différents organes des plantes.

Introduction. La feuille : physiologie, écologie, développement et évolution.

Nägeli est le premier à s'intéresser à la zone au sommet des tiges. C'est un petit dôme dont les cellules forment des motifs intrigants. On a l'impression que certaines cellules se divisent en deux. Il nomme donc ce lieu méristème qui vient du grec *merizein* « se diviser ». Les feuilles, les fleurs, tous les organes de la plante apparaissent visiblement à un endroit similaire.

La physique est la reine des sciences du 19^{ème} siècle. Elle est la seule théorie à l'époque à pouvoir expliquer des motifs aussi réguliers que ceux qu'on voit chez les plantes. Hofmeister l'introduit dans l'étude du développement pour expliquer la régularité de l'agencement des feuilles autour des tiges, que l'on nomme phyllotaxie. D'autres verront des mécanismes physiques ailleurs dans le développement des plantes (Errera, L. 1888). Ils ne peuvent à l'époque pas imaginer la puissance et la complexité des mécanismes de développement génétique.

Le début du vingtième siècle est la période des hormones. Certaines substances peuvent modifier la croissance des plantes même en toute petite concentration. C'est la première vraie rupture avec la physique. Par exemple si on ajoute de l'auxine d'un côté d'une tige, cela augmente la croissance des tissus de ce côté-ci et la tige se courbe. L'intensité de la réponse de la plante ne dépend pas de l'excitation. Une petite quantité d'hormone a le même effet qu'une plus grande quantité. On se rendra compte par la suite que ces hormones interviennent à beaucoup d'étapes différentes du développement des végétaux. L'auxine intervient à la fois dans la phyllotaxie, dans la formation des nervures, dans la croissance des tiges.

Après la seconde guerre mondiale, l'heure de la génétique sonne. Tout d'abord restreinte à des questions agronomiques, elle s'intéresse peu à peu au développement des organes des plantes. C'est la deuxième grande rupture avec la physique. La génétique met en évidence d'autres mécanismes de régulation plus complexes de la forme inimaginables auparavant.

3.2. Génétique du développement

Avant la génétique, l'étude du développement végétal était soit descriptive, soit basée sur de la chirurgie (ablation et greffe). Contrôler les gènes a permis d'aller plus loin. Le point le plus marquant est que certains gènes s'expriment à des stades très différents du développement. Cela crée des ponts conceptuels entre des étapes éloignées de la formation des feuilles. Au-delà de l'ingénierie, connaître les gènes permet donc de comprendre comment l'Evolution s'est déroulée.

3.2.1 Les premiers stades : apparition des primordia, polarisation et apparition des nervures Apparition du primordia.

Le développement d'une feuille commence par une petite bosse sur le bord du méristème : le primordium. Le primordium apparaît au point d'accumulation des flux d'auxine à la surface du méristème. Cette bosse apparaît donc à un endroit où la concentration d'auxine est maximale. Les cellules du primordium se différencient petit à petit de celles du méristème. (illustration 4) (Reinhardt, D. 2003)

Tout d'abord les cellules du primordium perdent leur totipotence, elles deviennent des futures cellules de feuille. Le gène important de cette étape est le gène KNOX. Ce gène joue aussi un rôle dans la formation des folioles des feuilles composées. (Bharathan, G. 1999)

La deuxième étape est la polarisation ou différenciation des deux faces de la feuille. Il ne s'agit pas seulement de l'expression d'un gène ; cette transformation est basée sur une communication. Un signal provenant du méristème provoque la différenciation des faces du primordium en faces abaxiale et adaxiale. Si on empêche la circulation de ce message en faisant une incision entre le méristème et le primordium (Sussex, I.M. 1951), les primordia donnent naissance à des feuilles cylindriques avec des stomates sur toute la surface. On retrouve ainsi le premier stade paléontologique de formation des feuilles avant l'apparition de la face adaxiale .

Une autre étape concomitante est la séparation du primordium et du méristème. Un gène est

Introduction. La feuille : physiologie, écologie, développement et évolution.

exprimé à la limite entre les deux : le gène CUC. (Nikovics, K. 2006) Ce gène va réapparaître lors de la formation des lobes et des folioles. (Blein, T. 2009)

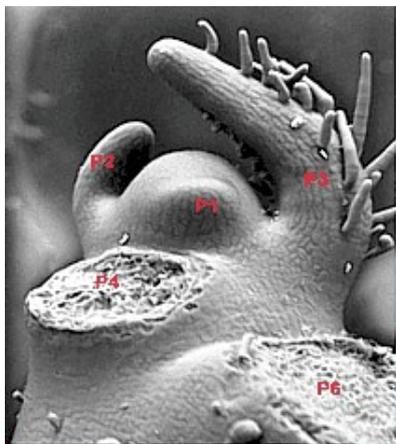


Illustration 4 : Primordia de tomate sur leur méristème. (La photo provient du site internet de l'équipe de Cris Kuhlemeier. <http://www.botany.unibe.ch/deve/index.php>) P1, P3, P3, P4 sont des primordia successifs. P5 et P6 ont été coupés pour permettre de voir le méristème (petit dôme au centre).

Apparition du limbe

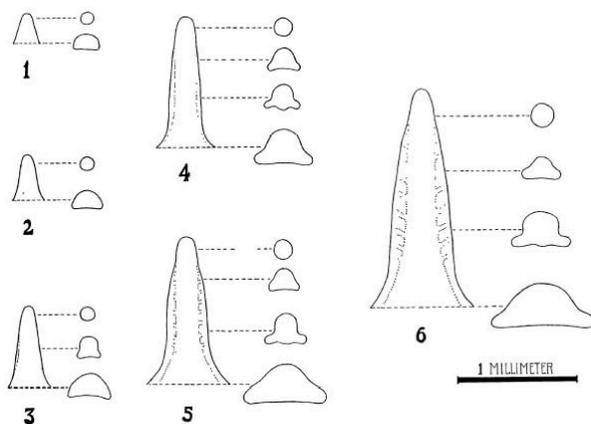


Illustration 5 : (Avery, G. 1933) Différents stades du développement de la feuille de tabac

Par la suite le primordium se transforme. Au départ sa forme est cylindrique. Le limbe apparaît ensuite comme une petite excroissance à son bas (illustration 5); le haut reste cylindrique. Le limbe s'étend de plus en plus par rapport à l'axe tandis que le primordium grandit (Avery, G. 1933).

Apparition des nervures : de l'auxine, toujours de l'auxine encore de l'auxine.

Après l'apparition du limbe, les nervures apparaissent. Nous avons vu que les points d'accumulation des flux d'auxine à la surface du méristème déterminent l'emplacement des primordia (illustration 6b). Ces flux d'auxine continuent à la surface du primordium. En certains points d'accumulation, l'auxine en surface pénètre à l'intérieur du primordium (illustration 6c-d). La distribution des protéines PIN, qui transportent l'auxine, indique le futur motif du procambium qui constitue une partie des nervures (illustration 7A-B-C) (Scarpella, E. 2006) : La nervure se développe le long des voies qu'emprunte l'auxine dans le primordium (illustration 7G-H-I). La manière dont l'auxine se canalise dans le primordium est un sujet très étudié à l'heure actuelle par les modélisateurs. Il s'agit probablement d'auto-organisation.

Si on regarde à une échelle différente les réseaux de nervures on se rend compte qu'ils forment une classe de motifs assez réguliers. Ils ressemblent à des réseaux de fractures. Les angles avec lesquels les nervures se reconnectent dépendent de leur taille. S. Bohn, et F. Corson ont montré

Introduction. La feuille : physiologie, écologie, développement et évolution.

que l'on peut expliquer ces formes de réseaux avec des arguments à la fois mécaniques et de croissance.

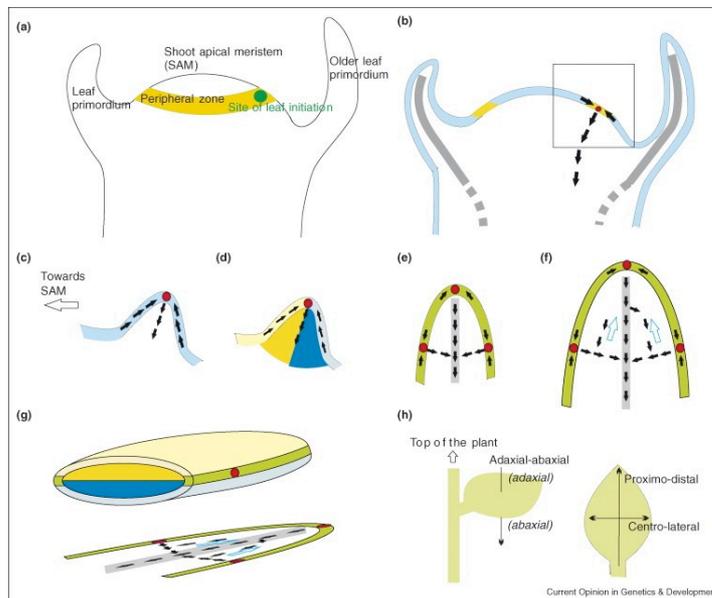


Illustration 6 : Dessin (Rolland-Lagan, A-G 2008).

a. Schéma d'un méristème. La feuille apparaît à la périphérie du méristème. b. Coupe du même méristème. Les flèches noires sont les orientations des transporteurs d'auxine (PIN). Le primordia apparaît où ces flux convergent. c. Les flux continuent dans le primordia. Le point de convergence est au sommet. d. Le primordia se polarise. e. Les nervures apparaissent là où il y avait les flux d'auxine. La circulation d'auxine se complexifie. Des boucles apparaissent. f. Des boucles d'ordres supérieurs apparaissent.

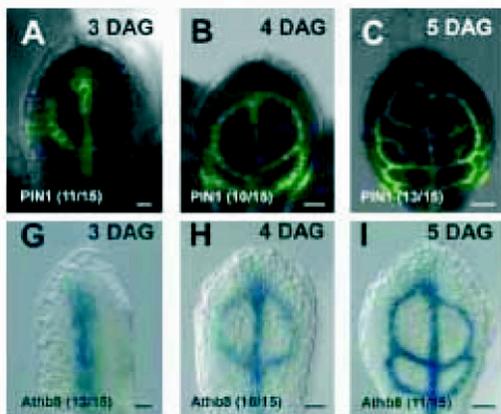


Illustration 7 :

Figure A, B, C. primordia de feuille d'*Arabidopsis Thaliana* âgé de trois quatre et cinq jours. Vert fluorescent protéine PIN qui sont des transporteur d'auxines d'une cellule à l'autre.

Figure G, H, I. primordia de feuille d'*Arabidopsis Thaliana* âgé de trois quatre et cinq jours. Couleur bleu procambium. (Scarpella, E. 2006)

3.2 Forme des feuilles

Dans ce paragraphe, nous nous intéressons aux stades ultérieurs de développement de la feuille, qui vont déterminer sa forme adulte.

Nous parlerons d'abord de la régulation de la forme des feuilles à un lobe, puis nous parlerons de l'apparition des lobes.

a. Forme de la feuille, coordination de la croissance et pli.

Elongation et divisions. Une régulation de la croissance axiale.

Les cellules végétales ont deux périodes dans leur vie et deux modes de croissance. Tout

Introduction. La feuille : physiologie, écologie, développement et évolution.

d'abord elles grandissent en augmentant leur contenu cellulaire de manière homogène et se divisent au bout d'une certaine période. Pendant la deuxième partie de leur existence, elles ne peuvent plus se diviser mais peuvent continuer à grandir. Pour cela elles se remplissent un sac d'eau. Ce sac s'appelle la vacuole. De manière surprenante, la régulation de l'élongation des cellules est plus importante que la régulation de la division pour l'établissement des formes des feuilles. On peut empêcher les divisions, ce qui ne perturbe pas l'élongation et n'altère donc pas la forme des feuilles.

La régulation de l'élongation chez les feuilles est organisée par axe. Certains gènes contrôlent l'élongation dans la direction de la nervure centrale (axe proximo-distal) (ROT3) d'autres dans la direction de la largeur de la feuille (axe médio-latéral) (AN) (illustration 8). (Tsukaya, H. 2006)

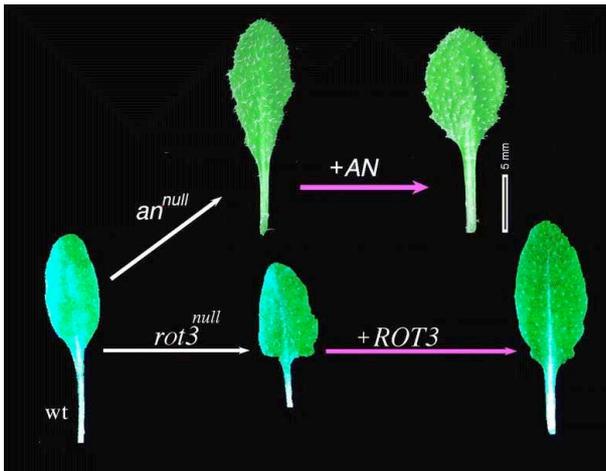


Illustration 8 : Feuille d'*Arabidopsis thaliana*. Si on enlève le gène *an* à *Arabidopsis thaliana*, la feuille est plus étroite ; si on le remet, elle est de nouveau plus large. Si on enlève le gène *rot3* à *Arabidopsis thaliana*, la feuille est moins longue ; si on le remet, elle est de nouveau longue (Tsukaya, H. 2006).

Coordination de la croissance dans les feuilles

On a aussi trouvé des gènes qui coordonnent les arrêts de divisions et de croissance des cellules pour garder la feuille plate. Grandir tout en restant plate nécessite une coordination de la croissance des deux faces. Cela nécessite aussi une croissance homogène du tissu.

Les feuilles plates arrêtent leur croissance au même moment sur chaque segment qui traverse la feuille perpendiculairement à l'axe central. Ainsi les bords croissent autant que le centre. Il n'y a pas de flambage. Au contraire chez les mutants *cin*, le bord continue de croître après le centre. Le bord final est plus large que le centre. La feuille ne peut pas être plate. Elle va avoir une courbure de Gauss négative et son bord va être ondulé (illustration 9) (Nath, U. et al. 2003).

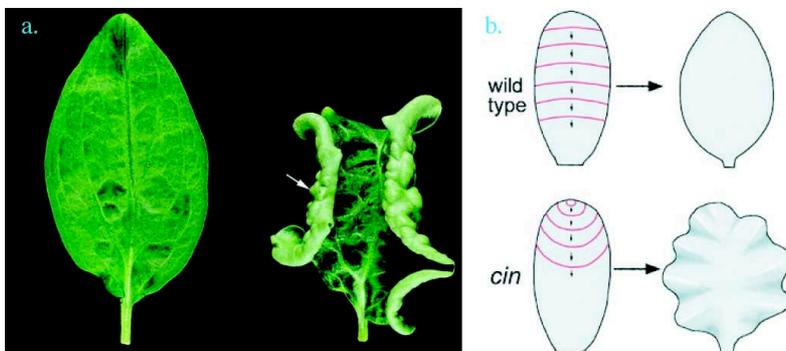


Illustration 9 : a. A gauche feuille d'*Arabidopsis thaliana* phénotype sauvage. A droite *Arabidopsis thaliana* phénotype *cin*. b. Dans le cas WT, le front d'arrêt des divisions est presque un segment perpendiculaire à l'axe central. Dans le cas *cin*, le front d'arrêt des divisions est courbé. Le bord s'arrête de se diviser après le centre : la feuille est ondulée (Nath, U. et al. 2003).

Introduction. La feuille : physiologie, écologie, développement et évolution.

Cette idée a été reprise par des physiiciens de l'élasticité qui travaillaient sur le déchirement de sacs plastiques (Marder, M. 2003). C'est probablement ce type de croissance qui crée les plis chez la salade et la célosie et chez les fleurs (illustration 10).



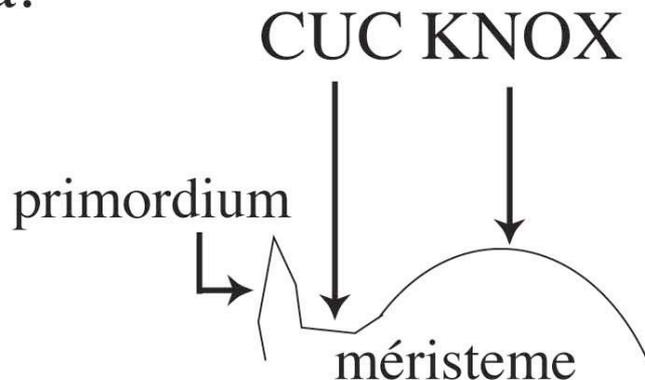
Illustration 10 : La fleur de celosie développe ses plis probablement comme le mutant CIN même si les siens sont plus harmonieux.

b. Lobes et folioles

Après avoir étudié la régulation de la forme d'un lobe, nous allons nous intéresser à la régulation de l'apparition des lobes.

Cas des dicotylédones : un mécanisme de réitération

a.



b.

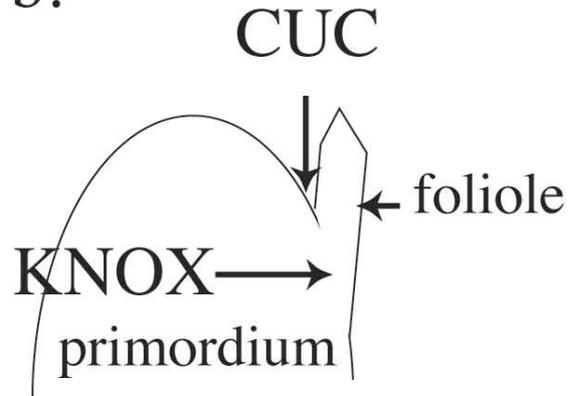


Illustration 11 : Les lobes sont une réitération du primordia sur le primordia.

a. Apparition du primordia sur le méristème. Le gène KNOX est exprimé dans le méristème. Le gène CUC est exprimé à la séparation entre le primordium et le méristème. b. Apparition du foliole sur le primordium. Le gène KNOX est réprimé partout dans le primordium sauf là où le foliole apparaît. Le gène CUC est exprimé à la séparation entre le foliole et le primordium ainsi qu'entre le lobe .

Chez les dicotylédones, l'apparition des folioles sur le primordium est génétiquement proche de l'apparition d'un primordium sur le méristème (illustration 12). Il s'agit d'un mécanisme de réitération. On trouve la même séquence de gènes exprimés. Le gène KNOX qui intervient dans la totipotence des cellules méristématiques est réexprimé là où les folioles apparaissent (Bharathan, G. et al. 2002); de même le gène CUC qui sert à séparer le primordium du méristème est exprimé dans les creux des folioles ainsi que des lobes, c'est à dire là où le foliole ou le lobe se sépare du méristème (Blein, T. et al. 2008).

Introduction. La feuille : physiologie, écologie, développement et évolution.

Les biologistes du développement font même mieux : en sous-exprimant KNOX, ils font disparaître les folioles et en le surexprimant, ils augmentent leur nombre. De même en sous-exprimant à différents degrés le gène CUC, ils montrent que les folioles se transforment en des lobes puis disparaissent (illustration 13). Tandis qu'en surexprimant CUC, les feuilles se découpent de plus en plus allant de la feuille simple à la feuille composée en passant par la feuille lobée (illustration 14 1-2-3-4). (Blein, T. et al. 2008)

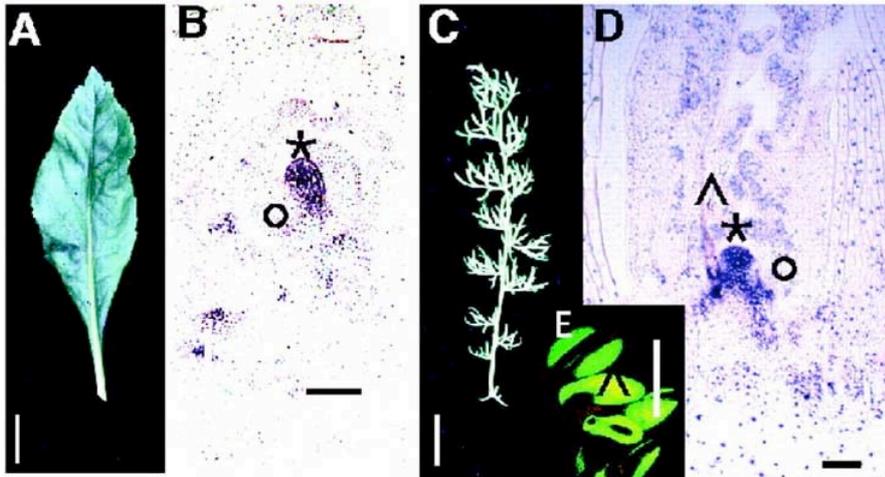


Illustration 12 : A. *Lepidium africanum*. B. *Lepidium africanum*. Seul le méristème exprime KNOX en violet. C. *Lepidium perfoliatum*. D. *Lepidium perfoliatum*. Le gène KNOX est exprimé dans le méristème et dans les folioles. (Barathan et al. 2002)

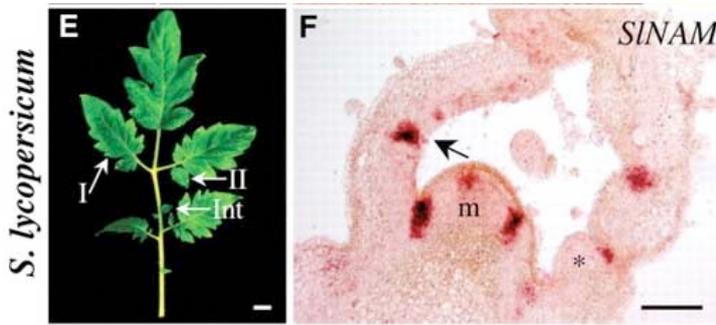


Illustration 13 : (Blein, T. et al. 2008) A gauche, une feuille de *S. Lycopersicum*. A droite un méristème de *Lycopersicum*. Le gène CUC est exprimé à la fois dans le primordium là où sera la foliole et à la base du primordium là où il se sépare du méristème.

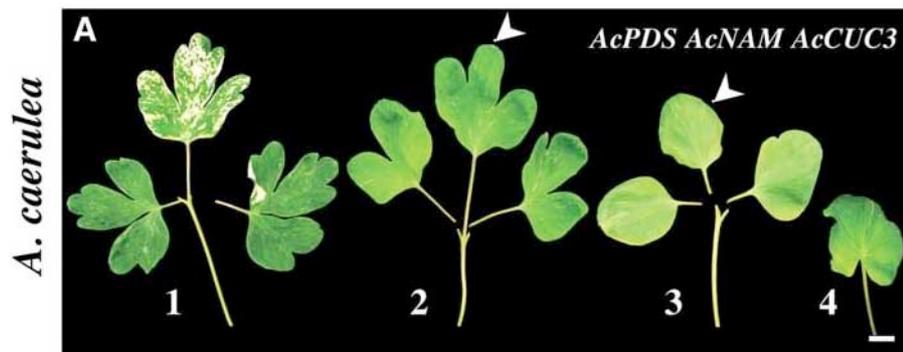


Illustration 14 : (Blein, T. et al. 2008) Quand on arrête progressivement l'expression de CUC et NAM, les folioles se transforment en lobe puis disparaissent (progression de gauche à droite).

Cas des monocotylédones : Mort cellulaire programmée comme chez les animaux

Les monocotylédones ont un autre mécanisme de formation des lobes : la mort cellulaire

Introduction. La feuille : physiologie, écologie, développement et évolution.

programmée. C'est un mécanisme plus proche de ceux qu'on trouve chez les animaux, comme l'apoptose dans la séparation des doigts de la main. La feuille est au départ non lobée. A certains endroits du limbe les cellules meurent (illustration 15). Cela forme des trous dans le limbe (Melville, R. et al 1969). Chez le palmier, la mort cellulaire a lieu parallèlement au pli (illustration 16) (Kaplan, D.R. Et al 1982).

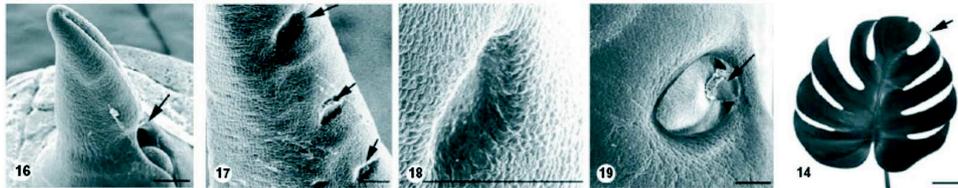


Illustration 15 : Apoptose chez la feuille de phylodendron à différents stades (Melville, R. 1969).

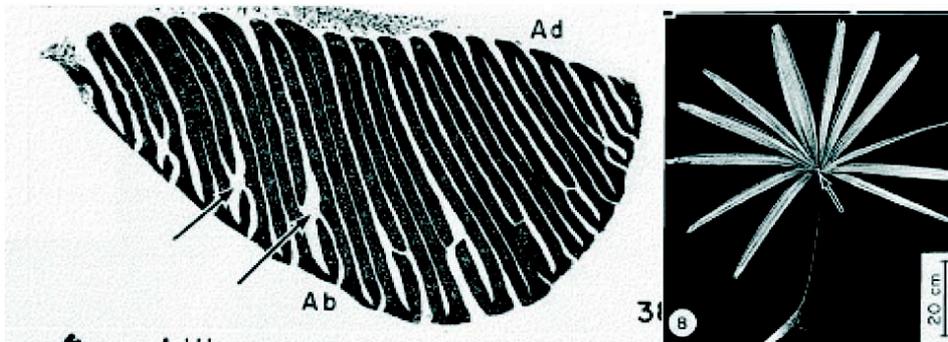


Illustration 16 : Apoptose parallèlement aux plis de la feuille de palmier (Kaplan, D.R. Et al 1982).

c. Disparition des lobes initiaux dans la forme finale de la feuille

La feuille de capucine a un développement étonnant. Elle a tout d'abord des lobes comme les autres dicotylédones du précédent paragraphe (illustration 16a-b). Les cellules des creux, originellement plus petites que celle des lobes, atteignent pas la suite la même taille (illustration 16c). Les creux se résorbent. La feuille prend alors sa forme ronde bien connue. (Whaley 1941) (illustration 16d).

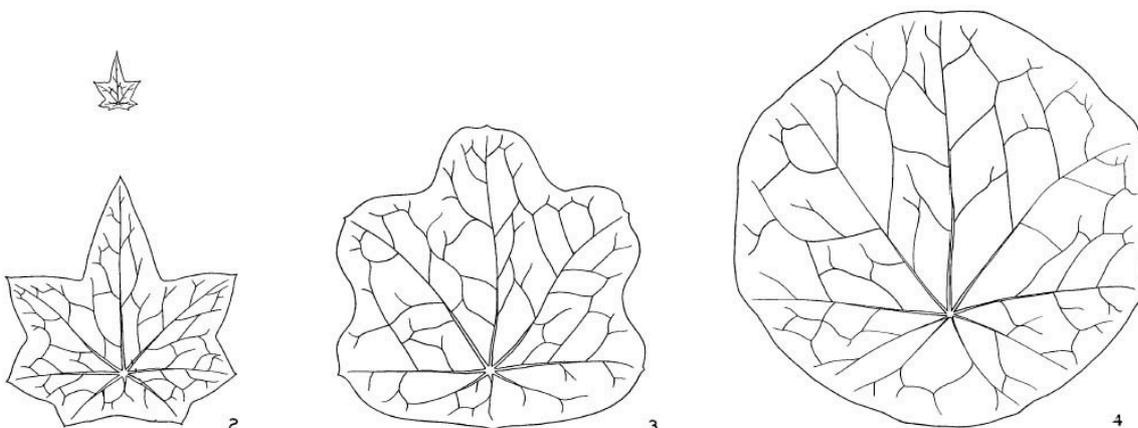


Illustration 16 : Différents stades du développement de la feuille de capucine. (Whaley 1941)

Introduction. La feuille : physiologie, écologie, développement et évolution.

Partie 1

Géométrie

Chapitre 1

Organisation des bourgeons et symétrie des feuilles

En introduction nous avons résumé les grandes étapes du développement des feuilles. Nous allons insister dans ce chapitre sur une de ses caractéristiques négligées : les feuilles grandissent dans un milieu confiné. Celles qui naissent l'été passent l'automne et l'hiver entourées d'écaillés dans un bourgeon (Annexe 0). Celles qui naissent au printemps se développent dans un espace restreint par la base des feuilles plus âgées (Annexe 0). Nous allons montrer que cette étape induit des stratégies de développement qui conditionnent la forme finale du contour des limbes.

I.1.1. Historique

Adamson au 18^{ème} siècle est le premier à s'être intéressé à la disposition des feuilles dans le bourgeon. Certaines feuilles sont enroulées sur elles-mêmes, d'autres n'ont que les bords enroulés, d'autres encore sont pliées, d'autres se superposent simplement les unes aux autres. Il a appelé ces différentes organisations du bourgeon « préfoliation ». Par la suite des botanistes allemands ont travaillé sur le sujet jusque vers 1850. La dernière monographie date de 1870. C'est un ouvrage de systématique. L'auteur Dominique Clos, un botaniste toulousain, répertorie les préfoliations et les compare avec la classification végétale. Après lui, les botanistes savaient le sujet traité et plus aucun d'entre eux ne s'y intéressait. On peut remarquer d'ailleurs que dans l'encyclopédie Britannica de 1911, il y a tout un paragraphe sur les préfoliations, qui a disparu dans l'édition actuelle (voir illustration 1). Preuve du manque d'intérêt pour ce sujet.

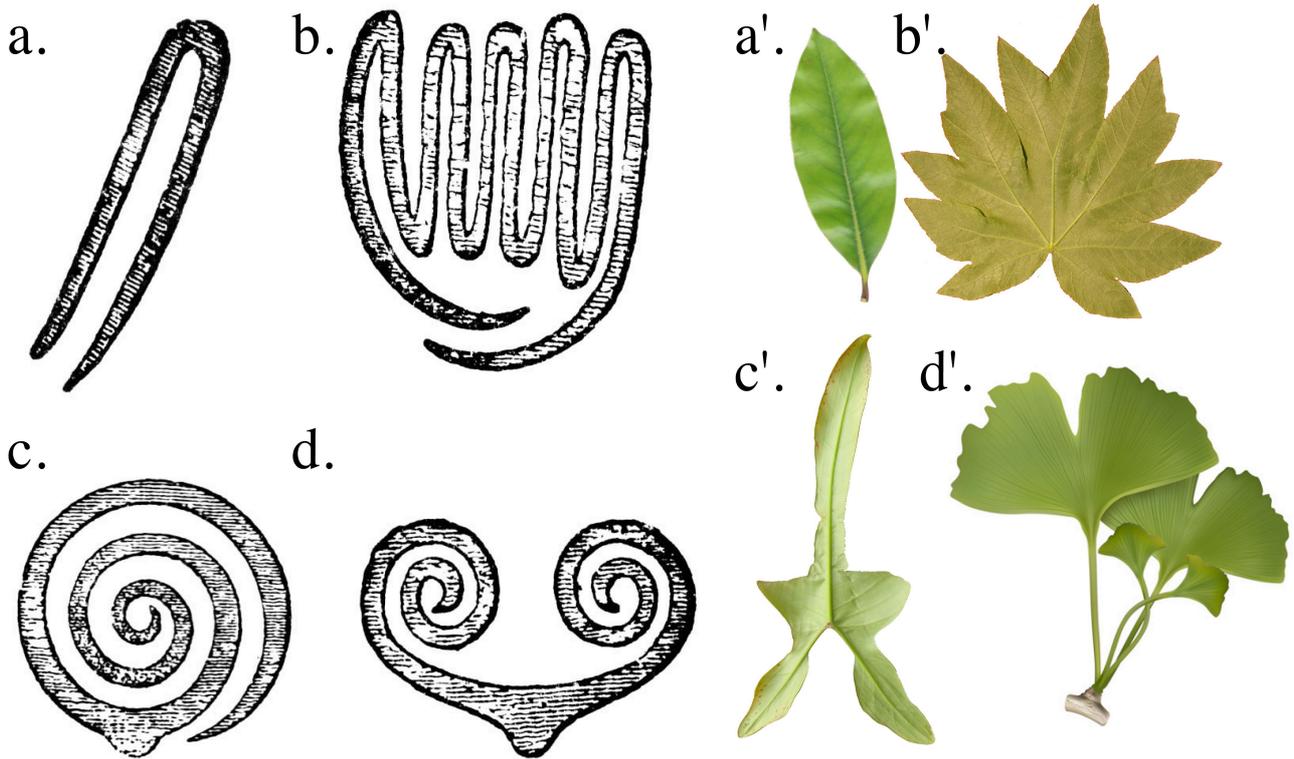


Illustration 1 : Les différents types de préfoliation. a. Feuille réclinée. b. Feuille pliée. c. Feuille circinée d. Feuille conduplicquée (Schéma de l'Encyclopédie Britannica 1911). Exemple de feuille pour chaque type de repliement. a'. Feuilla de *Magonia grandiflora*. b'. Feuille de *Tetrapanax papyrifera*. c'. Feuille de *Phylodendron bipinnifolium*. d'. Feuille de *Ginkgo biloba*.

I.1.2 Le cas des feuilles plissées



Illustration 2 : Exemple de préfoliations plissées. Coupe de bourgeon de sycomore

Cette thèse traite plus particulièrement des préfoliations plissées. Les feuilles plissées ressemblent à celle de la coupe de l'illustration 2 : les nervures sont situées vers l'extérieur du bourgeon (face abaxiale). Le tissu est situé vers l'intérieur du bourgeon. Sur les coupes, les nervures semblent pincer le tissu. Les plis alternent. Entre deux nervures qui ont chacune leur pli, il y a un pli

de sens opposé dans le tissu.

Etre plié est un caractère réparti de manière dispersée dans la phylogénie. La plupart des plantes ont des feuilles simples qui se superposent dans le bourgeon comme celle de l'endive par exemple. De manière irrégulière on voit réapparaître des feuilles pliées dans l'arbre phylogénétique des eudicotylédones et ceci dans chaque grande famille (illustration 3). On en trouve chez les *Gunerales* avec le *Gunera manicata*, chez les *Astérides* dans la famille des *Apiales* avec *Tetrapanax papyrifer* et chez les *Rosids* dans de nombreuses familles comme les *Saxifragales*, les *Geraniales*, les *Malpighiales*, les *Sapindales*, les *Malvales* *Arabidopsis Thaliana* (*Brassicales*) est entouré par deux familles à feuilles plissées, les *Malvales* (famille de la mauve) et les *Sapindales* (Famille de l'érable), mais n'est pourtant pas plié. Il s'agit probablement d'un caractère facile à acquérir et à perdre qui met en oeuvre peu de gènes.



Illustration 3 : Arbre phylogénétique des eudicotylédones (APG II 2003). Les étoiles représentent les feuilles plissées. Ces familles sont très dispersées.

I.1.3 Les bourgeons sont pleins

Le fait d'avoir des feuilles pliées n'est absolument pas sans conséquence pour l'organisation des bourgeons. Les feuilles plates peuvent se superposer très simplement les unes aux autres dans le bourgeon. Par contre les feuilles pliées ont un volume important. Rassembler plusieurs feuilles dans un espace clos demande de l'organisation. Les formes simples avec des faces plates permettent de

remplir l'espace sans laisser de vide. Les feuilles pliées ont donc souvent une forme simple et compacte qui permet de paver le bourgeon : le dos, constitué des nervures, épouse l'enveloppe convexe du bourgeon tandis que le bord de la feuille est replié sur un plan à l'intérieur du bourgeon. Cette face est donc plate. Cette organisation ne laisse aucun vide dans les bourgeons de feuilles pliées. Nous détaillons dans les lignes qui suivent les différents agencements possibles qui dépendent des phyllotaxies.



Illustration 4 : Organisation des bourgeons de phyllotaxie opposée. Le bourgeon d'*Acer pseudoplatanus* (Malvales) est constitué de deux feuilles opposées qui se font face.

- Dans le cas des feuilles opposées, comme l'érable, les bords des deux feuilles opposées se situent l'un sur l'autre le long d'un plan médian du bourgeon (illustration 4).

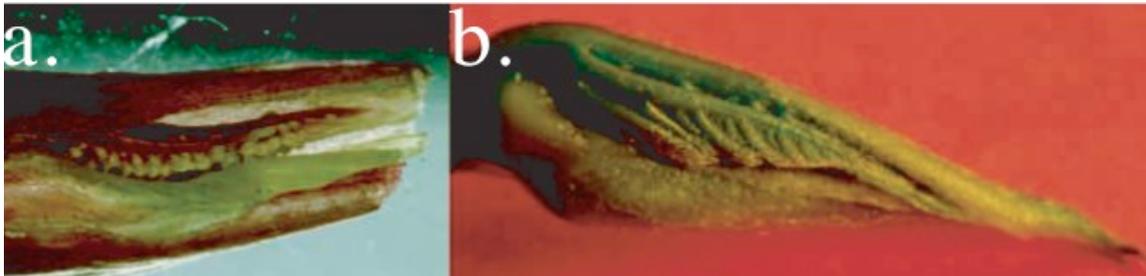


Illustration 5 : Bourgeon type poupée russe. a. Bourgeon de ricin. b. Bourgeon de mûrier.

- Dans le cas de phyllotaxies spiralées, il y a deux types de bourgeons. Dans le premier type, qui est celui du figuier et du mûrier, le bourgeon ressemble à une poupée russe. Il est constitué d'une feuille plissée qui repose sur un plus petit bourgeon (I.1.e une préfeuille qui enveloppe une feuille plus jeune). Cet emboîtement peut se répéter deux ou trois fois. Dans ce cas-là le bord des feuilles pliées repose sur le petit bourgeon (illustration 5).

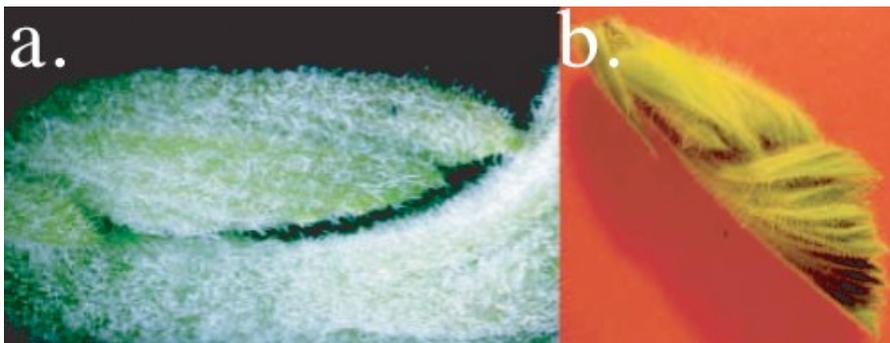


Illustration 6 :
La feuille est limitée par une feuille plus vieille.
a. *Ribes nigrum*.
b. *Pelargonium cuculatum*.

- Il y a un second type de bourgeon spiralé : celui du groseillier, où le bord de la feuille repose sur une feuille plus âgée (illustration 7).



Illustration 7 : Feuilles autorefermante. a. *Tetrapanax papyrifer*. b. *Gunera manicata*

– On trouve aussi un cas où les feuilles se replient sur elle-même, comme pour le *Gunnera* ou le *Tetrapanax* (illustration 7).

Dans les trois premiers cas, les feuilles ont adopté la même forme simple : le dos constitué des nervures épouse l'enveloppe du bourgeon tandis que le bord de la feuille est replié sur un plan qui correspond à un autre élément du bourgeon (la face d'une autre feuille dans le cas d'une phyllotaxie opposée (illustration 8a), le dos d'une autre feuille dans le cas d'une phyllotaxie spiralée (illustration 8c) ...). Du point de vue géométrique, ce motif de forme simple avec une face plate permet de paver¹ l'espace (ici le bourgeon) sans laisser aucun vide. Les feuilles du quatrième cas fonctionnent comme des bourgeons indépendants. Ils sont tout aussi pleins (illustration 8c).



Illustration 8 : a. Coupe transversale de sycomore. Le bourgeon est plein. Les deux feuilles pliées se touchent. b. Feuille de chêne. c. Feuille de *Tetrapanax*. La feuille se replie sur elle-même. Il n'y a aucun espace vide.

I.1.4. Implication sur la forme des feuilles : le kirigami

D'après le paragraphe précédent, les plis de l'érable ramènent le bord de la feuille sur un plan au milieu du bourgeon (illustration 4 et 8a). **Cette remarque apparemment anodine détermine la forme de la feuille.** En effet, on peut imiter la feuille d'érable en prenant une feuille de papier que l'on plie et que l'on découpe le long d'une ligne droite avec des ciseaux (illustration 9a-b-c). En faisant des plis secondaires le long des plis centraux puis en coupant, on peut introduire de la même manière des lobes secondaires (illustration 9d-e-f).

¹ Mot mathématique qui signifie remplir l'espace en répétant un unique motif géométrique.

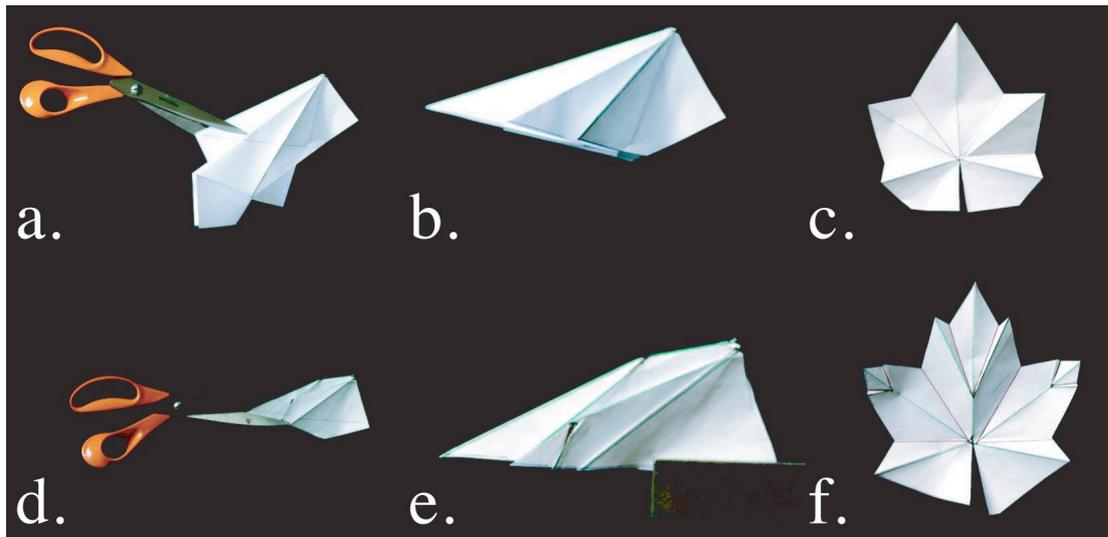


Illustration 9 : Une feuille de sycomore en papier a. Feuille avec 5 plis rayonnant d'un point. On découpe le long d'une droite. b. Même feuille pliée et découpée. c. Feuille déployée. d. On replie la feuille avec des plis secondaires. e. Feuille pliée et découpée. f. Feuille dépliée aux plis secondaires correspond des lobes secondaires.

Etre replié avec son bord sur un plan est donc une condition géométrique très contraignante sur la forme de la feuille. Comme dans le cas des feuilles de papier, à chaque pli va correspondre soit une pointe soit un creux du contour de la feuille. **Chez toutes les feuilles pliées, on retrouve la même structure : les plis qui vont correspondre aux lobes sont ceux situés le long des nervures, les plis qui correspondent aux creux (anti-plis) sont situés dans le tissu et émanent de l'intersection de deux plis nervures.** Ces deux types de plis alternent le long du bord de la feuille et sont à l'origine de son contour (illustration 10). Les plis suivent la hiérarchie des nervures (illustration 11). Nous verrons que ce détail est crucial pour comprendre la formation des plis. Les plis principaux, qui suivent les nervures principales, vont donner les lobes principaux sur lesquels vont se brancher des plis secondaires, le long de nervures secondaires, qui donneront des lobes plus petits.

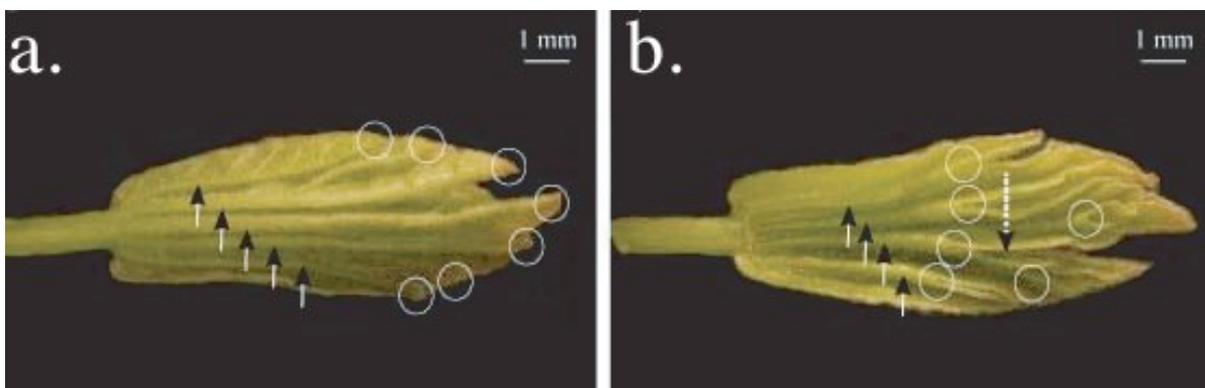


Illustration 10. a. Feuille *Acer campestre* de dos. Les flèches indiquent les plis le long des nervures. Les cercles indiquent les extrémités de ces plis. b. Même feuille de face. Les flèches pleines indiquent les plis dans le tissu ou « anti-plis ». Les cercles indiquent les extrémités de ces plis. La flèche en pointillé indique le contour.



Illustration 11 :
Une feuille de
Tetrapanax
papyriferum
qui
se déploie.

Les plis principaux suivent les nervures principales. Les plis secondaires sont le long des nervures secondaires.

Cette théorie développée pour l'érable s'applique aussi aux feuilles des trois premiers cas du paragraphe précédent car le bord de ces feuilles se situent sur une surface proche d'un plan. Ce qui est étonnant, c'est qu'on peut encore l'appliquer pour les feuilles-bourgeon du quatrième type. Globalement le bord des feuilles ne reposent pas sur un plan. Mais localement pour chaque pli le contour se replie sur une ligne (illustration 12 cas du *Gunnera* et du *Tetrapanax*). Cela implique qu'encore une fois un lobe ou un creux va correspondre à chaque pli.

Cette propriété géométrique des feuilles pliées n'avait jamais été remarquée par les morphologistes végétaux. Nous lui avons donné le nom de feuille « kirigami », ce qui veut dire plier (gami) et découper (kiri) en japonais. Les kirigami japonais les plus réputés sont des éclairs de papier qui décorent les temples shinto du japon (illustration 13).

Tout le propos de la première partie de cette thèse va être de relever les conséquences morphologiques du kirigami sur la forme des feuilles.

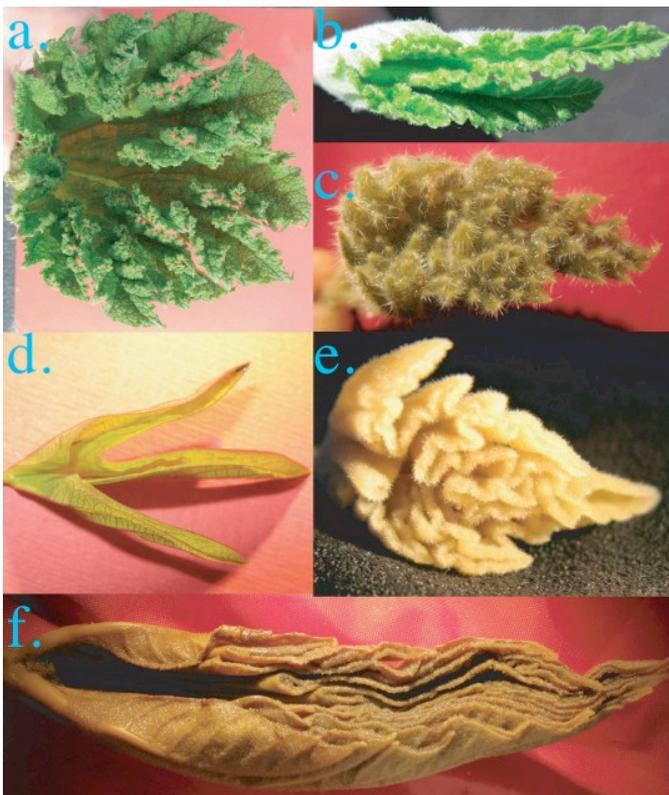


Illustration 12 :

Le contour de la feuille est au bord du volume de la feuille pliée.

a. *Gunnera manicata*. (Gunnerales)

b. *Ribes nigrum*. (Saxifragales)

c. *Pelargonium cuculatum*.

(Geraniales)

d. Passiflore. (Malphigiales)

e. *Malva sylvatica*. (Malvales)

f. *Tetrapanax papyriferum* (Apiales).



Illustration 13 : Kirigami en éclair japonais.

I.1.5. Symétries et plis

En science l'oeil ne suffit plus, nous avons voulu montrer numériquement la propriété de symétrie par rapport aux plis. Pour cela nous avons pris des feuilles au stade plié. Pour chaque pli de chaque feuille nous avons mesuré l'angle entre le pli et bord de la feuille. Ensuite nous avons déplié ces feuilles et mesuré l'angle d'ouverture des creux. Si notre oeil ne ment pas le pli est axe de symétrie du creux. On peut donc en théorie prédire l'angle d'ouverture d'un creux avec l'angle que le pli fait avec le bord de la feuille lorsque la feuille est pliée. C'est ce que nous avons vérifié sur la courbe ci-dessous (illustration 14) en utilisant des espèces qui proviennent de toutes les grandes familles d'eudicotylédones.

Cette courbe montre que la loi kirigami est valide pour une grande variété d'angles. Si l'angle entre le pli et le bord est proche de 90° , l'angle d'ouverture du contour de la feuille est, lui, proche de 180° : il n'y a quasiment pas de creux. On observe de tels angles dans les plis secondaires des feuilles de *Gunera manicata*. A l'opposé, si l'angle entre le pli et le bord est proche de 180° l'angle d'ouverture des creux va être très aigu. On voit ceci, entre autres, pour les plis principaux des érables sycomores. En parcourant les espèces, on arrive à décrire toute la plage d'angle. De manière générale, on remarque aussi que les plis secondaires ont des angles d'ouverture plus importants que les plis principaux.

Cette courbe est plus intéressante que la même courbe qui prédirait l'angle des pointes ouvertes à partir de l'angle quand elles sont pliées. En effet, il est plus simple de faire un modèle de feuilles pour lequel les nervures sont des axes de symétrie des lobes car à la différence des antiplis, les nervures ont une fonction biologique importante. Par exemple, dans un modèle de croissance de réaction-diffusion à partir des nervures, les lobes seront aussi symétriques par rapport aux nervures (Franks N.R. 2000). Alors que le fait que les antiplis soient axes de symétrie des creux est l'apanage du modèle du kirigami (illustration 18).

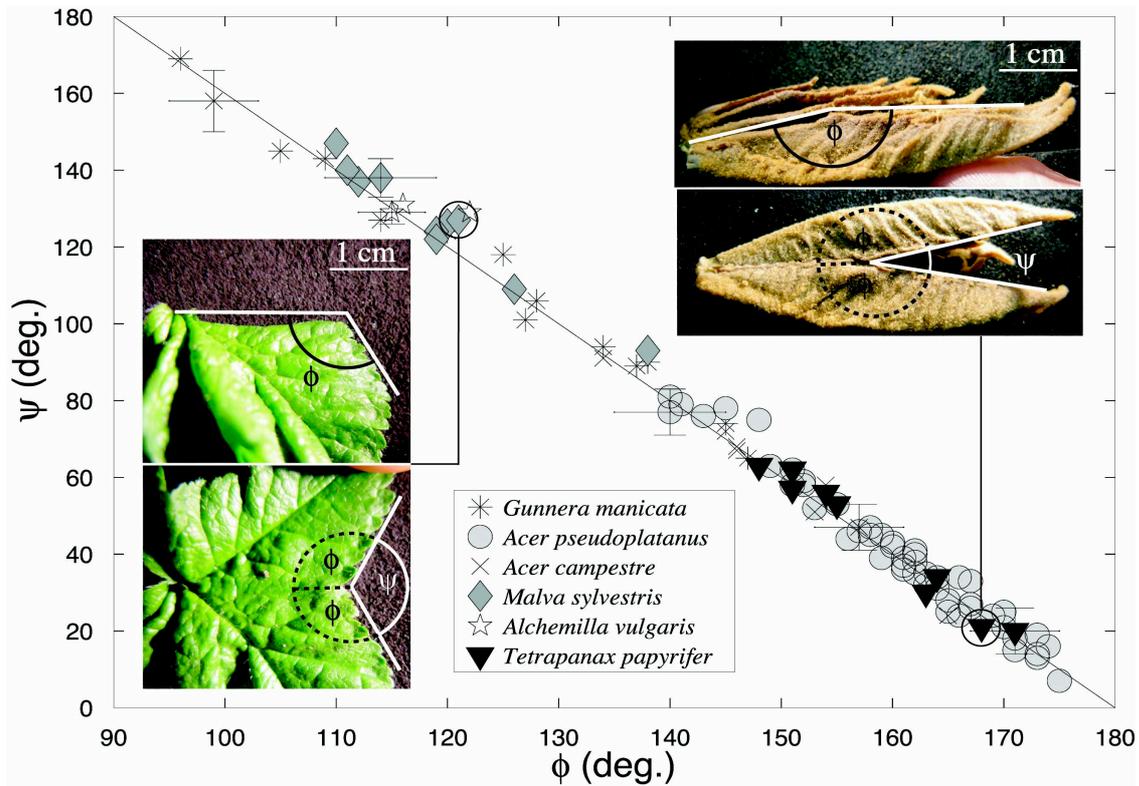


Illustration 14 : Courbe représentant l'angle d'ouverture d'un creux ψ en fonction de l'angle entre le pli et le bord de la feuille ϕ .

I.1.6. Qu'en reste-t-il une fois la feuille grande ?

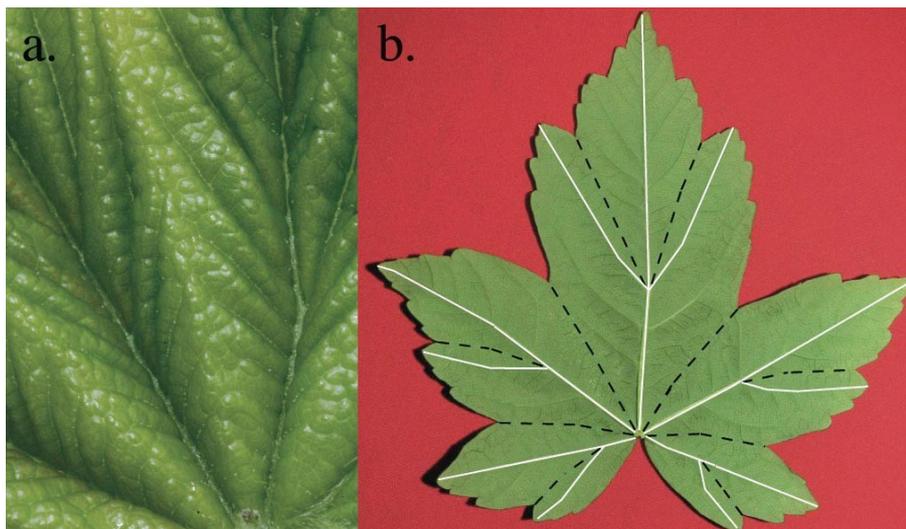


Illustration 15 : a. Zoom sur un antipli d'érable sycomore. Le pli se situe là où les nervures secondaire se reconnectent. b. Feuille d'érable sycomore déployée. On peut savoir où étaient les plis en regardant les nervures principales (trait blanc) et où étaient les antiplis en regardant là où les nervures secondaires se reconnectent (pointillé noir).

Quand la feuille se déploie et grandit hors du bourgeon, elle se déforme un peu. On ne sait *a priori* plus où sont les antiplis de la feuille. Cependant une astuce permet de les retrouver. Les plis se situent là où les nervures d'ordre inférieur se rejoignent. Ceci permet de les retrouver même sur une feuille dépliée (illustration 15). On peut vérifier si ces plis sont toujours les axes de symétrie du contour. Or les axes de symétrie sont bien défini pour les polygones mais pas pour les contours continus. Nous allons utiliser une généralisation des axes de symétrie qui s'appelle les axes médians. Nous détaillons son utilisation en annexe.

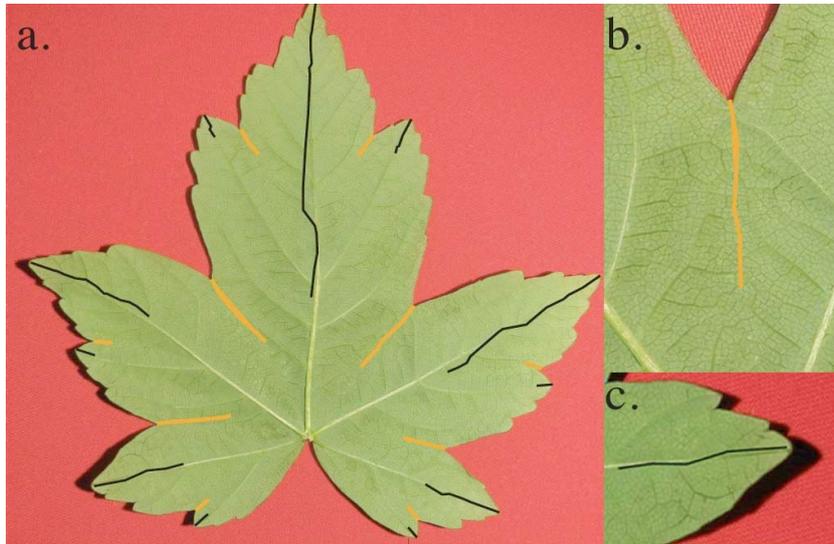


Illustration 16 : Les plis restent les axes de symétries du contour même après le déploiement. Feuille de sycomore. a. Les traits noirs sont les axes médians des lobes axe. Les traits oranges sont le symétrique par rapport à la pointe du creux de l'axe médian du creux. b. Détail d'un creux. La ligne cyan est là où les nervures secondaires se raccordent. c. Détail d'une pointe. La ligne noire est sur la nervure.

On se rend compte que l'axe médian des lobes correspond toujours parfaitement aux nervures (illustration 16b). De même le symétrique de l'axe médian des creux correspond à l'endroit où les nervures se rejoignent (illustration 16c). Les symétries de la feuille sont donc conservées même au stade déplié. Ces propriétés sont vraies chez de nombreuses espèces de feuilles pliées comme le *Tetrapanax papyrifer* et le cassis fleur de l'illustration 17 ci-dessous .

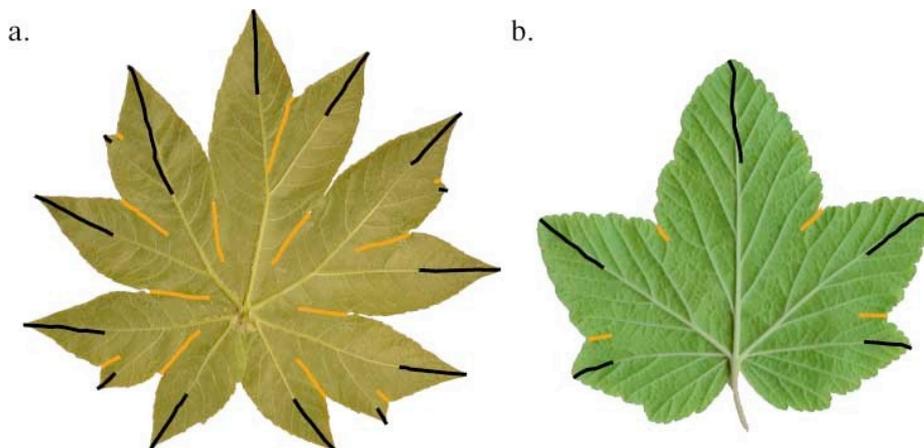


Illustration 17 : Idem illustration 8. a. Feuille de *Tetrapanax papyrifer* (apiiales) b. *Ribes Nigrum* (Saxifragales)

Il est intéressant de voir ce qu'il en est chez des feuilles qui ne grandissent pas pliées. Nous avons trouvé un exemple de feuille lobée qui ne grandit pas pliée un dicotylédone le *Philodendron bipenifolium* (illustration 18). Les nervures sont toujours des axes de symétrie du contour mais pas les antiplis.

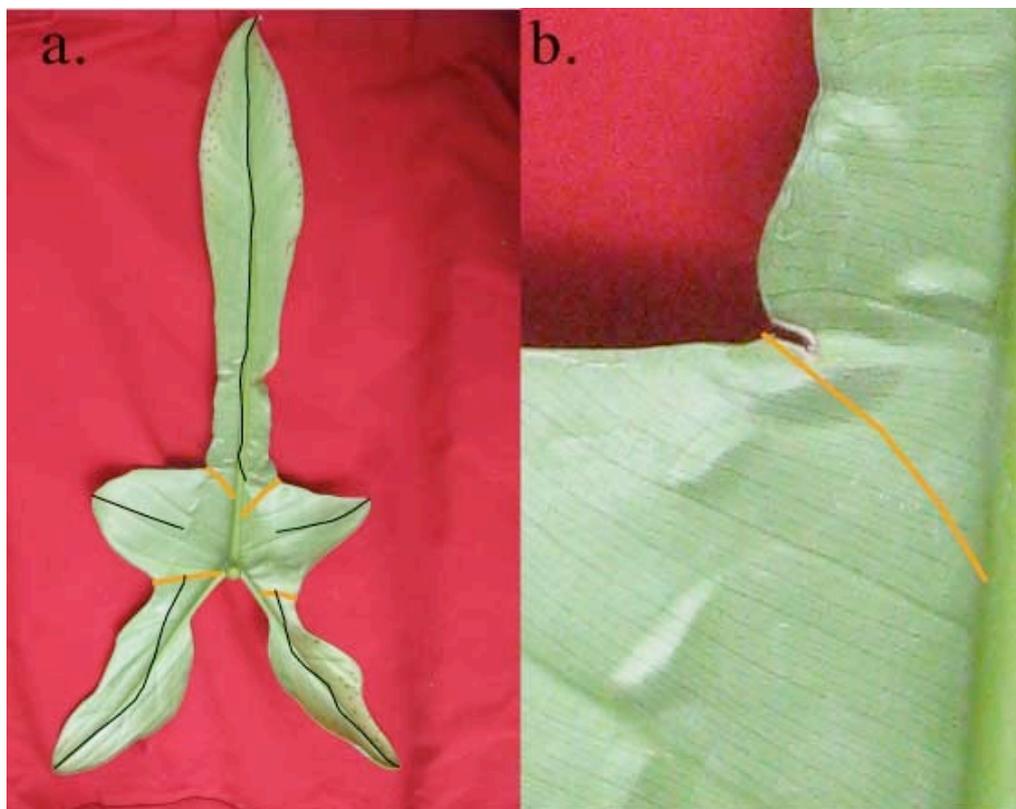


Illustration 18 : Idem. a. Feuille de *Philodendron bipenifolium*. Nervure axe de symétrie des lobes. b. Pas de rapport entre l'axe de symétrie des creux et les nervures.

I.1.7. Conclusion

Dans ce chapitre, nous avons montré que les préfoliations sont une étape cruciale du développement de la feuille. Le mode de développement d'*Arabidopsis thaliana* ou d'autres plantes modèles n'est pas aussitôt transposable aux feuilles plissées. Pour remplir efficacement l'espace disponible dans le bourgeon, les feuilles plissées adoptent une géométrie à la fois compacte et simple : Le dos de la feuille est constituée des nervures repliées et épouse l'enveloppe externe tandis que le bord de la feuille est replié sur une face plate à l'intérieur du bourgeon. Etre replié sur une face plate implique que comme dans le cas des ribambelles de papier, chaque pli va être un axe de symétrie du contour une fois celui-ci déployé. Nous avons proposé le terme de kirigami pour nommer ces feuilles. Nous avons de plus montré qu'elles présentent des symétrie qu'elles conservent jusqu'à l'âge adulte et que les autres feuilles ne présentent pas.

Chapitre 2

Effet du kirigami sur les dimensions de la feuille adulte

Dans le chapitre précédent, nous avons montré que le repliement des feuilles juvéniles et leur forme sont liés. La feuille subit ensuite de profonds changements. Tout d'abord, elle se déploie. Puis elle s'étend d'un facteur allant jusqu'à plus de dix. Ces deux étapes ne sont pas *a priori* homothétiques. Dans ce chapitre, nous allons voir ce qu'il reste des repliements juvéniles chez la feuille adulte.

Nous avons pour cela utilisé deux méthodes. Une première consiste à replier numériquement le contour des feuilles, ce qui donne des résultats qualitatifs. La seconde méthode est quantitative et permet de montrer que les différentes dimensions des lobes et des creux des feuilles sont liées par la théorie « kirigami ».

I.2.1. La feuille garde dans sa forme la mémoire de son volume dans le bourgeon

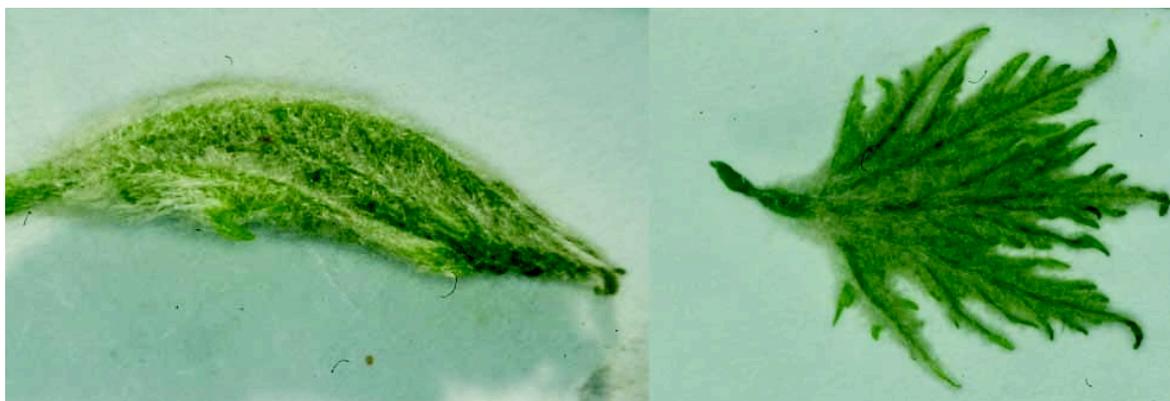


Illustration 1: a. Feuille d'érable argenté repliée. b. La même feuille dépliée

Sur l'illustration 1, nous pouvons comparer la simplicité du volume qu'occupe une feuille pliée et la complexité de la même feuille si on la déplie à la main. Ce contour très découpé se ramène à une forme simple si on le replie. Partant de cette idée, nous avons essayé de replier des feuilles matures d'érable et d'autres espèces pour voir si elles se ramènent elles aussi au contour simple qu'elles occupaient dans le bourgeon.

I.2.1.1 Plis principaux

Les plis correspondent aux nervures, les antiplis correspondent au lieu où les nervures d'ordre le plus bas se reconnectent. Ces plis et antiplis n'ont qu'un défaut : ils ne sont pas droits. C'est un obstacle géométrique au repliement que nous traiterons seulement en annexe. Nous avons donc fait dans un premier temps une simplification. Nous avons pris pour plis les segments joignant le centre de la feuille (i.e là où le pétiole touche la feuille) à l'extrémité des lobes et pour antiplis les segments joignant le centre de la feuille aux creux. C'est un ensemble de plis concourants dont le point d'intersection est au bord de la feuille. Il n'y a maintenant aucune contrainte géométrique pour replier la feuille : il suffit d'utiliser les angles entre les plis et les antiplis.

Si on plie seulement le pli central, le contour se rabat sur lui-même. L'explication ne provient pas du kirigami mais du fait que la feuille a grandi de manière symétrique dans le bourgeon et qu'ensuite sa croissance a été très homogène (illustration 2b). Si on replie maintenant tous les plis principaux, tout le contour se rabat sur une ligne simple. Ceci est par contre caractéristique du kirigami. La feuille a donc gardé la trace de l'espace qu'elle occupait dans le bourgeon. Grandir plié dans le bourgeon influence donc la forme adulte de la feuille.

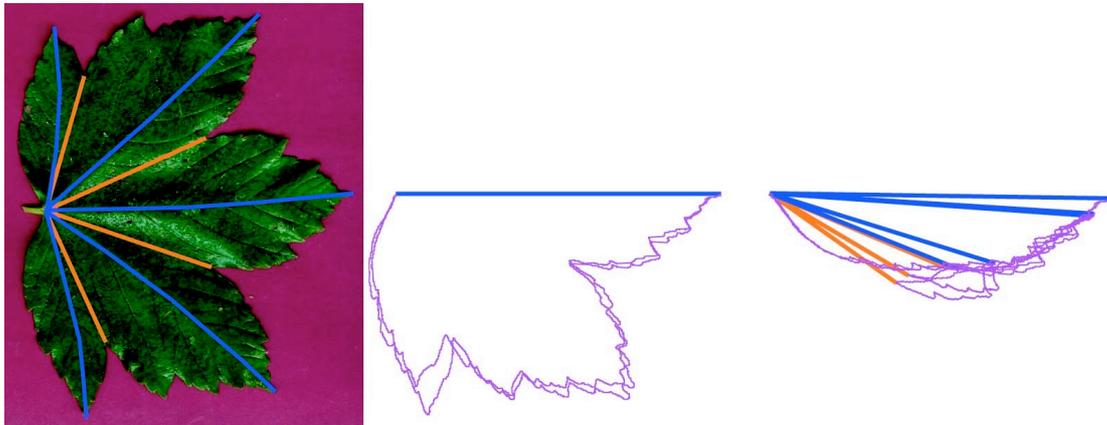


Illustration 2 : Repliement informatif d'une feuille. a. Feuille de sycomore. Le bleu correspond aux plis le long des veines et l'orange aux antiplis. b. Même feuille repliée le long du pli central. c. Feuille repliée selon ses plis principaux.

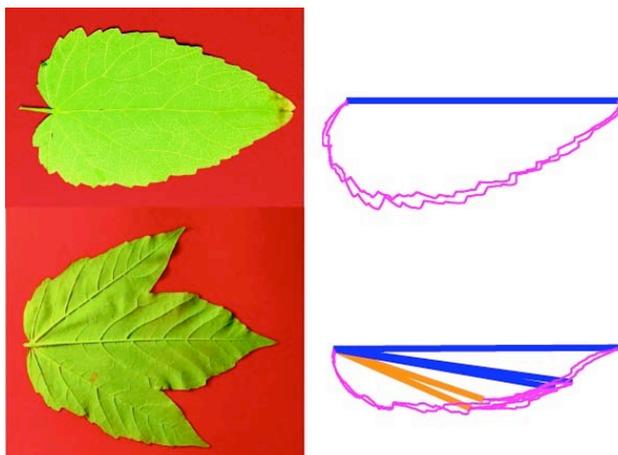


Illustration 3 : Les feuilles se replient toujours sur une même courbe.

a. Feuille à 1 lobe. b. Même feuille repliée. c. Feuille à trois lobes. d. Même feuille repliée

On peut opérer ainsi pour des feuilles de sycomore avec différents nombres de lobes. Le contour se rassemble toujours sur la même courbe simple grâce aux plis. Le kirigami explique donc les différentes formes de feuilles d'érable.

Pour comprendre ce qui est spécifique des feuilles kirigami dans la manière de se replier, nous avons utilisé notre programme avec une feuille de *Phylodendron bipenifolium*. Les feuilles de cette espèce se développent enroulées sur elles-mêmes et non pliées (illustration 3 a et b). Nous retrouvons les mêmes résultats qu'avec les axes médians dans le dernier paragraphe du chapitre 1. Comme dans le cas de l'érable les nervures sont bien les axes de symétrie du contour. Ceci est cohérent avec la théorie du développement des lobes : le limbe émane symétriquement d'un axe central situé à la nervure (illustration 4 du chapitre 0). Par contre, les plis des creux ne sont plus du tout les axes de symétries du contour (illustration 3 c et d). C'est logique : il n'y a aucune raison pour que cela soit vrai ; le repliement ne correspond à aucun stade de développement pour le *Phylodendron bipenifolium*.

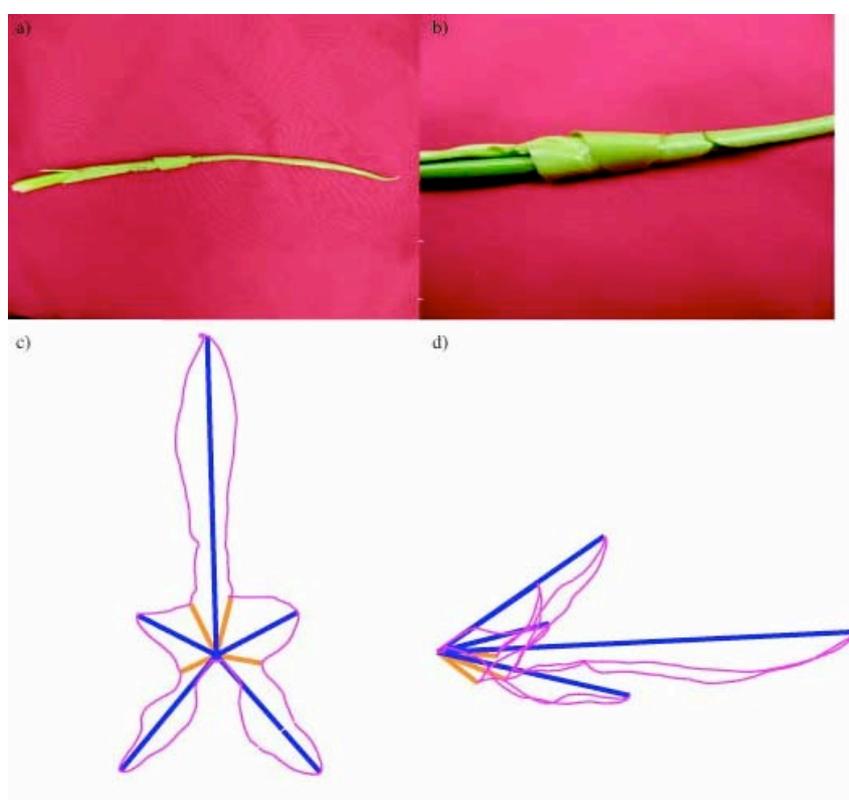


Illustration 3 : Feuille de *Phylodendron bipenifolium*. a. Feuille enroulée sur elle-même telle qu'elle se développe dans le bourgeon. b. Détail de la même feuille. c. Feuille adulte. d. Même feuille repliée.

I.2.1.2 Pli secondaire

Dans un second temps nous avons essayé de prendre en compte les plis secondaires dans le repliement. C'est un problème mathématique plus compliqué parce que les plis secondaires se croisent à l'intérieur de la feuille (voir Annexe 3). Pour que les plis soient repliables, il faut que les angles entre les plis vérifient le théorème de Kawasaki. Avec les notations de l'illustration 4, il faut que $\alpha + \nu = \beta + \mu$. Chez les feuilles ce n'est jamais exactement le cas. Pour replier numériquement, nous avons choisi l'approximation la plus naturelle. Nous avons calculé pour chaque point

d'intersection de nervure, la structure repliable la plus proche au sens des moindres carrés de la structure réelle. La distorsion géométrique est faible. Elle est de l'ordre de quelques degrés pour chaque angle. Ensuite nous avons replié les feuilles.

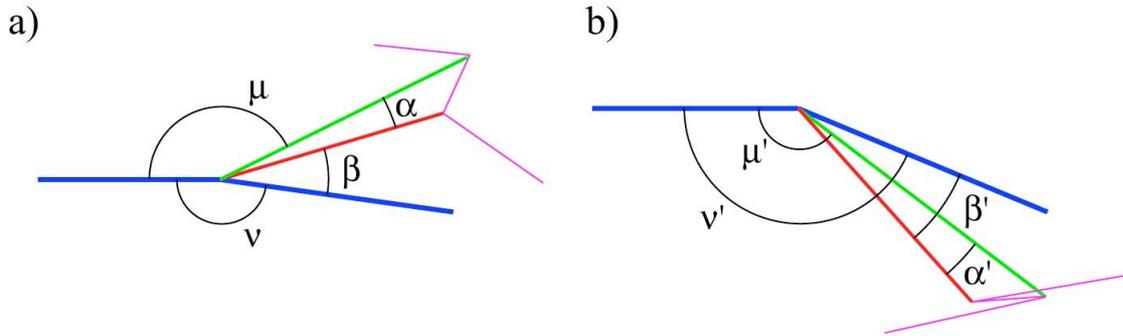


Illustration 4 : Théorème de Kawasaki. a. Intersection entre la nervure principale (bleu) , une nervure secondaire (vert) et un antipli secondaire (rouge). Ces plis ne sont pas forcément repliables pour tous les α, β, μ, ν . b. $\alpha', \beta', \mu', \nu'$ doivent vérifier $\beta' - \alpha' = \nu' - \mu'$ pour être repliables comme sur la figure. On prend $\alpha' = (\pi + \alpha - \nu)/2$, $\beta' = (\pi + \beta - \mu)/2$, $\mu' = (\mu + \beta)/2$, $\nu' = (\alpha + \nu)/2$ qui est la solution la plus proche au sens des moindres carrés.

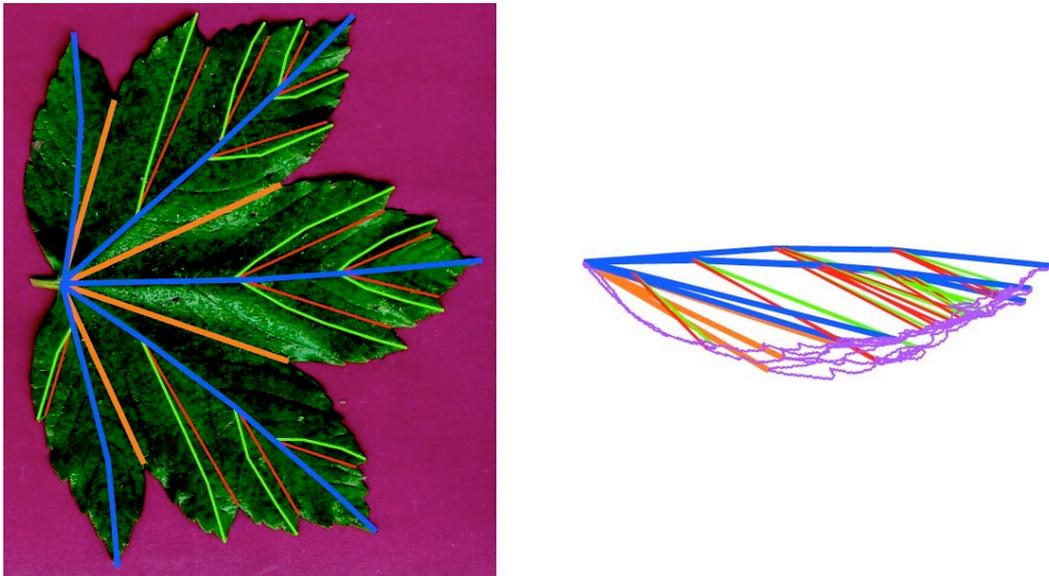


Illustration 5 : Pli secondaire. a. Feuille de sycomore. Bleu nervure. Orange antiplis principaux. Vert pli secondaire. Rouge antipli secondaire. b. Même feuille repliée avec l'approximation de l'illustration 4.

Nous avons d'abord utilisé notre programme pour replier la même feuille que sur l'illustration 2. Nous constatons que le contour de la feuille s'aligne mieux quand on le replie avec les plis secondaires qu'avec seulement les plis principaux (illustration 5).

Nous avons ensuite fait marcher notre programme sur de multiples espèces d'origine phylogénétique variée comme *Malva sylvestris*, *Sida hermaphrodita*, *Ribes nigrum* (illustration 6). Certaines sont plus allongées et asymétriques comme *Sida hermaphrodita*, d'autres encore sont plus larges comme *Malva sylvestris*. Certaines ont beaucoup de plis secondaires. Mais finalement toutes se replient sur une courbe simple qui correspond aux volumes qu'elles occupaient dans le bourgeon. Ce programme de repliement peut être mis en défaut sur des feuilles comme celle du mûrier dont la structure des plis est plus compliquée. Nous traiterons ce cas dans le prochain chapitre. Ce programme replie moins bien les feuilles qui se replient sur elles-mêmes comme le *Tetrapanax* ou le *Gunera manicata*. Dans ce cas-là, la troisième dimension est très importante dans le repliement et nous l'avons négligée dans le programme.

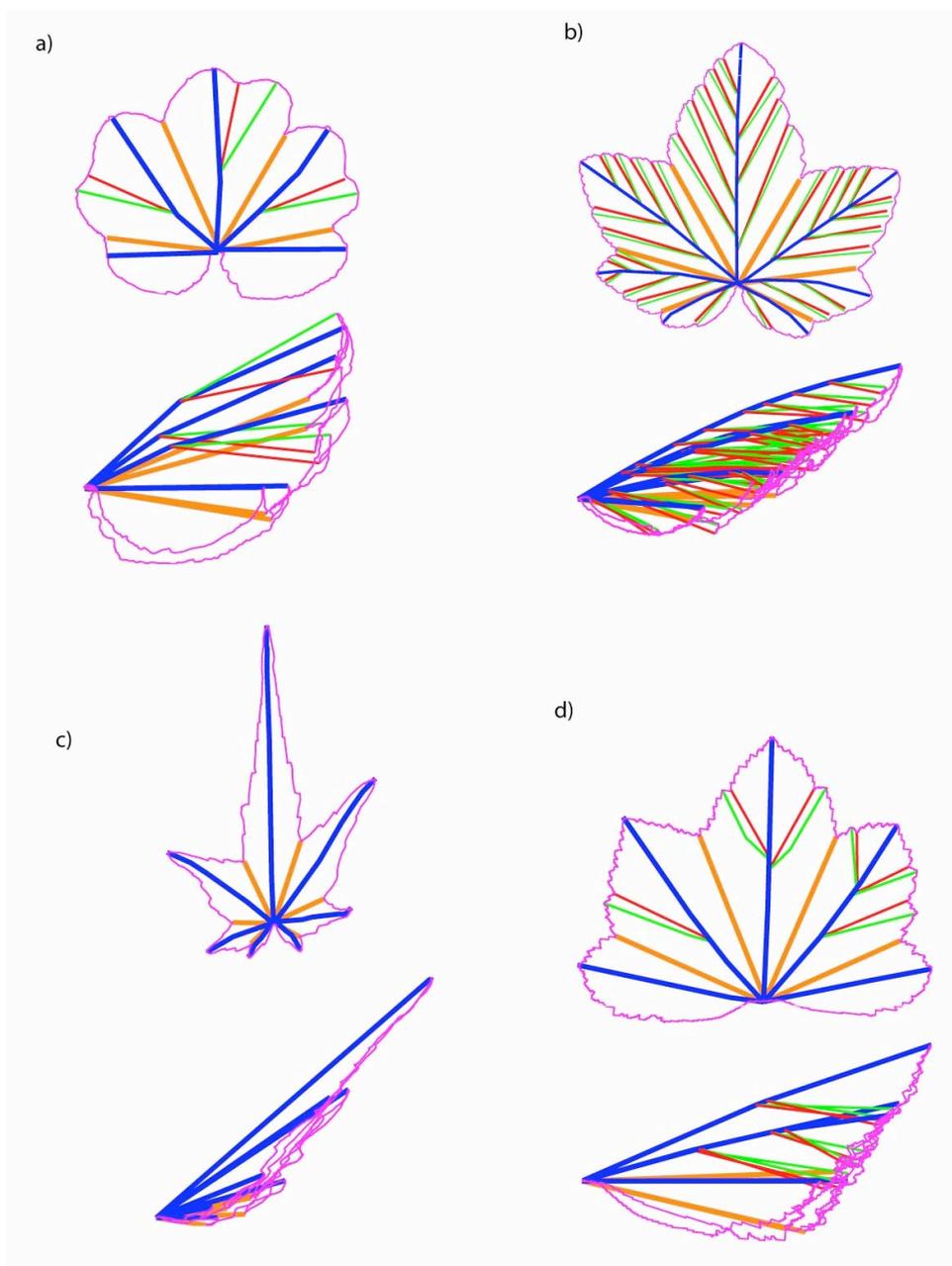


Illustration 6 : Différentes feuilles dépliées et pliées. a. *Gunera manicata* (Gunerales) b. *Ribes nigrum* (Saxifragales). c. *Sida hermaphrodita* (Malvales). d. *Malva sylvestris* (Malvales)

I.2.1.3. Replier les feuilles directement à partir du contour

Dans les paragraphes précédents, nous avons montré qu'en reprenant le réseau des nervures et des antiplis, on peut replier les feuilles kirigami sur leur volume d'origine. Dans ce paragraphe, nous allons nous poser une question d'ordre plus géométrique. Peut-on à partir simplement du contour d'une feuille savoir s'il s'agit d'une feuille de type kirigami ?

Pour répondre à cette question, nous avons écrit un programme, détaillé dans l'Annexe 2, dont le principe est résumé ici.

On détermine d'abord les axes médians de tous les creux et lobes significatifs du contour. Ensuite on les hiérarchise en creux principaux et creux secondaires. Dans un troisième temps, on construit un squelette repliable :

- on ajuste des droites sur les axes médians des trois lobes principaux;
- on prend pour centre de repliement l'isobarycentre des intersections de ces droites entre elles;
- on prend pour plis principaux les droites joignant ce centre aux extrémités des creux et des lobes principaux que l'on a détectés grâce aux axes médians;
- on prend pour plis secondaires des lobes les ajustements linéaires des axes médians des lobes secondaires qui s'arrêtent quand ils touchent le pli principal dont ils relèvent.

On peut alternativement créer une structure repliable basée sur les axes médians des creux. Dans le cas des feuilles kirigami ces deux structures sont proches au moins en ce qui concerne les plis principaux.

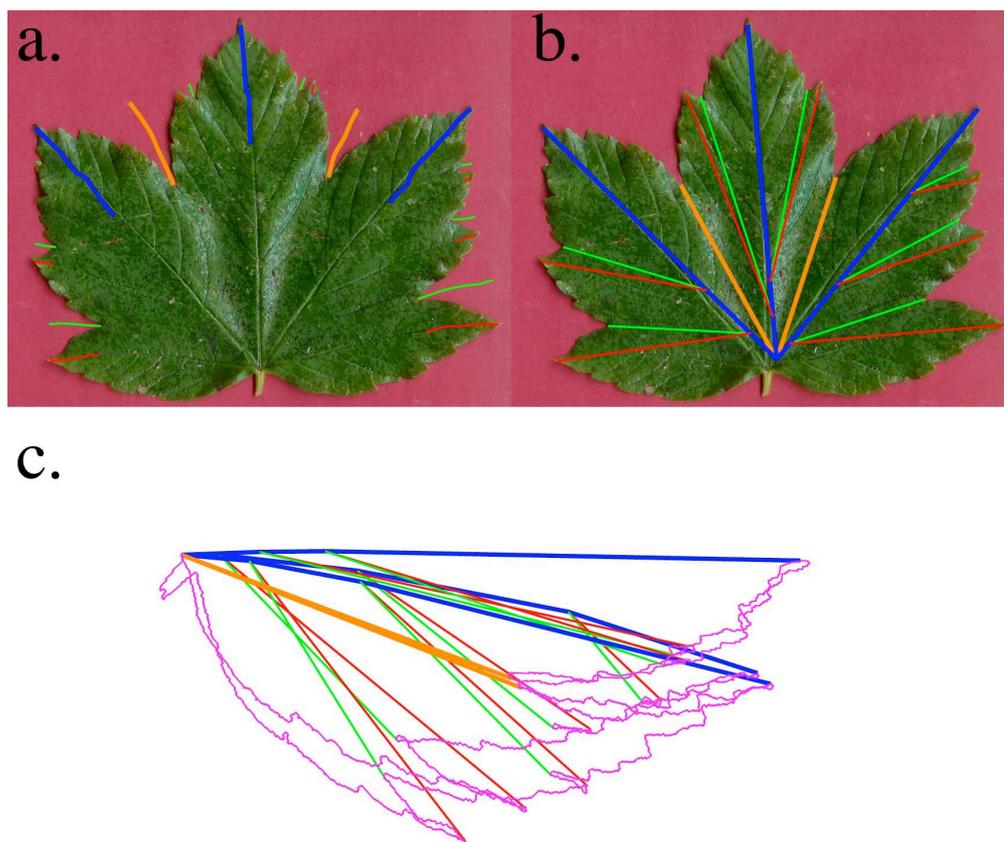


Illustration 7 : a. Structure repliable créé à partir des axes médians des lobes. b. Structure repliable créé à partir des axes médians des creux.

Quand on replie les feuilles kirigami avec ces axes, le bord de la feuille se ramène lui aussi sur une ligne simple. Cela montre que les axes médians des plis principaux des feuilles kirigami sont quasiment concourants.

I.2.2. Liaison entre les dimensions des lobes et des creux

Dans la première partie de ce chapitre, nous avons montré qu'on pouvait replier les contours des feuilles sur des formes simples. Cela indique que les dimensions des lobes et creux des feuilles respectent certains rapports numériques. Dans cette partie, nous mettons en évidence ces rapports numériques de manière plus quantitative.

I.2.2.1 Prédiction des longueurs des antiplis chez l'érable

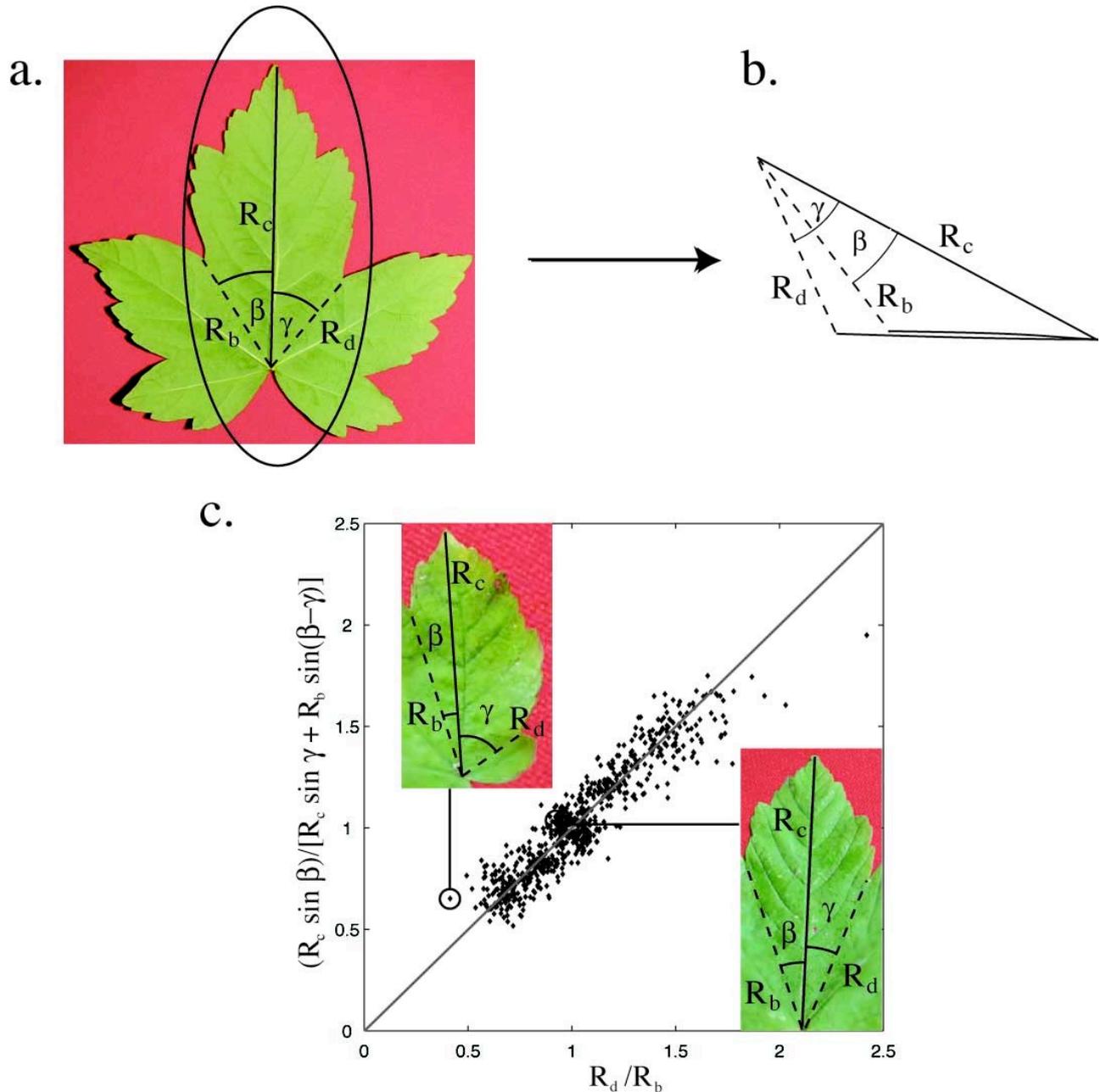


Illustration 8 : a-b. Etre repliable sur la même droite induit une liaison entre deux antiplis consécutifs R_b, R_d ; le pli R_d et β, γ . c. Prédiction de R_d/R_b , à partir de R_b, R_c, β , et γ en fonction de R_d/R_b .

Partie I Géométrie. Chapitre 2 Effet du kirigami sur les dimensions de la feuille adulte.

Dans ce paragraphe nous montrons comment on peut prévoir la longueur d'un antipli à partir de l'antipli adjacent et du lobe entre les deux. Pour cela, on considère les deux antiplis successifs R_b et R_d et le lobe R_c de l'illustration 8a. Sur la figure 8 b, on voit bien que si R_b , R_c , β et γ sont fixés, il n'y a qu'une seule valeur possible pour R_d telle que les extrémités de R_b , R_c et R_d soient alignés. Calculons-la.

Si R_b , R_c et R_d sont repliables sur le même segment (illustration 7 b), les vecteurs $(\vec{R}_b - \vec{R}_d)$ et $(\vec{R}_b - \vec{R}_c)$ sont colinéaires, ce qui peut s'écrire :

$$(\vec{R}_b - \vec{R}_d) \wedge (\vec{R}_b - \vec{R}_c) = \vec{0}$$

On développe :

$$-\vec{R}_b \wedge \vec{R}_c - \vec{R}_d \wedge \vec{R}_b + \vec{R}_c \wedge \vec{R}_d = \vec{0} .$$

On projette sur l'axe orthogonal au plan de repliement :

$$R_b R_d \sin(\beta - \gamma) + R_d R_c \sin(\gamma) = R_b R_c \sin(\beta)$$

et finalement

$$R_d = \frac{(R_b R_c \sin(\beta))}{(R_b \sin(\beta - \gamma) + R_c \sin(\gamma))} .$$

Nous pouvons donc maintenant prévoir la longueur d'un antipli à partir de l'antipli précédent et du lobe précédent. Nous avons enfin un moyen quantitatif de tester la validité de notre modèle de forme des feuilles.

Pour cela, nous avons ramassé 137 feuilles d'érables avec des nervures bien droites pour que les angles soient bien définis. Ces feuilles proviennent de différents arbres. Nous avons ensuite mesuré les angles entre les antiplis et les lobes ainsi que leurs longueurs respectives.

Pour nos comparaisons, nous avons dessiné $\rho = R_d/R_b$ en abscisse et la prédiction en ordonnée :

$$\rho_{th} = \frac{(R_c \sin(\beta))}{(R_b \sin(\beta - \gamma) + R_c \sin(\gamma))}$$

Nous avons dessiné les rapports des tailles des antiplis successifs plutôt que les tailles absolues pour éliminer les corrélations dues à la taille des feuilles. Les rapports de taille des antiplis mesurés varient entre 0,4 et 2,5. Les points sont parfaitement centrés et alignés le long de la prédiction. La théorie du kirigami se vérifie à merveille.

I.2.2.2 Prédiction des longueurs des lobes chez l'érable

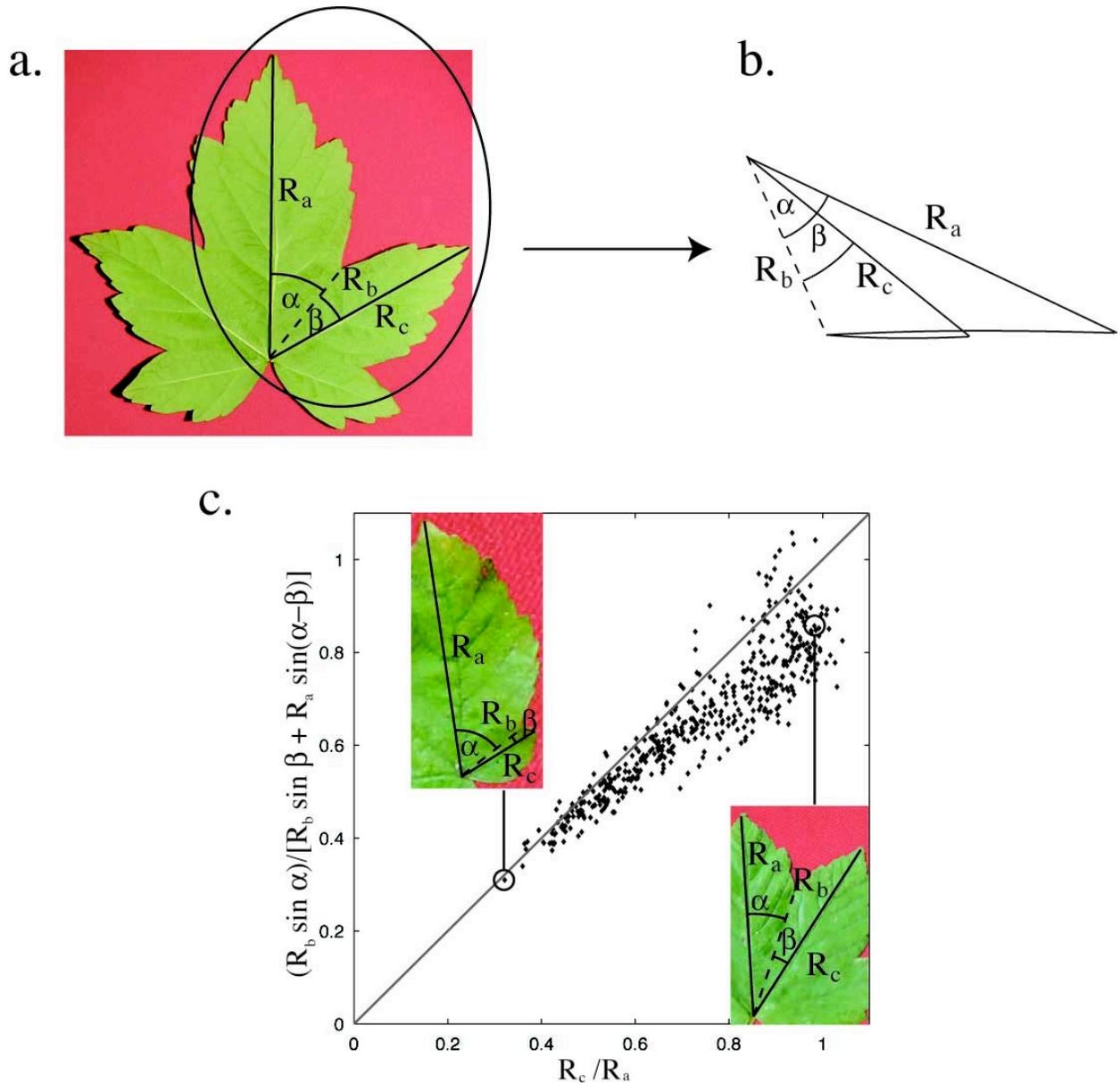


Illustration 9 : Liaison entre les tailles des lobes. a. et b. Etre repliable sur la même droite induit une liaison entre deux plis consécutifs R_a , R_c , l'antipli entre les deux R_b et les angles α , β . c. Prédiction de R_c / R_a à partir de R_a , R_b , α et β en fonction de R_c / R_a .

On obtient une formule analogue pour les lobes (notation de l'illustration 9a et b) :

$$\rho_{th} = \frac{(R_b \sin(\alpha))}{(R_a \sin(\alpha - \beta) + R_b \sin(\beta))}$$

La prédiction fonctionne correctement quand on essaye de prédire la taille d'une nervure à partir de la taille d'une nervure adjacente plus grande et des angles correspondants (*i.e* abscisses inférieures à 1) (illustration 9c).

1.2.2.3 Robustesse des mesures

A la différence de la courbe de prédiction des antiplis, le bruit croît avec l'abscisse pour les lobes. Il explose quand on essaye de prédire un lobe plus grand à partir d'un lobe plus petit (pour les abscisses supérieures à 1) (illustration 10 a et b). La raison est géométrique. Pour une certaine valeur de l'angle β , β_0 , la nervure dont on cherche à prédire la longueur, est parallèle au plan de coupe, elle a donc une longueur infinie (illustration 11a). La sensibilité aux petites variations d'angle diverge aussi au voisinage de β_0 .

Pour mieux comprendre ce phénomène, on peut faire quelques calculs très simples.

$$\text{Soit } Q(\beta) = R_a \sin(\alpha - \beta) + R_b \sin(\beta)$$

$$\text{On a alors } \rho_{th}(\beta) = \frac{R_b \sin(\alpha)}{Q(\beta)}$$

β_0 est l'angle pour lequel Q s'annule. Pour les abscisses supérieures à 1, β est proche de β_0 (illustration 12a). Q devient très petit et ρ très important.

$$\text{De plus } \rho'_{th}(\beta) = -R_b \sin(\alpha) \frac{Q'}{Q^2}$$

ρ' donne la sensibilité de ρ à l'erreur sur β . L'erreur sur les autres paramètres varie elle aussi comme $\frac{1}{Q^2}$. Elle explose encore plus vite que ρ . La courbe se transforme donc progressivement en un nuage de point quand l'abscisse augmente.

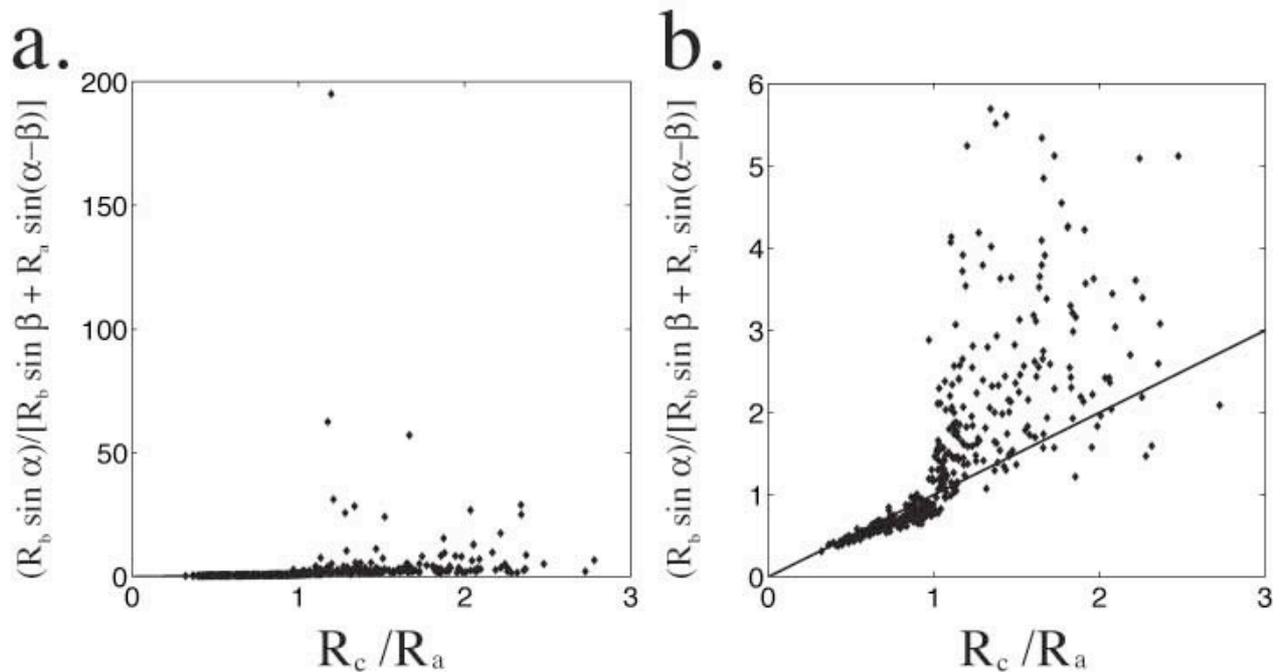


Illustration 10 : a. Même prédiction que l'illustration 9 pour les valeurs du rapport supérieur à 1. b. Zoom de la courbe a.

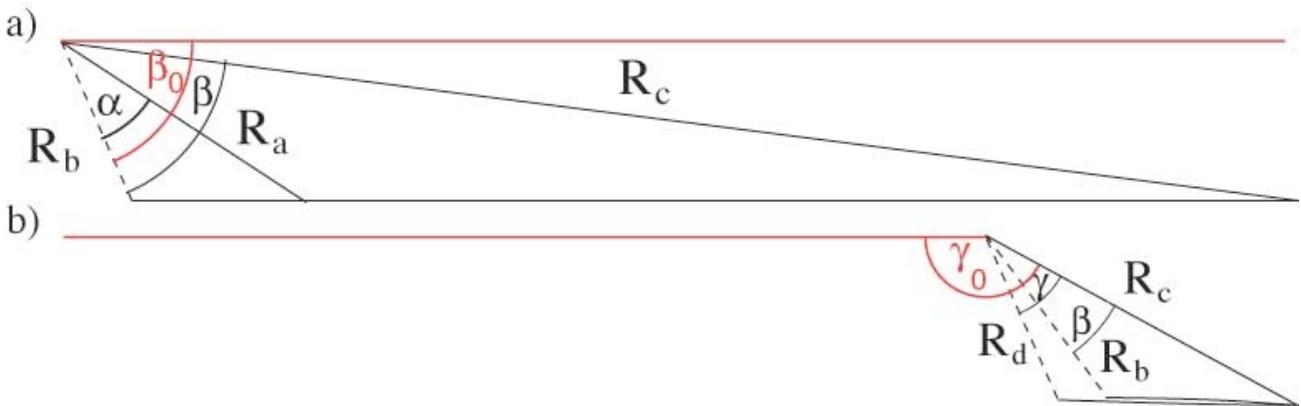


Illustration 11: Pourquoi les prédictions des creux sont meilleures que celle des pointes ?

a. Cas des lobes. β_0 est l'angle pour lequel R_c est parallèle au plan de coupe. La longueur de R_c diverge quand on approche de cet angle et la prédiction est très sensible aux petites erreurs d'angle.

b. Cas des antiplis. γ_0 est l'angle pour lequel R_d est parallèle au plan de coupe. La longueur de R_d diverge. C'est un angle que les antiplis n'atteignent jamais. La prédiction des antiplis ne diverge jamais. La sensibilité aux erreurs dans les paramètres est constante.

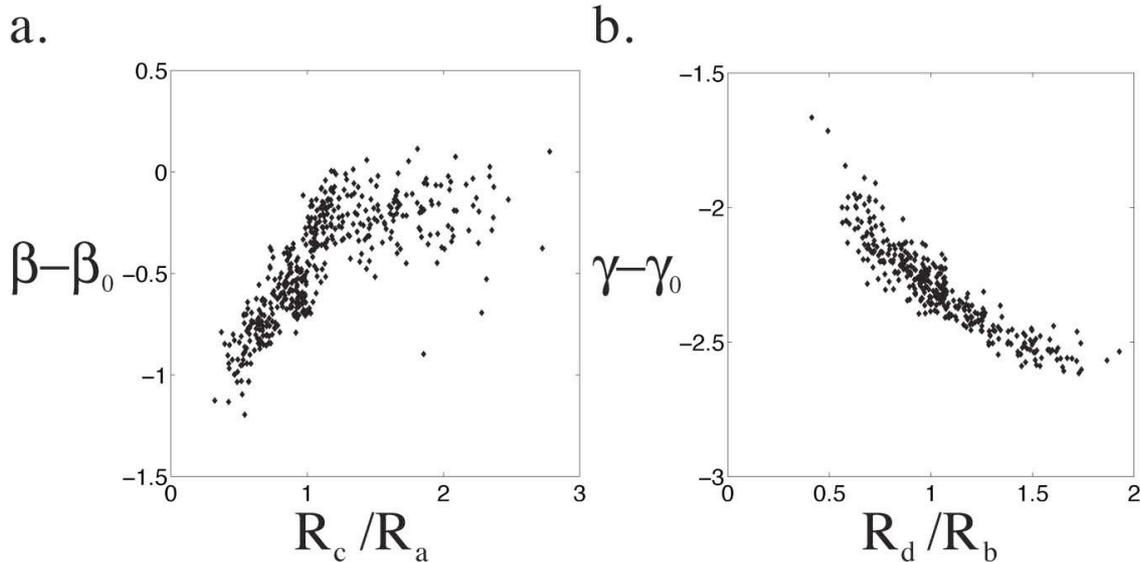


Illustration 12 : a. Cas des lobes. Quand R_c/R_a augmente, β s'approche de β_0 . b. Cas des antiplis. Quelle que soit la valeur de R_d/R_b , γ est toujours très différent de γ_0 .

Pourquoi la courbe des lobes diverge-t-elle et non celle des creux ? L'explication est encore une fois géométrique : pour les creux, γ est toujours très inférieur à γ_0 (illustration 11b et 12b). Le bruit reste donc constant et faible (illustration 8c).

La courbe des lobes s'écarte de la théorie d'une autre manière : les points se situent sous l'identité pour les valeurs de l'abscisse inférieures à 1 et au dessus de la droite $y=x$ pour les valeurs supérieures à 1 (illustration 10 c), tandis que les points de la courbe des creux sont toujours centrés sur l'identité. La raison de cette différence est que les lobes ont des plis secondaires et non les creux. Les plis secondaires courbent les nervures, les négliger revient à sous estimer la longueur de la nervure la plus longue.

Sur l'illustration 13, pour obtenir le même R_c , avec les conditions α , β , R_b , il faut une longueur R_a' sans les plis secondaires alors qu'une longueur R_a plus petite suffit sinon. Les feuilles réelles ont des plis secondaires, R_a est plus petit qu'en théorie et donc le rapport R_c sur R_a est plus grand pour

une même prédiction de R_c . La courbe est systématiquement en dessous de l'identité quand on cherche à prédire une nervure R_c plus petite que R_a . Dans le cas où R_c est plus grande que R_a , la nervure R_c avait plus de plis secondaires que R_a . Nous avons donc l'effet inverse. La courbe est systématiquement au-dessus de l'identité.

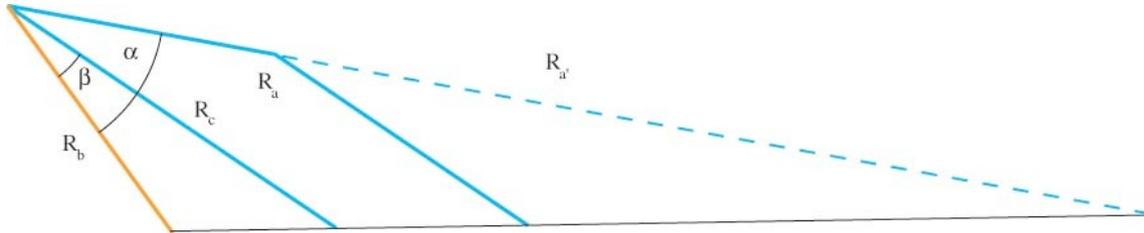


Illustration 13 : Explication de pourquoi la courbe des lobes est sous l'identité. Un pli secondaire courbe R_a . Pour un même angle α , cela revient à prendre R_a plus long.

I.2.2.3 Prédiction pour d'autres espèces

La prédiction de la longueur d'un lobe à partir d'un lobe marche en général bien chez les autres espèces (illustration 14). La prédiction des longueurs des creux ne marche pas toujours. Chez *Ribes nigrum*, les points s'alignent mais ce n'est pas le long de l'identité. Le plus long des creux est plus rétréci que le plus court. Nous n'avons pas trouvé d'explication géométrique à cela. La cause est peut-être d'origine biologique : certaines feuilles de groseillier (illustration 15) ont un lobe d'un côté et un foliole de l'autre. On peut se demander si comme dans le cas du palmier (voir chapitre 0), il n'y a pas un peu de mort cellulaire le long des plis. Ceci fausserait plus les courbes des creux que celles des pointes, ce qui éclairerait nos observations. Le problème de cette explication est qu'à l'heure actuelle aucune mort cellulaire n'a été mise en évidence chez les dicotylédones.

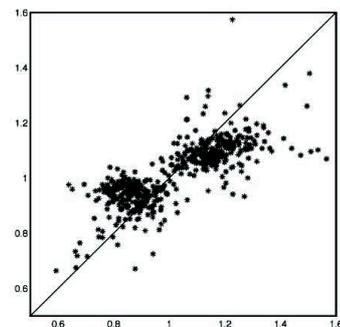
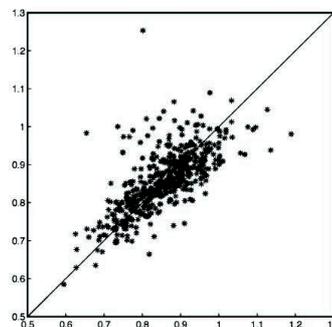
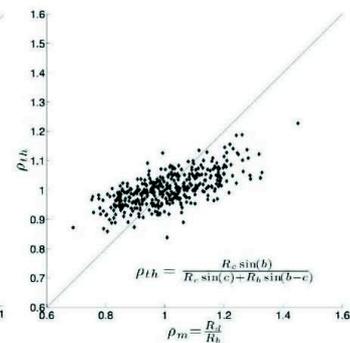
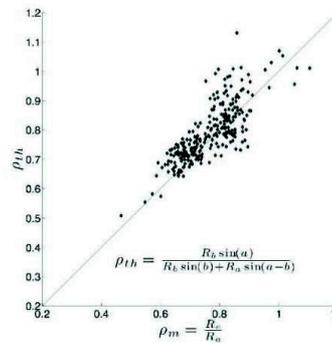


Illustration 14 : Prédiction pour d'autres feuilles. a. Feuille de *Ribes Nigrum*. b. Préviation de la longueur d'un lobe. c. Prédiction de la longueur d'un creux. d. Feuille de *Malva sylvestris*. e,f Idem



Illustration 15 : Feuille de *Ribes Nigrum*. La feuille est lobée à droite et a un foliole à gauche. On peut se demander si comme dans le cas du palmier l'apoptose n'intervient pas le long des plis, parfois, pour former des folioles.

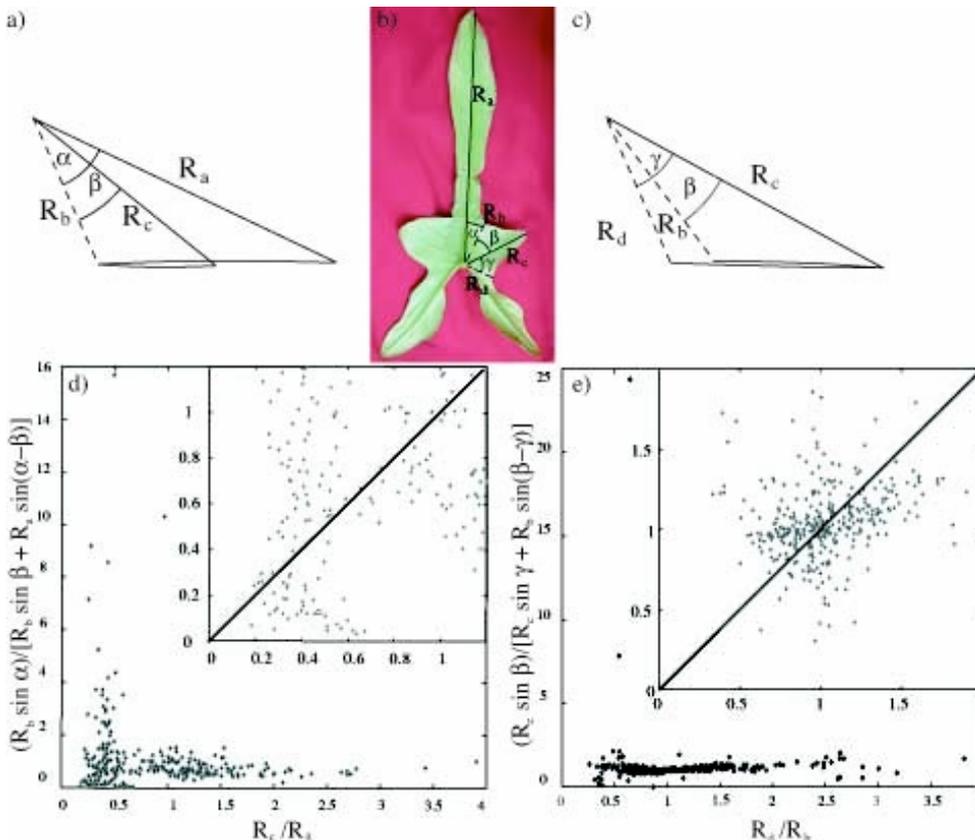
I.2.2.4 Contrôle

Comme dans la partie 1 de ce chapitre, nous avons essayé de comprendre ce qui est spécifique des feuilles kirigami dans nos courbes. Pour cela, nous avons essayé de faire les mêmes prédictions pour la feuille de *Philodendron bipenifolium* qui est lobée mais n'est pas pliée dans le bourgeon (illustration 3).

Nous avons utilisé 87 feuilles de cette espèce dont nous avons mesuré les angles, les longueurs des lobes et des creux. A la différence des creux pointus des feuilles de sycomore, les creux des feuilles de *Philodendron bipenifolium* sont arrondis, nous avons sélectionné pour nos mesures le point du creux qui est le plus proche du centre de la feuille.

Que ce soit sur les courbes des pointes ou des creux, les points se répartissent aléatoirement (illustration 16). Les formules ne prédisent rien. Elles sont donc caractéristiques des feuilles kirigami et non des autres. A la différence des conclusions de la partie 1 de ce chapitre qui ne discriminait que les creux des feuilles kirigami, notre nouvelle mesure discrimine à la fois les creux et les lobes des feuilles kirigami.

Illustration 16 : Pas de liaisons entre dimensions de la feuille de *Philodendron bipenifolium*.



a. Etre repliable sur la même droite induit une liaison entre deux plis consécutifs Ra, Rc, l'antipli entre les deux Rb et α, β .

b. Mesure sur la feuille.

c. Idem à 16a entre Rb, Rc, Rd et β, γ .

d. Prédiction de Rc/Ra à partir de Ra, Rb, α et β en fonction de Rc/Ra.

e. Prédiction de Rd/Rb à partir de Rb, Rc, β , et γ en fonction de Rd/Rb.

1.2.3. Conclusion

Nous avons montré dans ce chapitre que le fait de grandir plié et de remplir l'espace disponible dans le bourgeon influe fortement sur la forme des feuilles. Toutes ces formes se ramènent modulo quelques plis à une courbe simple. Cette empreinte est suffisamment claire et suffisamment peu déformée par le déploiement et la croissance pour être mise en courbe numérique. Ces relations numériques sont caractéristiques des feuilles kirigami et non des autres. Cette théorie explique pourquoi des feuilles d'espèces très éloignées, ont des répertoires de formes similaires : les feuilles à un lobe de l'une, ressemblent aux feuilles à un lobe de l'autre, de même pour les feuilles à trois et cinq lobes (illustration 17).

Pour la première fois en biologie du développement, nous avons mis en évidence l'empreinte stérique d'un événement précoce sur la forme adulte.

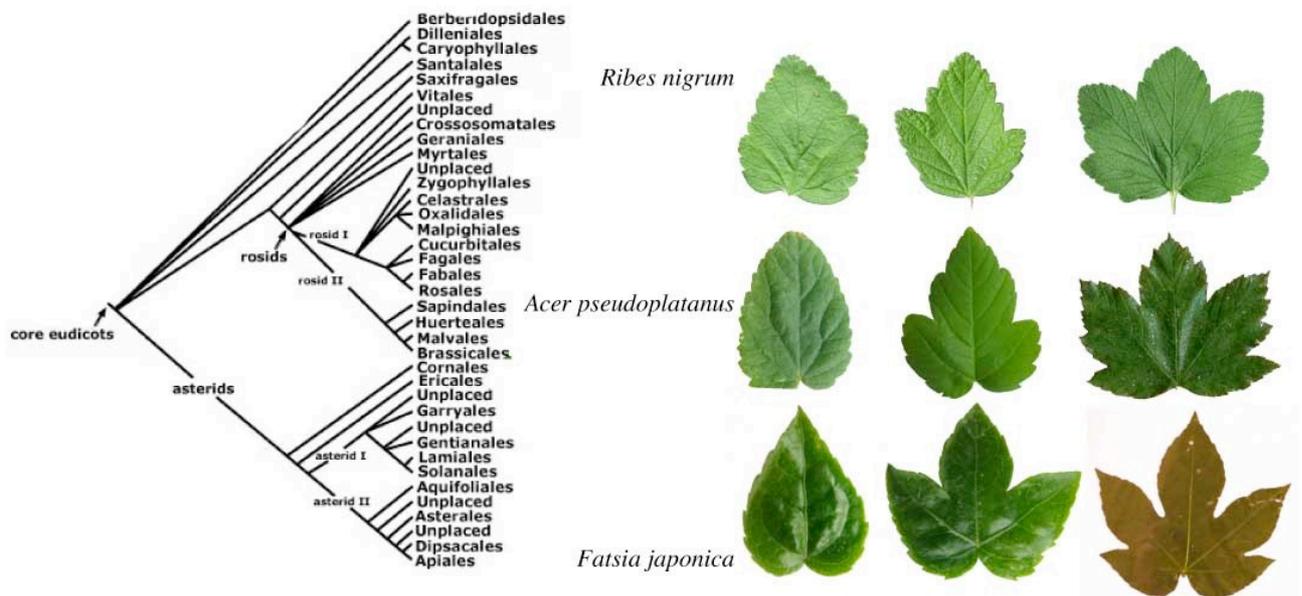


Illustration 17 : Des espèces éloignées de la phylogénie ont les mêmes répertoires de formes de feuilles. Cas de *Ribes Nigrum* (*Saxifragales*), *Acer pseudoplatanus* (*Sapindales*) et *Fatsia japonica* (*Apiales*).

Chapitre 3

Géométrie des plis, géométrie des feuilles

Dans le chapitre précédent, nous avons vu que trois choses peuvent influencer la géométrie de la feuille : la manière d'être pliée, l'orientation des plis par rapport à l'objet limitant et la forme de cet objet limitant. Quelles formes peut-on obtenir en faisant varier ces trois entités ? Quelles voies ont-elles-été effectivement explorées par les plantes ?

I.3.1. Influence des plis sur la forme des feuilles

Dans cette première partie nous allons voir les différents types de plis qu'on rencontre chez les végétaux et leur influence sur la forme des feuilles. Nous étudierons dans l'ordre : l'impact des plis les plus simples, ceux qui partent d'un même point comme les plis principaux de l'érable; ensuite l'impact des plis secondaires et pour finir nous nous intéresserons à des plis à courbure de Gauss non nulle, qui n'existent pas chez les feuilles plates de papier mais qu'on trouve dans les feuilles végétales.

I.3.1.1 Plis qui proviennent d'un même point et aspect des lobes principaux

Les plis qui donnent naissance aux lobes de l'érable proviennent tous du point où le pétiole touche le limbe. Ceci détermine les géométries possibles pour les feuilles d'érable et de manière générale pour toutes les feuilles qui ont cette organisation. Les longueurs des lobes et des creux, les angles entre eux vont toujours respecter deux lois qualitatives. L'illustration 1b représente deux lobes et un creux dont les extrémités s'alignent une fois repliées, ce qui implique la première loi : **de deux lobes, le plus long est celui qui fait l'angle le plus grand avec le creux entre les deux.** L'illustration 1b' représente cette fois deux creux et un lobe dont les extrémités s'alignent une fois repliés. Ce qui implique la seconde loi : **de deux creux, le plus long est celui qui fait l'angle le plus petit avec le lobe entre les deux.**

Ces deux lois sont des versions simplifiées des calculs du chapitre précédent. Nous avons cherché à vérifier dans quelle mesure les feuilles d'érable les suivent. Nous avons donc collecté 137 feuilles de sycamore à nervure droite. Pour chaque lot de deux lobes successifs de chaque feuille, nous

avons mesuré les angles α , β et les longueurs R_a et R_c . Comme prévu par la théorie quand $\alpha-\beta$ est proche de 0, R_a est presque égal à R_c , et par contre, quand $\alpha-\beta$ est grand, R_a est lui jusqu'à 2,5 fois plus grand que R_c .

Pour obtenir un ajustement, on considère le triangle délimité par R_a et R_c (illustration 1b). A partir de là il suffit d'utiliser la relation qui lie les côtés du triangle et les sinus de ses angles :

$R_a/R_c = \sin(p+\alpha-\beta)/\sin(p)$. Pour ajuster sur les mesures, on prend pour p la moyenne des angles p à la pointe pour toutes les feuilles .

Nous avons aussi effectué les mêmes mesures pour tous les lots de deux creux successifs et du lobe entre eux. Elle vérifie la loi pour les creux (illustration 2b). Les points se répartissent eux aussi le long de l'ajustement qui est cette fois : $R_b/R_d = \sin(c+\beta-\gamma)/\sin(c)$, où c est l'angle moyen des creux de toutes les feuilles. On obtient cet ajustement de la même manière que précédemment en considérant le triangle délimité par R_b et R_d (illustration 1b').

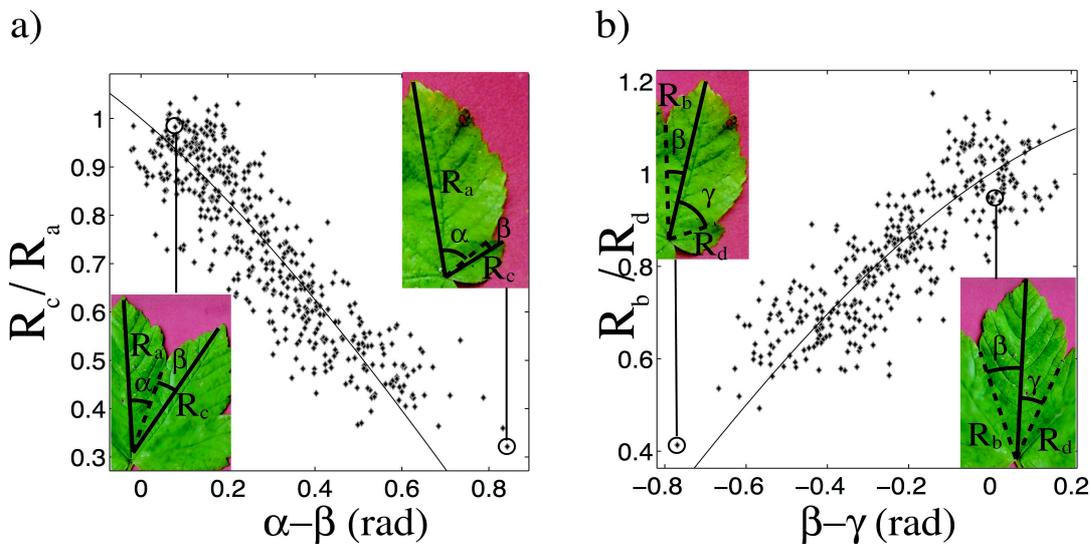
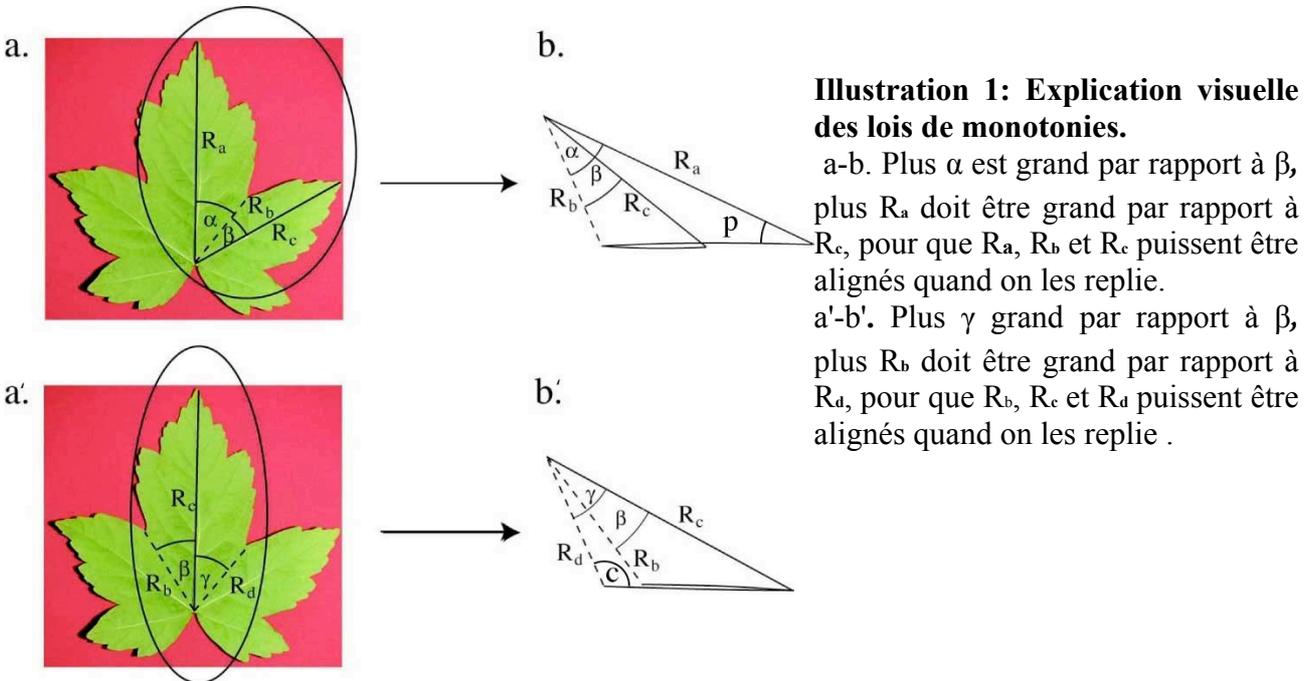


Illustration 2 : a. Rapport de taille entre deux nervures successives en fonction de la différence d'angle avec l'antipli entre les deux nervures. b. Rapport de taille entre deux antiplis successifs en fonction de la différence d'angle avec la nervure entre les deux.

Ces deux lois constituent des critères simples pour savoir si une feuille donnée est kirigami ou non. Le lobe central de la feuille de *Phylodendron bipenifolium* ci-dessous (illustration 4b) est plus long que le lobe latéral tandis que l'angle que fait le lobe central avec le creux est plus petit que celui que fait le lobe latéral avec le creux. Cette feuille n'est donc pas kirigami. Par contre, la feuille d'érable (illustration 4a) vérifie tous nos critères. Elle est donc kirigami.

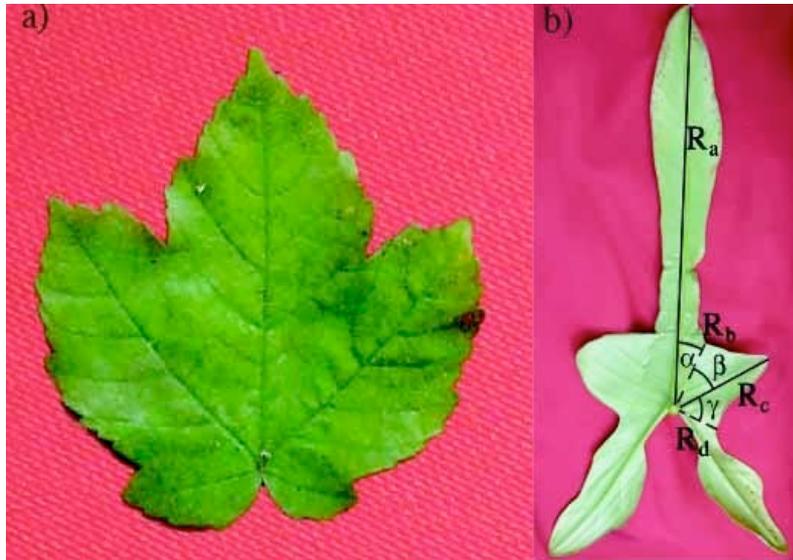


Illustration 4 :

a. Feuille de type kirigami
Acer pseudoplatanus.

b. Feuille de type non kirigami
Phylodendron bipenifolium.

I.3.1.2 Plis secondaires et conséquences pour la forme

Prédiction de l'angle d'ouverture d'un creux à partir de l'angle du creux précédent le long du lobe.

Intéressons-nous maintenant à l'effet des plis secondaires sur la géométrie de chaque lobe pris indépendamment. Tout le contour du lobe se replie sur la même ligne. Les angles et longueurs des plis et antiplis successifs sont donc liés.

D'après l'illustration 5b, on peut prédire géométriquement l'angle d'ouverture ψ_2 à partir de l'angle ψ_1 qui le précède le long du lobe, ainsi que des angles $\alpha_1, \beta_2, \gamma_2$ entre les nervures et les antiplis. Pour cela, il faut retrouver la valeur des angles au moment où la feuille était repliée. Comme au chapitre précédent, nous avons dû utiliser les angles β'_2, γ'_2 , qui sont angles les plus proches de β_2 et γ_2 qui vérifient la relation de Kobayashi pour être repliables dans un plan.

En considérant la somme des angles du quadrilatère ABCD de l'illustration 5b, on obtient :

$$\alpha_1 + (\beta'_2 - \gamma'_2) + (\pi - \psi_1/2) + (\pi - (\pi - \psi_2/2)) = 2\pi.$$

Ce qui s'écrit aussi :

$$\alpha_1 + \beta'_2 - \gamma'_2 - \psi_1/2 - \pi + \psi_2/2 = 0.$$

$$\text{D'où : } \psi_2 = 2\pi + \psi_1 - 2\alpha_1 - 2\beta'_2 + 2\gamma'_2.$$

Pour vérifier les prédictions, nous avons pris cinq feuilles de *Tetrapanax* et mesuré tous les angles de tous leurs lobes secondaires. La prédiction de ψ_2 suit la valeur réelle sur une grande plage d'angles variant de 40° à 160° (Illustration 5c). La prédiction reste cependant toujours inférieure à la valeur réelle. Une raison possible est que nous négligeons la courbure de la nervure entre les plis, ce qui nous fait sous-estimer ψ_2 .

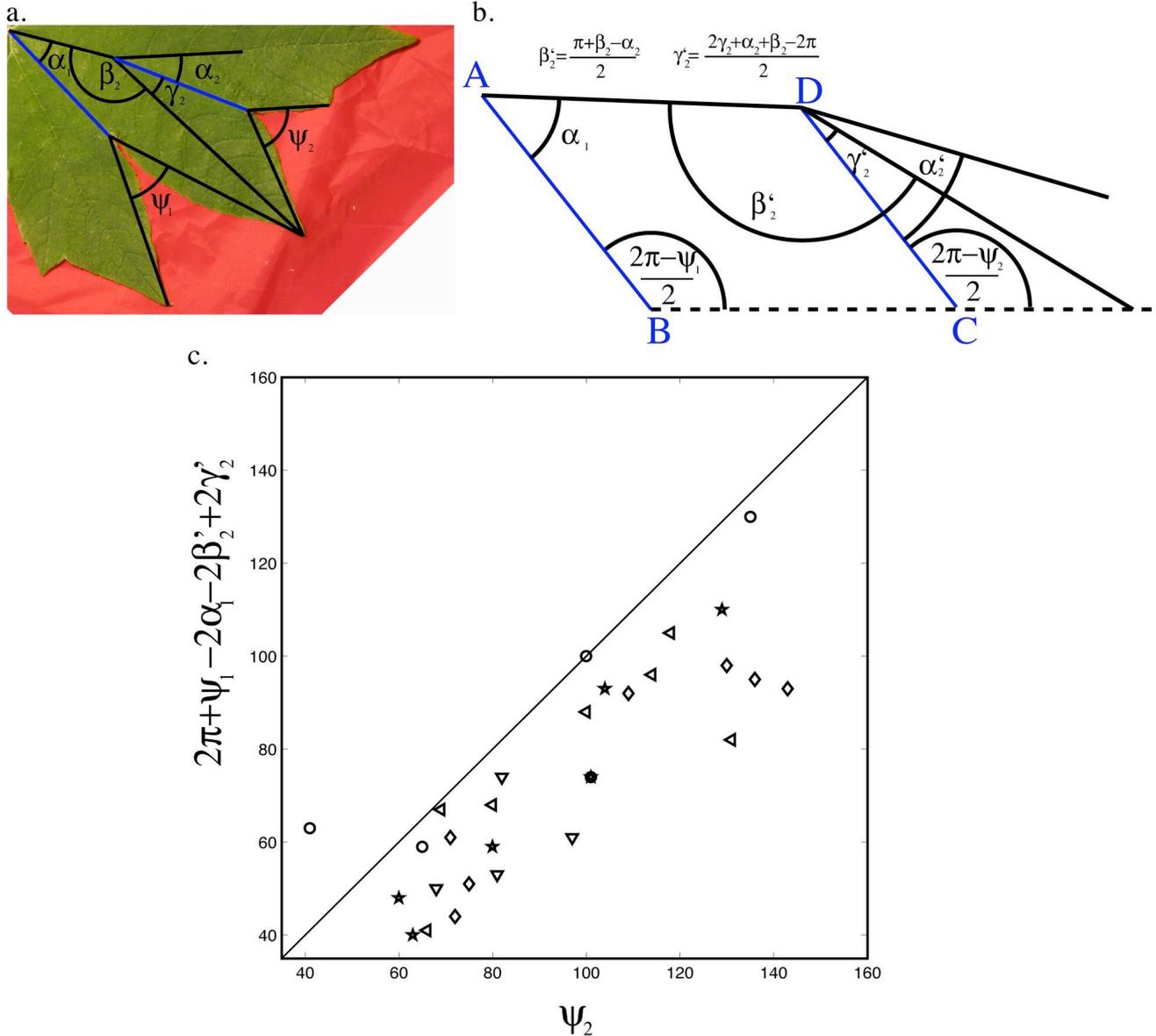


Illustration 5 : a. Lobe de feuille de *Tetrapanax papyrifer*. b. Lobe replié. c. Abscisse mesure de l'angle ψ_2 ordonnée prédiction à partir de $\psi_1, \alpha_1, \beta_2', \gamma_2'$. (β_2', γ_2' sont les angles β_2, γ_2 corrigés pour tenir compte du repliement à plat).

Conséquence qualitative

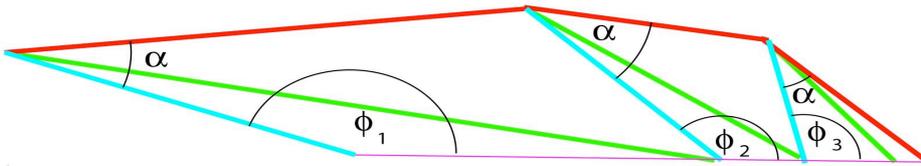
Cette théorie permet d'expliquer simplement une observation : **les angles d'ouverture des creux croissent le long de chaque lobe** d'un feuille de *Tetrapanax papyrifer* (Illustration 5 a). La raison profonde est que chaque pli secondaire courbe la nervure centrale.

Plus précisément, l'angle α que fait l'antipli avec la nervure centrale ne dépend *a priori* pas de son ordre le long du lobe ($27,7^\circ$ en moyenne pour le premier angle le long du lobe $27,4^\circ$ pour le second angle et 29° pour le troisième (moyennes réalisées sur 5 feuilles de *Tetrapanax*)) (notation de l'illustration 6). Comme la nervure tourne à chaque pli secondaire (166° en moyenne), l'angle φ que l'antipli fait avec le plan de coupe va être de plus en plus petit. Comme l'angle φ va être de plus en plus petit le long d'un lobe, l'angle ψ d'ouverture des creux va, lui, être de plus en plus grand le long du lobe (illustrations 6 et 7).

Cette remarque est intéressante du point de vue du développement. Nous avons vu dans

l'introduction que les lobes sont des réitérations du primordia sur le primordia lui-même. Notre observation permet de préciser ce mécanisme dans le cas du *Tetrapanax*. Les antiplis secondaires le long d'une nervure centrale font toujours le même angle avec celle-ci. Il s'agit apparemment de la réitération d'un même mécanisme. Par contre, les caractéristiques géométriques des lobes correspondant à ces antiplis varient le long de la nervure centrale pour qu'ils se replient sur une même ligne. Le contrôle de la géométrie des lobes est donc la conséquence d'un mécanisme réitératif qui agit au niveau des plis et non un mécanisme réitératif par lui-même.

a.



b.

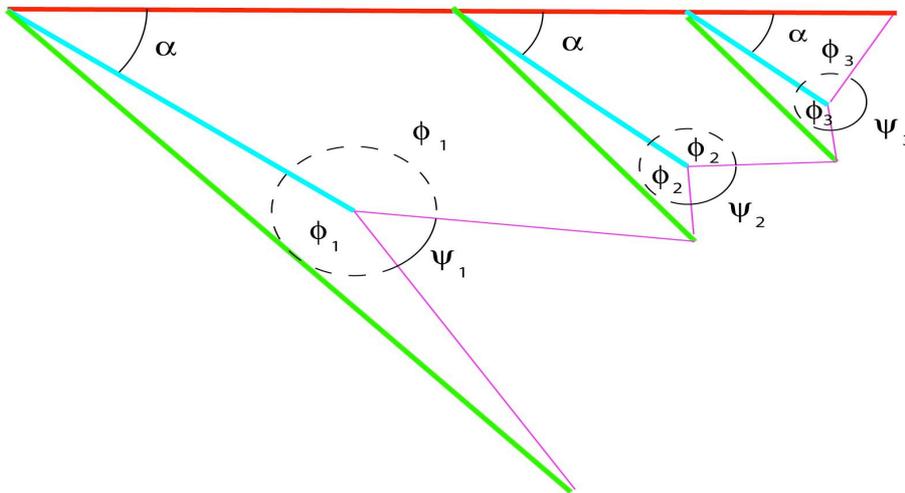


Illustration 6 : Effet des plis secondaires.

a. La nervure centrale (rouge) se courbe quand on plie les nervures latérales (vert) et leurs antiplis (bleu clair). Les angles entre le pli et le bord sont de plus en plus petits le long de la nervure.
b. Les angles d'ouverture sont de plus en plus grands le long de la nervure.

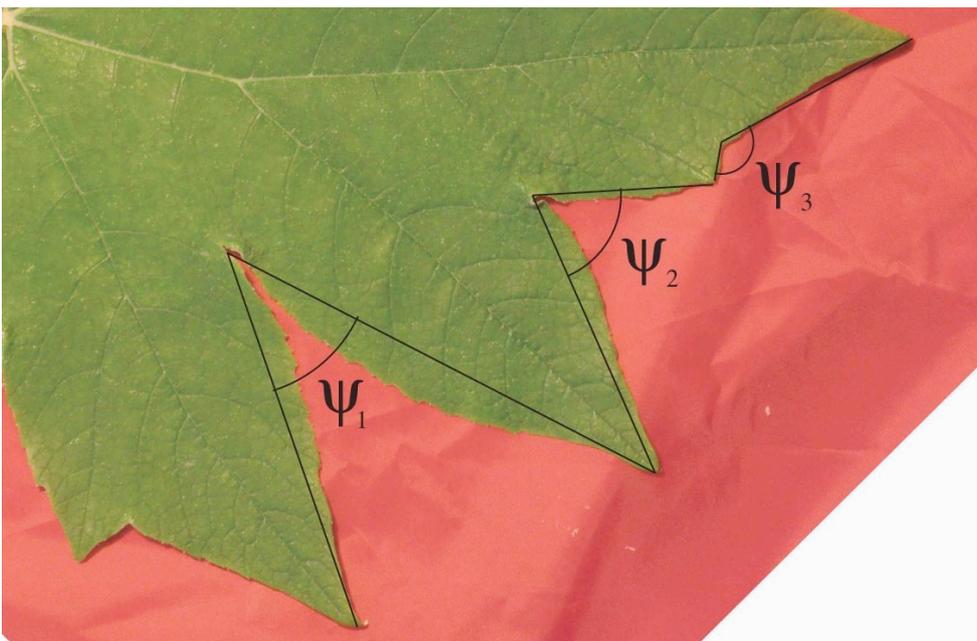


Illustration 7 :
Trois creux successifs le long d'un lobe de *Tetrapanax papyrifer*. Les angles d'ouverture croissent le long du lobe.
 $\psi_1 < \psi_2 < \psi_3$

I.3.1.3 Conséquences des plis courbes sur la forme des feuilles

Tous les plis, étudiés dans les parties précédentes, sont des lignes droites, comme les plis des feuilles de papier. Deux plis, qui partent d'un même point, ne peuvent donc pas se rejoindre ailleurs. Même si les bourgeons de *Moraceae* sont en apparence très classiques (illustration 8a), les plis de leurs feuilles peuvent être courbes et avoir de la courbure de Gauss. Ces plis courbes, peuvent partir d'un point et se rejoindre ailleurs dans la feuille et s'annihiler avant d'atteindre le bord (illustration 8b1-b2). Ils ne donnent donc ni creux, ni pointe.

Le fait de disposer de ces nouveaux plis libère la topologie de la feuille. On peut trouver des plis abaxiaux le long de nervures qui se transforment juste à proximité du bord en deux plis abaxiaux et un pli adaxial (illustration 8c1-c2-c3-c4). Cela donne à la nervation de la feuille un aspect étrange et plus complexe (voir annexe 4 pour plus d'image).

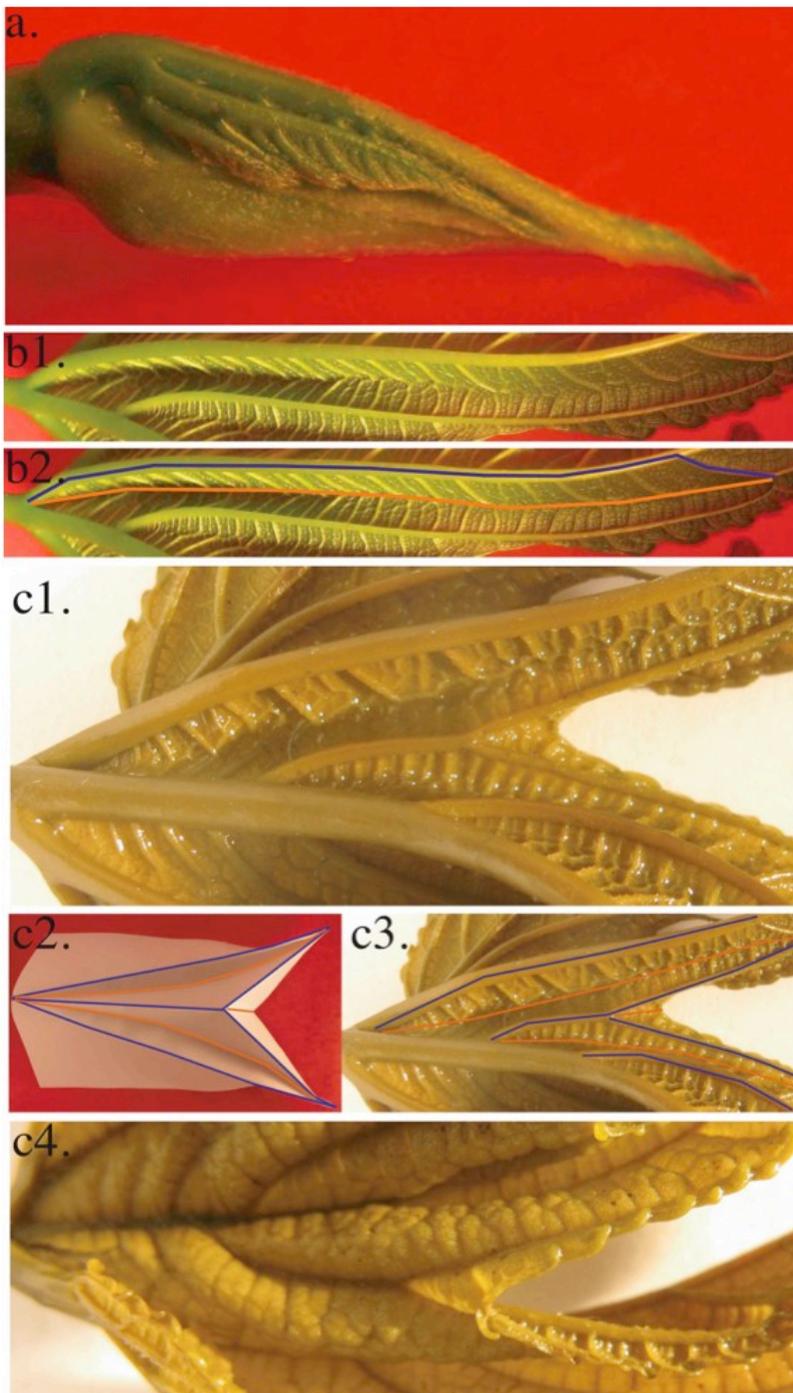


Illustration 8 : Les plis courbes.

a. Un bourgeon de *Morus platanifolium*. La feuille est repliée. Son bord repose sur une stipule qui entoure un bourgeon plus petit.

b1. Un pli courbe d'une feuille de *Morus platanifolium*.

b2. Dessin du réseau des plis. Le pli le long de la nervure (ligne bleue) part du même point que l'antipli (ligne orange). Comme il s'agit de plis courbes, ils se rejoignent, et s'annihilent avant de toucher le bord.

c1. Un pli de feuille de *Morus platanifolium* (le long de la nervure) s'inverse en un antipli juste avant le bord de la feuille (vue abaxiale).

c2. Réseau simplifié obtenu avec du papier. Il s'agit de plis courbes qu'on ne peut donc pas replier dans un plan.

c3. Réseau des plis de c1.

c4. Vue adaxiale du même pli inversé.

Il faut tenir compte de ces plis courbes pour pouvoir replier numériquement une feuille de mûrier (méthode détaillée en annexe 3) (illustration 9).

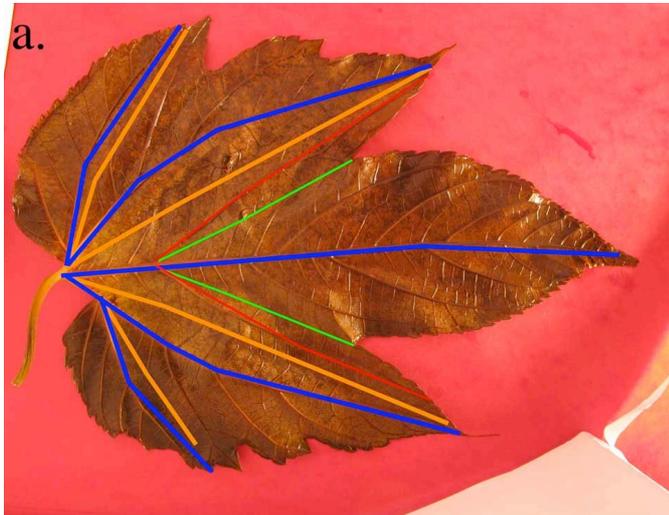
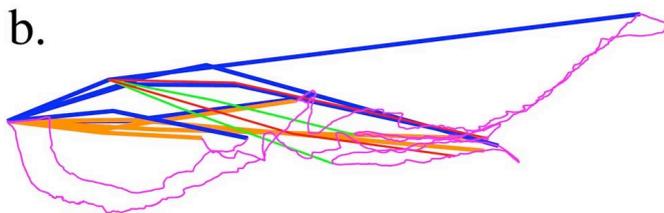


Illustration 9 :

a. Feuille de *Morus platanifolium*.

b. Même feuille repliée avec les plis correspondants.



Conséquences sur la forme des feuilles : l' inversion des symétries.

Les plis courbes rendent caduques les règles sur la forme des feuilles kirigami des paragraphes précédents. Les lobes latéraux des feuilles de mûrier n'ont par exemple pas de nervures centrales mais deux nervures qui se rejoignent à la pointe. A la différence des feuilles de sycomore (chapitre 1 illustration 16), l'axe médian du lobe n'est plus le long d'une veine mais au milieu du limbe comme on le voit sur l'illustration 10. L'axe médian du lobe suit souvent l'antipli central. De même à cause des inversions de pli, l'axe de symétrie des creux correspond à l'antipli seulement avant l'inversion, après celle-ci il suit la nervure. Les feuilles de mûrier ont donc globalement des règles de symétrie inverses des autres feuilles.

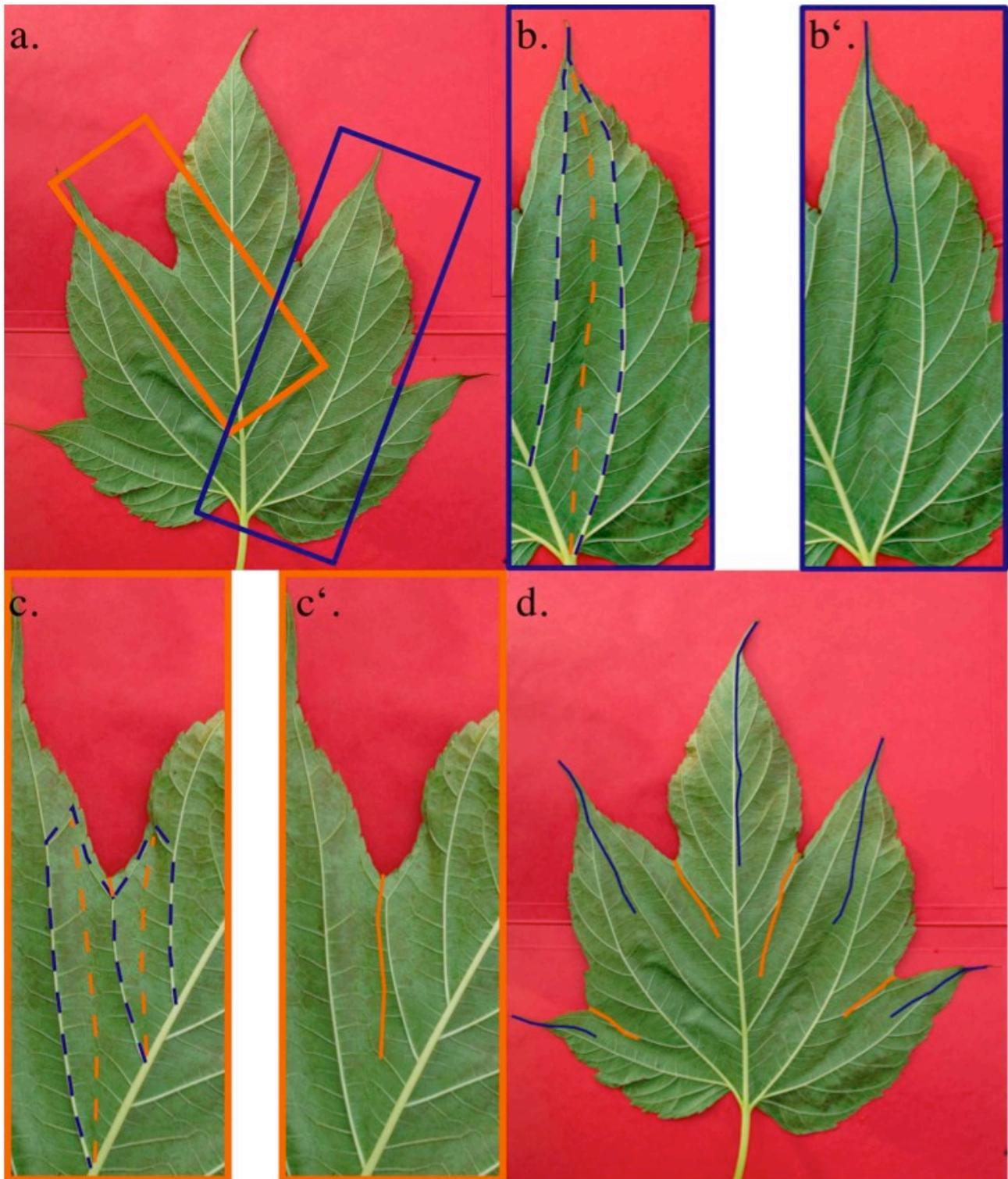


Illustration. 10 : Les règles de symétries sot inversées.

a. Une feuille de Morus platani b. Le pli, le plus basal (ligne bleu pointillé) prend son origine au même point que l'antipli (ligne orange pointillé), les deux se rejoignent au bout du lobe sans créer de lobes ni de creux . b'. L'axe médian du lobe (ligne bleu) suit l'antipli et non le pli comme chez Acer pseudoplatanus (illustration 16 chapitre I.1). c. Les plis (ligne bleu pointillé) et les antiplis (ligne orange pointillé) créent un réseau complexe, qui correspond à un pli inversé. c'. Le symétrique de l'axe médian du creux par rapport à la pointe de ce creux, (ligne orange) suit l'antipli avant l'inversion et la nervure après celle-ci. d. Les règles de symétrie sont inverses de celle d'Acer pseudoplatanus(illustration 16 chapitre I.1).

I.3.1.4. Géométrie des feuilles

On peut se demander quelles sont les formes des feuilles théoriquement possibles pour le kirigami. Erik Demaine a récemment démontré un théorème merveilleux. En s'inspirant d'un magicien, qui avait réussi à faire apparaître tout l'alphabet par kirigami, il a montré qu'on peut obtenir n'importe quel polygone en pliant une feuille de papier dans un plan puis en la découpant le long d'une ligne droite. (Demaine, E. 1998)

Les plis des feuilles sont à la fois plus libres et plus contraints que ceux du papier. Ils sont plus libres parce qu'ils peuvent avoir de la courbure de Gauss. Ils sont plus contraints pour deux raisons supplémentaires :

- Tout d'abord le développement induit une forte **hiérarchie** entre les plis. La nervure centrale apparaît en premier et tous les plis lui sont connectés. La forme des feuilles va donc présenter une hiérarchie claire avec des lobes principaux et des lobes secondaires, ce qui n'est pas le cas des polygones en général.
- De plus, comme on peut le voir sur l'illustration ci-dessous, le dos d'une feuille pliée est constituée de nervure qui se touchent (illustration 12 a). Ceci implique que les antiplis ne sont pas quelconques. Ils sont les axes de symétrie des plis. La feuille n'est donc pas un kirigami ordinaire. **Ces creux sont sur l'axe de symétrie des nervures** (illustration 12 b).

Toutes ces contraintes supplémentaires ont contribué à forger notre intuition visuelle qui nous permet de décider si une forme est une feuille ou non.

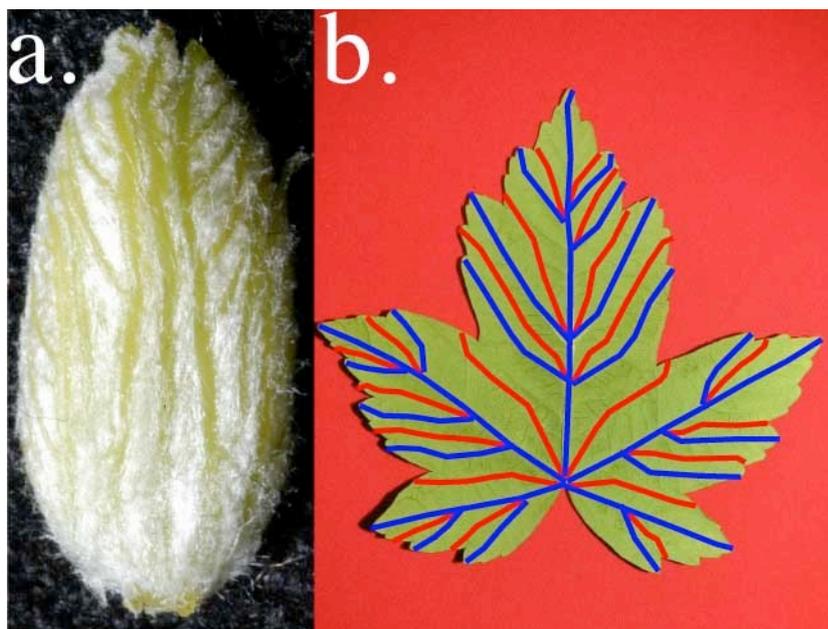


Illustration 12 :

a. Face abaxiale d'une feuille d'érable repliée. Les nervures sont repliées de manière jointive.

b. Nervure en bleu.

Axes médians des nervures en rouge.

I.3.2. Influence de l'orientation des plis par rapport à la surface limitante : cas des plis tangents à l'objet limitant

Dans la partie précédente, nous avons montré toutes les potentialités des plis des feuilles. Toutes les feuilles que nous avons considérées ont des plis qui sont transverses à l'objet limitant (*i.e* le pli est dans un des plans orthogonaux au plan de coupe). Le pli est dans ce cas là axe de symétrie du bord (illustration 13 a et a'). Si le pli est tangent à l'objet limitant, il n'est plus axe de symétrie du bord (illustration 13b et b') . Plus la direction de la coupe va être proche de la direction des plis, plus l'asymétrie va être forte, cela d'autant plus que le pli est plus ouvert.

On peut même établir une loi numérique comme sur la figure ci-dessous (illustration 14). On relie α

et β en calculant la longueur l de deux manières différentes.

On obtient : $\tan\left(\frac{\alpha}{2}\right) = \frac{e}{h \tan(\beta)}$. Ce qui s'écrit aussi : $\cotan\left(\frac{\alpha}{2}\right) = \frac{h}{e} \tan(\beta)$.

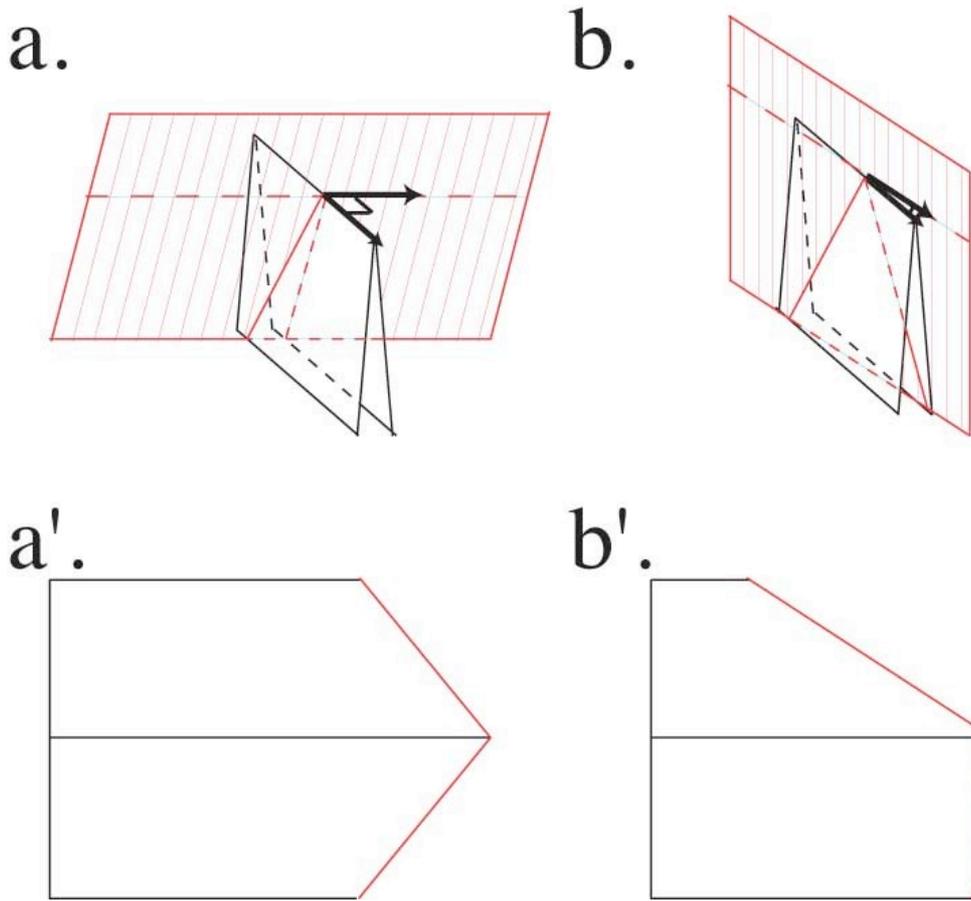


Illustration 13 :

a. On coupe un pli de manière transverse. (ie le pli est dans un des plans orthogonaux au plan de coupe).

a' Le pli est axe de symétrie du bord.

b. On coupe un pli de manière tangente.

b'. Le pli n'est plus un axe de symétrie du bord.

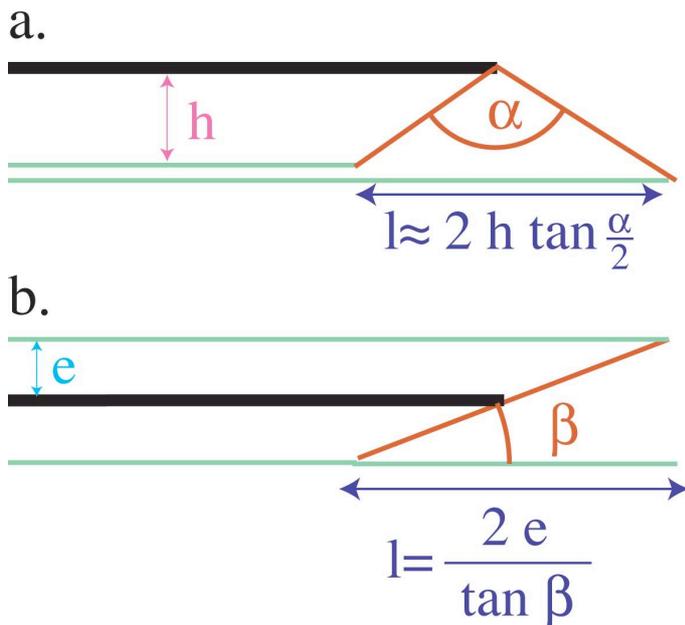


Illustration 14 : Deux manières de calculer l .

a. Pli asymétrique de l'illustration 13b en vue du côté. Le trait noir correspond au pli le long de la nervure, les deux traits vert correspondent aux antiplis adjacents. Les traits rouges correspondent à la coupe. On calcule l à partir de α et h . (h est la distance du pli à l'antipli en vue de côté).

b. Même pli en vue de dessus. Le trait rouge correspond à la ligne de coupe. On calcule l à partir de β et e (e est la distance du pli à l'antipli en vue du dessus).

Le cas du hêtre commun

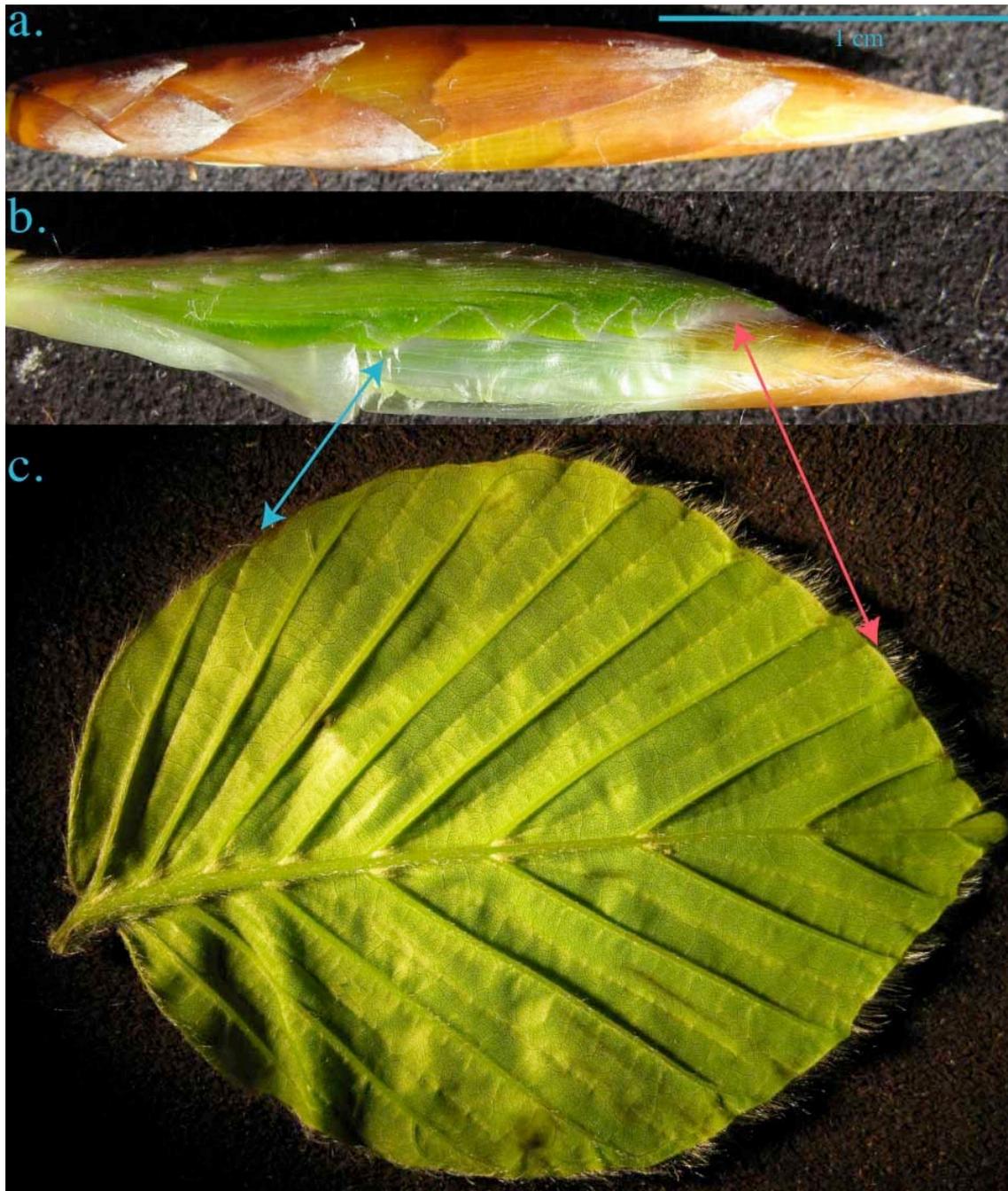


Illustration 15 : a. Bourgeon de hêtre. b. On enlève l'enveloppe supérieure. c. A la base de la feuille pliée, les plis sont tangents à l'enveloppe. Le pli n'est donc pas axe de symétrie du bord. (flèche bleue). A la pointe de la feuille, les plis sont transverses à l'enveloppe. Le pli est donc axe de symétrie du bord.

L'agencement du bourgeon de hêtre correspond au paragraphe précédent. Le bord de la feuille pliée repose sur l'enveloppe extérieure du bourgeon (illustration 15 a et b). Les plis à la base de la feuille sont tangents à l'enveloppe tandis que les plis apicaux sont transverses à elle (*i.e* contenus dans un plan orthogonal au plan de l'enveloppe) (illustration 15 b). Les premiers plis le long de la feuille ne sont pas des axes de symétrie du contour de la feuille (flèche bleue illustration 15c) tandis que les

derniers plis le sont (flèche rouge illustration 15c).

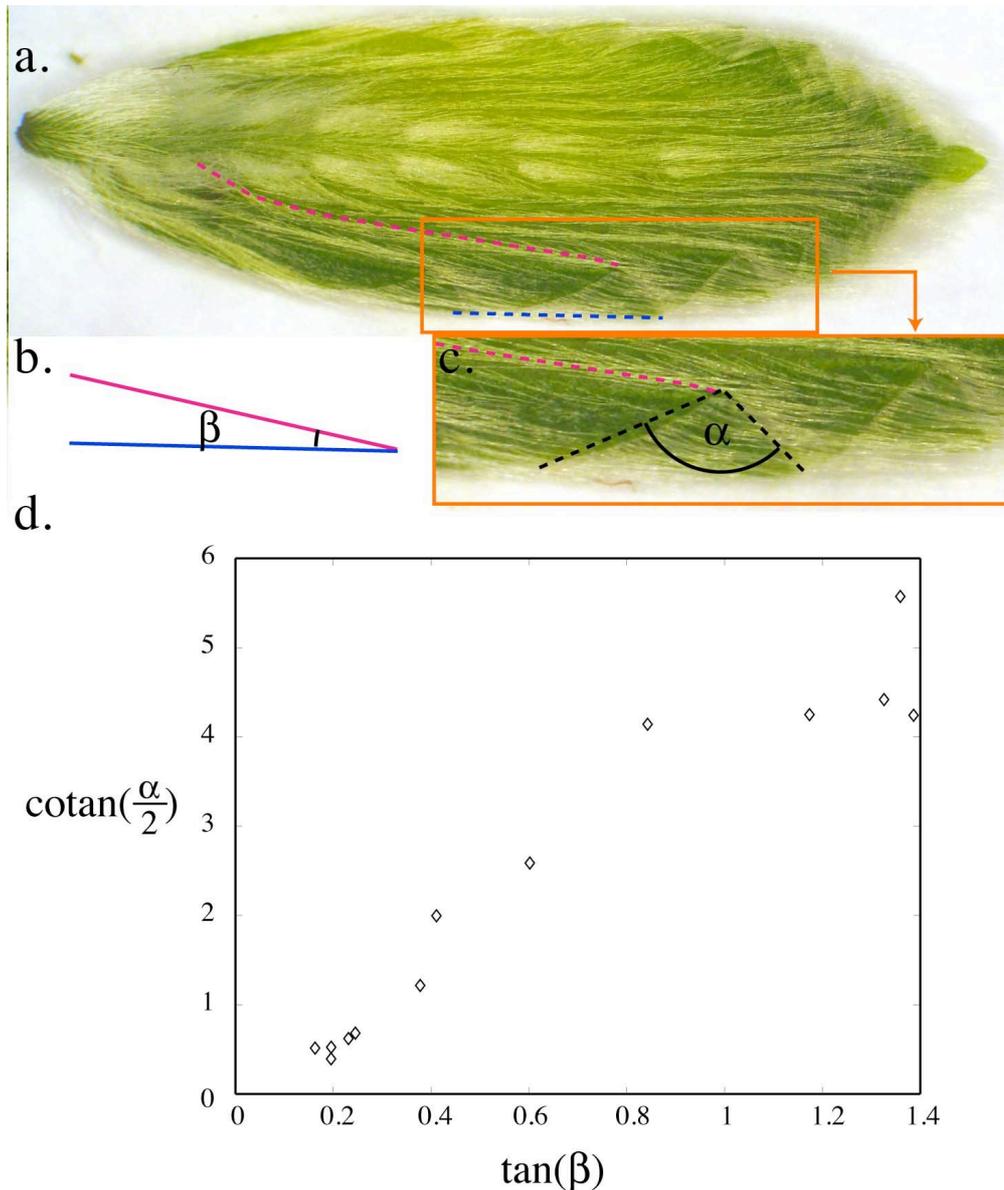


Illustration 16 : a. Feuille de hêtre. Pli le long d'une nervure (trait mauve pointillé). Trait joignant les extrémités des antiplis autour de ce pli (bleu pointillé). b. On fait un ajustement linéaire de la nervure en mauve et un ajustement linéaire du contour en cyan pour mesurer l'angle β que fait le pli avec la surface limitante. c. Zoom sur l'extrémité du pli de a. Mesure de l'angle d'asymétrie α du contour par rapport au pli. d. $\cotan(\frac{\alpha}{2})$ et $\tan(\beta)$ sont reliés linéairement. Le coefficient directeur de l'ajustement linéaire vaut 3.66 et correspond au rapport e/h de l'illustration 14.

Pour être plus précis, nous avons vérifié que les feuilles vérifient la loi numérique de l'illustration 14. Pour faire les mesures, il a suffi de remarquer que l'orientation de la surface limitante correspond à l'enveloppe du contour d'une feuille pliée. Pour une feuille donnée, nous avons mesuré l'angle β entre chacun de ses plis et le contour au bout de ce pli (Illustration 16 a). Nous avons aussi mesuré l'angle α d'asymétrie de ce pli. Les deux suivent la loi théorique (illustration 16 b).

Les plis tangents permettent très facilement de passer de creux à des bosses à la pointe des

antiplis. Un antipli se situe toujours entre deux nervures. Pour obtenir un creux, il faut que l'extrémité de l'antipli soit plus proche de l'extrémité de la première nervure (première au sens de l'orientation de la feuille) (illustration 17a et a'). Pour obtenir une bosse, il suffit maintenant d'allonger l'antipli suffisamment pour que son extrémité soit plus près de l'extrémité de la seconde nervure (illustration 17b et b'). Cette conséquence théorique se vérifie. L'illustration 17 a" montre une feuille dont les antiplis correspondent à des creux tandis que l'illustration 17 b" montre une feuille dont les antiplis correspondent à des bosses. Ceci fait de la feuille de hêtre un cas unique où coexistent ces deux possibilités.

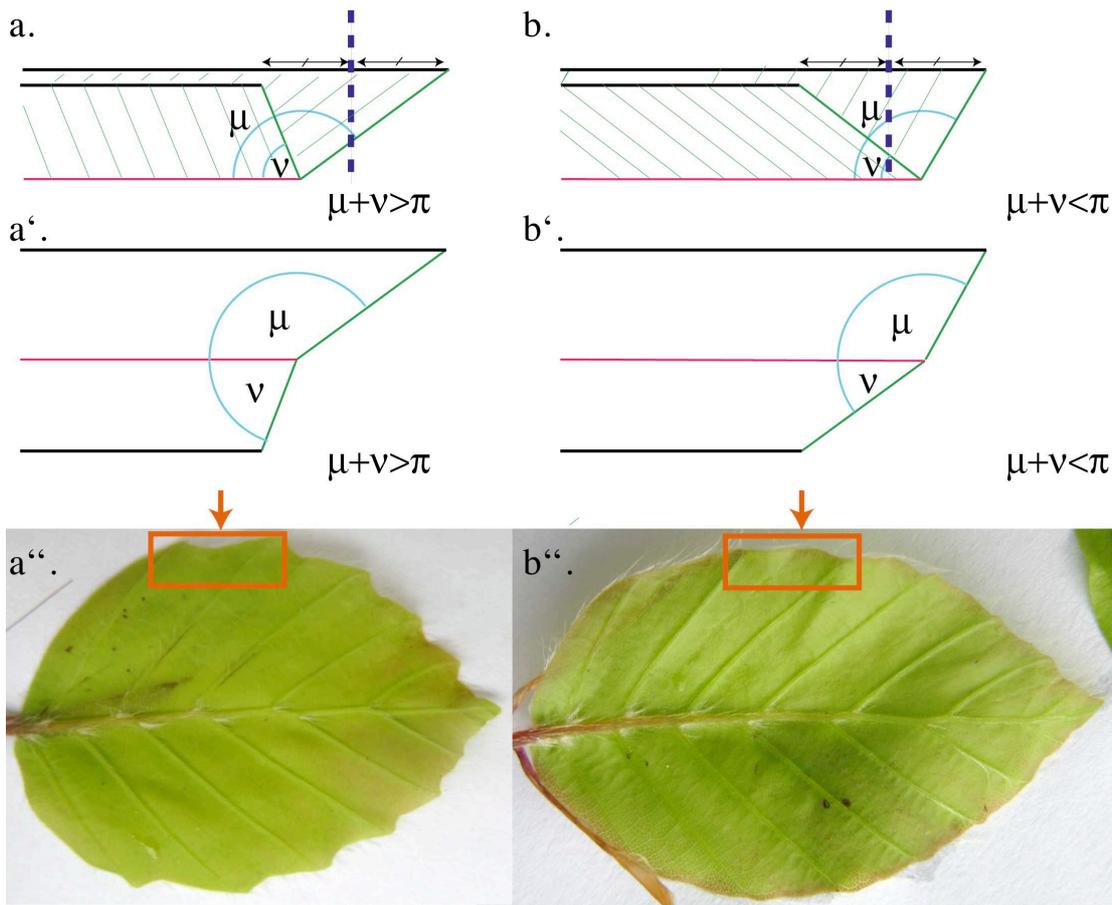


Illustration 17 : a. Cas où l'extrémité de l'antipli (trait rose) est plus proche de l'extrémité de la première nervure (trait noir) que de la seconde (*i.e* avant le trait pointillé bleu foncé). On a alors $\pi < \mu + \nu$. a'. L'antipli donne donc naissance à un creux en se dépliant. a". Cas d'une feuille de hêtre où l'antipli a donné un creux. (encadré rouge). b. Cas où l'extrémité de l'antipli (trait rose) est plus proche de l'extrémité de la seconde nervure (trait noir) que de la première (*i.e* avant le trait pointillé bleu foncé). On a alors $\pi > \mu + \nu$. b'. L'antipli donne donc naissance à une bosse en se dépliant. b". Cas d'une feuille de hêtre où l'antipli a donné une bosse. (encadré rouge).

Comparaison entre les bourgeons de *Fagus sylvatica* et de *Fagus Rohan obelix sylvatica*

Dans le cas du hêtre *Rohan obelix*, une autre variété de hêtre *sylvatica*, la feuille est repliée différemment. Le bord de la feuille repose sur une surface transverse aux plis (illustration 18a) et non tangente comme dans le cas du hêtre classique (*Fagus sylvatica*) (illustration 18b). Comme le veut la géométrie, les plis sont de nouveau axe de symétrie et la feuille a des pointes et des creux

Partie I Géométrie. Chapitre 3 Géométrie des plis, géométrie des feuilles.

très marqués sur son contour. (illustration 19a-b-c) La forme des feuilles est dans ce cas ci plus corrélée à la géométrie du bourgeon qu'à des changements de nature génétique.

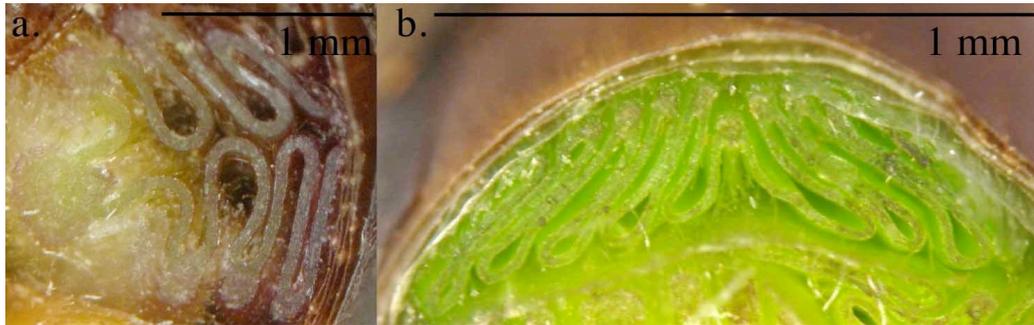


Illustration 18 : a. Coupe de feuille de *Fagus Rohan obelix*. b. Coupe de *Fagus sylvatica*.



Illustration 19 : a. Feuille pliée de hêtre. *Fagus Rohan Obelix sylvatica*. b. La feuille de face. c. La feuille de dos.

I.3.3. Influence de la forme de l'objet limitant : le cas du figuier Deux limitations différentes dans la croissance.

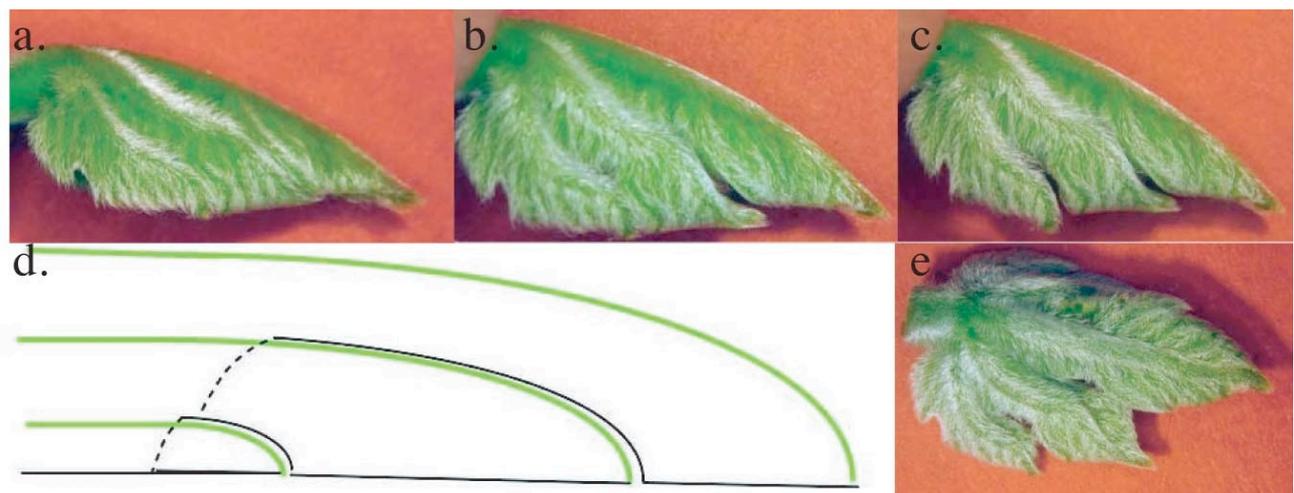


Illustration 21 : Double limitation des bords du figuier. a. Feuille pliée. Le bord est limité par le bourgeon en face de la feuille. b. On bouge un peu le lobe latéral. On voit que le lobe central reposait sur le lobe latéral. c. On fait la même opération avec le lobe latéral. d. Schema explicatif. e. La feuille une fois dépliée a des lobes en forme de cuiller.

Dans le dernier paragraphe, nous avons vu comment la nature peut jouer avec l'orientation des plis par rapport à la surface limitante. Le dernier paramètre non étudié, qui peut modifier la forme de la feuille, est la forme de l'objet limitant. De ce point de vue, le cas du figuier est très intéressant (voir annexe 9 pour plus de détails).

Le bord de la feuille de figuier est limité par deux objets de formes différentes. Le début des lobes est limité par la nervure des lobes latéraux tandis que le bout des lobes est limité par la surface du bourgeon interne (il faut se rappeler que les bourgeons de figuier sont comme des poupées russes dont chaque bourgeon est constitué d'une feuille et d'un bourgeon plus petit). Cette double limitation donne aux lobes de figuier leur forme de cuiller. (illustration 21)

Ces feuilles conservent souvent ces propriétés. On peut replier une feuille de figuier avec ces plis d'origine (illustration 22). On se rend compte alors que le contour de chaque lobe se répartit sur deux surfaces soit sur les nervures plus latérales soit sur la surface du bourgeon. Comme dans le cas du mûrier, nous détaillons la méthode de repliement en annexe 3.

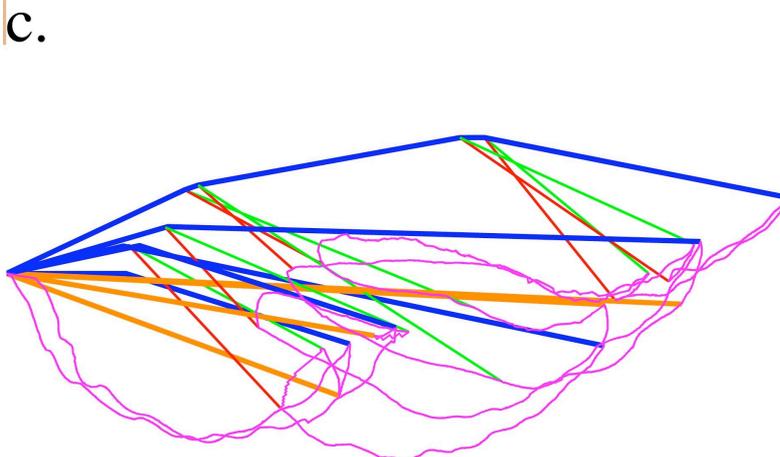
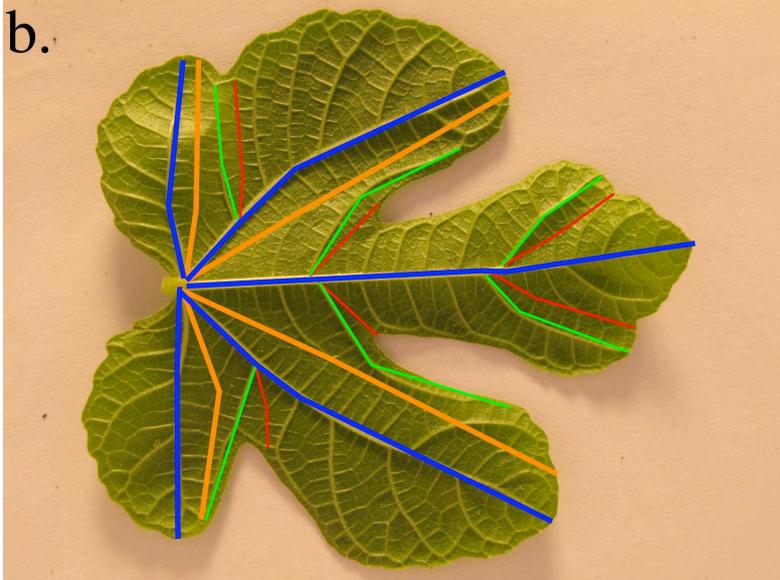


Illustration 22 :

a. Détail d'un pli principal d'une feuille de figuier.

b. Feuille avec ses plis en couleur.

c. Feuille repliée. Une partie du contour se rassemble sur une ligne. L'autre partie se rassemble le long des lobes latéraux. La feuille garde en mémoire sa croissance dans le bourgeon.

Des formes de feuilles très différentes

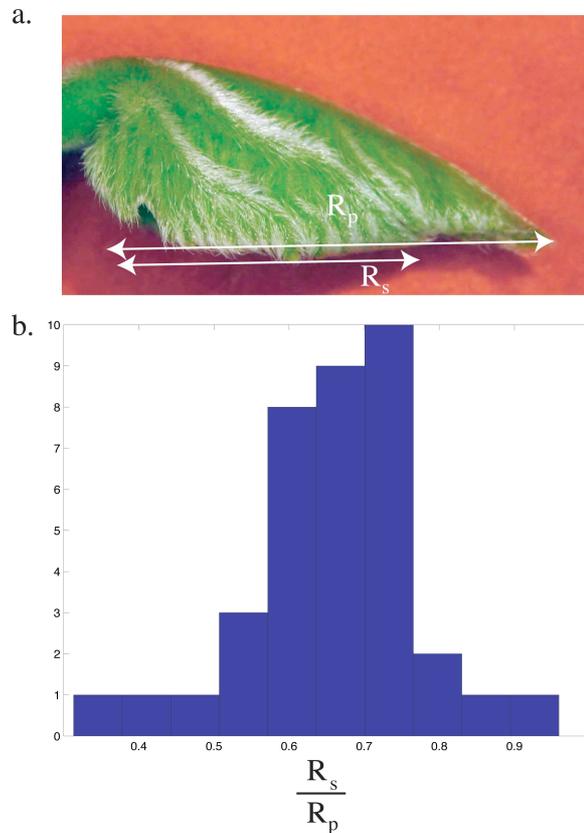


Illustration 23 : Les feuilles de figuier peuvent avoir des lobes de tailles très différentes mais vérifient toujours la même loi.

a. Notation. b. Histogramme des portions du bord de la feuille correspondant aux lobes latéraux.

Les feuilles de figuier peuvent avoir un rapport d'aspect très varié (illustration 23). La proportion des lobes latéraux R_s par rapport à la totalité de ce qui repose sur le bourgeon interne R_p peut varier entre 0,4 et 0,9 fois. Toutes ces feuilles bien que de formes très différentes, vérifient toutes la propriété de double limitations. Il s'agit donc d'un aspect plus fondamental de l'organisation des bourgeons que les rapports d'aspect des feuilles. Comme il n'y a pas un modèle unique de feuille, il y a probablement un mécanisme d'adaptation du bord d'un lobe à la nervure d'un lobe plus latéral.

I.3.4. Conclusion

Dans ce chapitre nous avons montré comment deux règles simples permettent de résumer des formes de feuilles très différentes. Être plié est la première règle, remplir l'espace disponible est la seconde.

Nous avons montré comment la nature peut produire des feuilles très différentes en explorant toutes les possibilités de ces deux paramètres. En passant des plis simples à des plis plus compliqués, on passe de l'érable au mûrier. En changeant la forme de l'espace ou la manière dont la feuille est disposée par rapport à cet espace, on passe de l'érable au figuier ou encore au hêtre.

Ce qui est impressionnant, c'est la stabilité des végétaux à appliquer ces règles et jusque dans quel

Partie I Géométrie. Chapitre 3 Géométrie des plis, géométrie des feuilles.

détail ils les utilisent. D'une manière ou d'une autre, l'Evolution a tenu compte des contraintes stériques exercées par le bourgeon sur les feuilles. Quel est ce mécanisme qui couple les plis, le remplissage de l'espace et la forme des feuilles ? Est il commun à toutes les espèces ? C'est ce que nous verrons dans la prochaine partie de cette thèse.

Partie 2

Développement

Chapitre 1

Pli et nervure : entre mécanique et différenciation

Dans la partie précédente, nous avons vu que les plis des feuilles ne sont pas anecdotiques du tout. Ils sont présents chez de nombreuses espèces de la phyllogénie et sont fortement reliés à la forme des feuilles. Dans ce chapitre, nous allons nous intéresser à leur formation. Toutes les coupes ont été fait en collaboration avec Nicole Brunel.

II.1.1. Historique

La formation des plis des feuilles est un sujet ancien. Cependant une seule espèce a focalisé l'attention : le palmier. C'est un monocotylédone. La formation des plis chez les dicotylédones n'a par contre jamais été étudiée.

Différentes théories ont été successivement envisagées pour le palmier. La première a été proposée par Trecul en 1825. Pour lui, la feuille de palmier est une surface qui croît dans un volume clos; elle se plie parce que ses bords heurtent les bords de ce volume. Cette théorie a été réfutée rapidement par une simple observation : certaines feuilles de palmier se plient avant même que la feuille ne touche l'enveloppe. Par la suite, comme les botanistes ne comprenaient pas la cause des plis, ils se sont demandé s'il s'agissait réellement de plis et non d'entailles faites dans un tissu épais. La controverse sur ce sujet s'est terminée en 1982 avec Donald Kaplan et Nancy Dengler qui ont bien montré qu'il s'agissait de plis et non de fentes.

Dans les mêmes articles, ils ont étudié l'initiation des plis. Sur des images de microscopie électronique, ils ont remarqué que les plis apparaissent d'abord au milieu de la feuille puis s'étendent jusqu'au bord (illustration 1). Ils ont aussi remarqué sur des coupes que ces plis sont associés au développement des nervures, qui semblent exercer des pressions mécaniques sur le tissu (illustration 2).

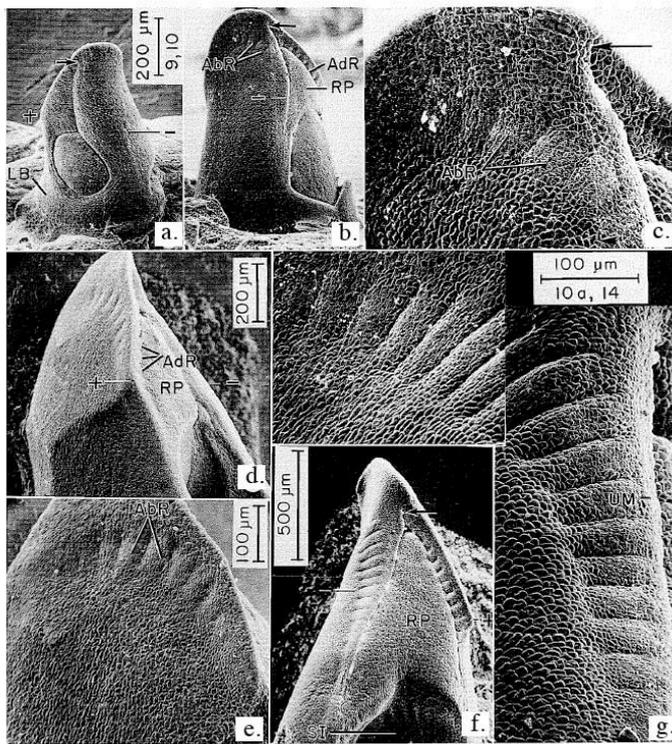


Illustration 1 : Apparition des plis chez Rhipis.

- a. Primordia sans pli.
 b. Des petite fentes apparaissent d'un côté du tissu.
 c. Les fentes s'étendent et rejoignent progressivement les bords.
 ci. d. Les fentes sont maintenant des plis.
 (Dengler, N.G. 1982)

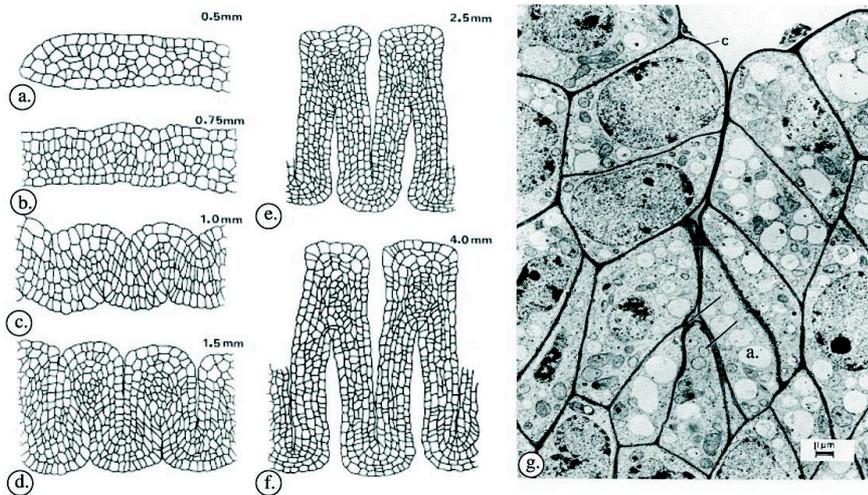


Illustration 2 : a-f. Coupes transversales de feuilles de Rhipis à différents stades du développement vue au microscope. g. Détail de coupe au MEB. (Dengler, N.G. 1982)

II.1.2 Les plis chez l'érable : rôle actif des nervures

A la différence des plis du palmier, les plis de l'érable naissent au bord de la feuille. Ils sont initiés par l'apparition de lobes sur le bord du primordia (illustration 3a et b). Chaque lobe correspond à un maximum d'auxine sur le bord du primordia. L'auxine, qui converge à l'emplacement du lobe à partir de la surface du primordia alentour, s'évacue à l'intérieur du primordia le long d'un canal qui donnera une nervure (illustration 3c)). Le développement de cette nervure va déclencher le repliement de ce lobe (Rolland-Lagan, A.G 2008).



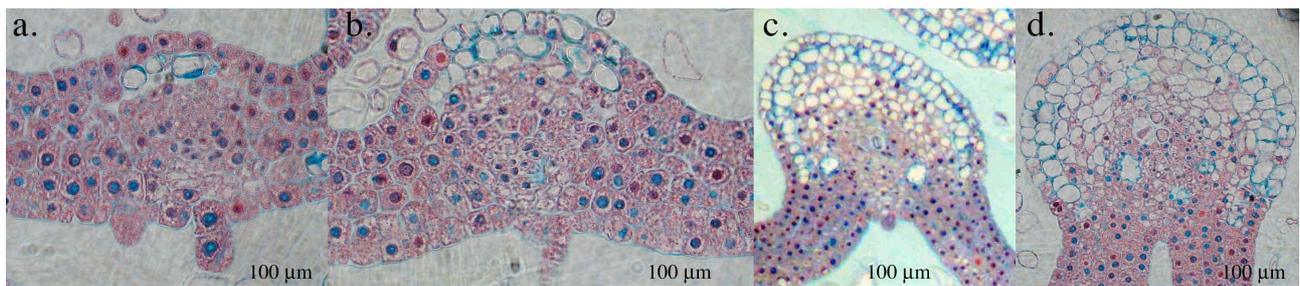
Illustration 3: Il y a de petits lobes avant les plis. a. Petite feuille de sycomore. b. Détail de la même feuille. c. Schéma de l'apparition des lobes sur un primordia. L'auxine (flèche noir) circule en surface du primordia (surface verte) . Elle rentre à l'intérieur du tissu là où les lobes apparaissent (rond rouge). Les nervures vont apparaître sur les chemins de l'auxine qui partent des lobes.

a. Rôle mécanique des nervures

Les nervures sont des tissus de conduction. Les cellules sont très différentes des cellules du limbe. Le dos de la nervure est par exemple constitué de cellules plus larges. Au départ, ces cellules sont identiques à celle du limbe. Elles s'élargissent ensuite en se vacuolisant (*ie* elles se remplissent d'eau). Nous observons que la partie dorsale de la nervure croît alors plus vite que la partie ventrale. La partie dorsale va donc pincer la partie ventrale (illustration 4 a-b-c). Cette action de pince des nervures est caractéristique des feuilles pliées. La nervure de tabac, quant à elle, ne pince pas le limbe (voir illustration 4 du chapitre 0).

Pour quantifier cette observation, nous avons pris les coupes d'une feuille de sycomore. Pour 25 coupes de nervure, nous avons mesuré la largeur du tissu, le diamètre de la nervure et l'angle du pli (illustration 5a). En première approximation, la largeur du tissu et le diamètre de la nervure sont influencés de la même manière par l'orientation de la coupe qui n'est pas forcément perpendiculaire à la feuille. Le ratio de ces deux valeurs est donc indépendant de cette orientation. Nous avons donc dessiné l'angle du pli en fonction de ce ratio. Quand ce rapport est proche de 1, l'angle α est proche de 180° ; la nervure est ouverte. Quand ce rapport est petit, la nervure peut être jusqu'à cinq fois plus large que le tissu et l'angle α est proche de 0. Plus la nervure est développée, plus le pli est serré. Il semble d'ailleurs qu'il existe un seuil : quand la nervure devient deux fois plus large que le tissu, le pli se resserre brusquement (illustration 5 b).

Quel est l'effet de ce pincement sur le reste du tissu ? La forme des cellules suggère que le repliement est mécanique. Si les cellules dorsales de la nervure ont une forme élargie, les cellules ventrales ont une forme comprimée. La partie la plus ventrale de la cellule est moins large que la partie plus dorsale. (illustration 6 a). L'antipli semble lui aussi être une conséquence mécanique à distance de l'action des nervures. Les cellules abaxiales de l'antipli ont l'air d'avoir été comprimées (illustration 6 b). Elle prennent la jolie forme des pierres taillées d'une voûte.



- **Illustration 4 :** a-d Nervures à différents stades de développement. L'angle entre le tissu dépend du développement de la nervure.

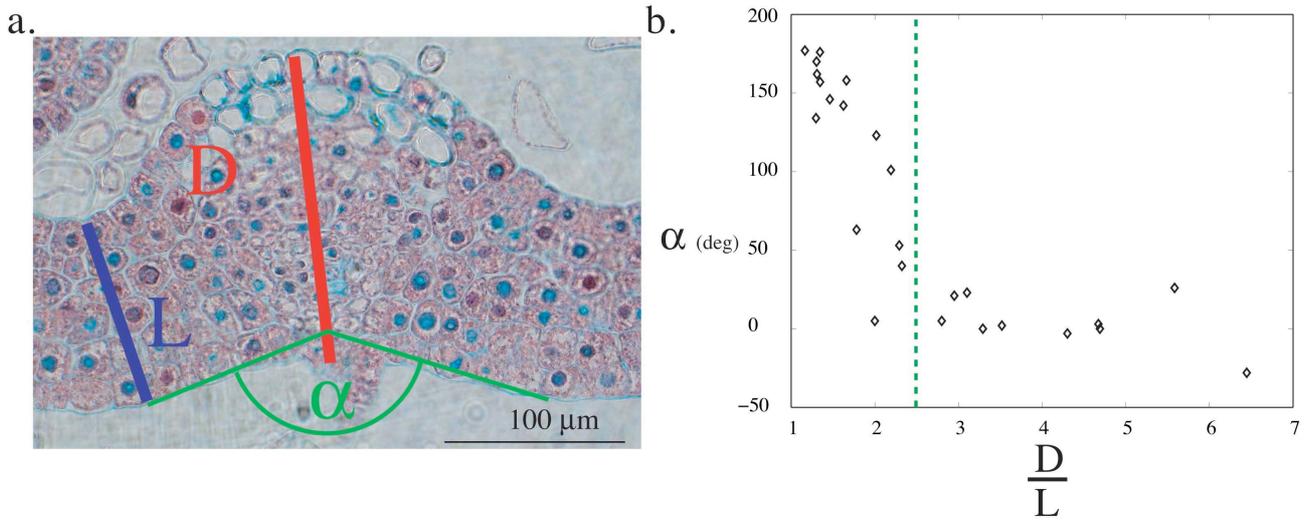


Illustration 5 : a. D est le diamètre de la nervure. L est la largeur du tissu. α est l'angle d'ouverture de la nervure. b. α en fonction de L/D . Plus L/D est grand, moins la nervure est développée et plus l'angle est ouvert.

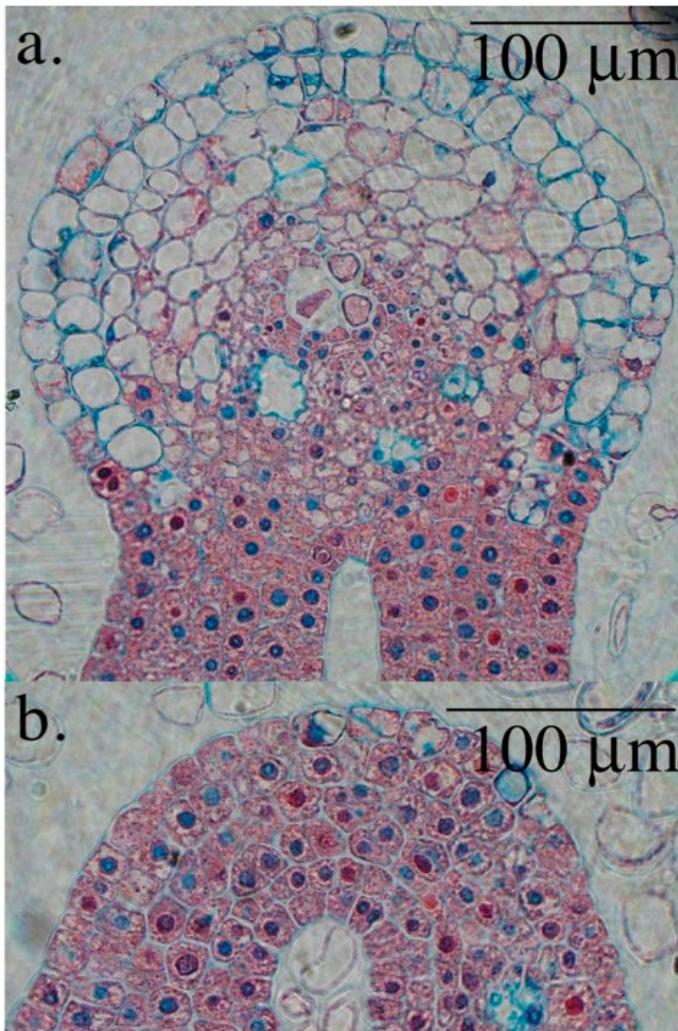


Illustration 6 : a. Coupe d'une nervure. Les cellules abaxiales sont vacuolisées et très larges. Les cellules adaxiales sont au contraire comprimées. b. Coupe d'un antipli. Les cellules abaxiales sont comprimées. Les cellules adaxiales commencent à se vacuoliser.

b. Rôle de régulateur de croissance des nervures

De manière concomitante à cette action mécanique apparente, les nervures ont une action sur la croissance du tissu. Le limbe des feuilles se développe sur les côtés de la nervure centrale (voir l'illustration 4 du chapitre 0). L'axe apparaît d'abord puis le tissu grandit sur ses côtés. Cet aspect du développement est lui aussi déterminant pour la formation des plis. Nous allons faire un petit détour par le coton une espèce à feuilles pliées, génétiquement proche de l'érable pour mieux comprendre cette question.

Dolan et Poetig ont fait une expérience éclairante (Dolan, L. 1998). En irradiant une feuille de coton, ils provoquent une mutation qui colore les descendants de la cellule mutée en noir. Cette coloration permet de faire le lien entre les secteurs de la feuille et les lignées cellulaires. L'organisation des lignées cellulaires est cohérente avec l'organisation des plis. **Les lignées correspondant à chaque nervure constituent exactement le tissu entre les antiplis adjacents à celle-ci** (illustration 7 b et c). Chaque antipli descend d'ailleurs spécifiquement de la cellule à l'intersection de ces deux nervures (illustration 7 a et c). Les nervures sont donc chacune à l'origine des différents lobes qui sont séparés par les antiplis successifs.

Ce type de développement est probablement celui de toutes les feuilles kirigami. Elles ont toutes des plis de structures semblables qui sont très cohérents avec cette expérience : les nervures secondaires qui partent d'une nervure principale se terminent le long des antiplis adjacents. Le bassin d'irrigation de chaque nervure correspond donc aux cellules de sa propre lignée (illustration 8).

Les coupes de sycomore fournissent des informations sur la dynamique de la formation de ces plis. Nous avons mesuré pour douze antiplis de deux feuilles de sycomore différentes les valeurs des largeurs des deux nervures adjacentes R_a et R_b et les deux distances de ces deux nervures à l'antipli L_a et L_b (illustration 9a). Pour chaque pli nous avons répété cette opération à dix hauteurs le long du pli. Nous avons dessiné la moyenne aux différentes hauteurs de l'antipli du ratio entre L_a et L_b en fonction de la moyenne du ratio entre R_a et R_b (illustration 9b). Les points suivent l'identité. La moyenne des rapports des rayons de deux nervures successives est à peu près égale à la moyenne du rapport de deux distances de ces nervures au pli situé entre elles. La distance à l'antipli est donc proportionnelle au rayon de la nervure. La taille de la zone des cellules de même lignée qu'une nervure dépend du stade de développement de celle-ci. Plus la nervure va être grosse plus cette zone sera développée. De manière plus précise, **la lignée de la nervure se développe à une vitesse proportionnelle à celle de la nervure elle même.**

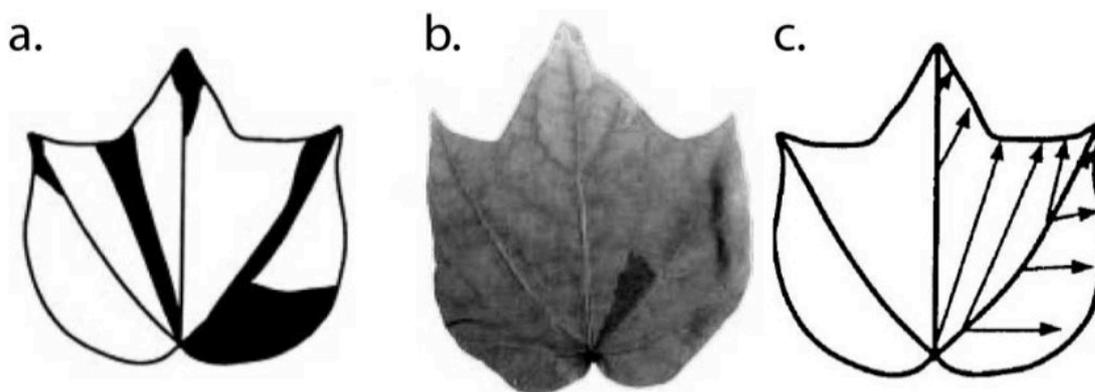
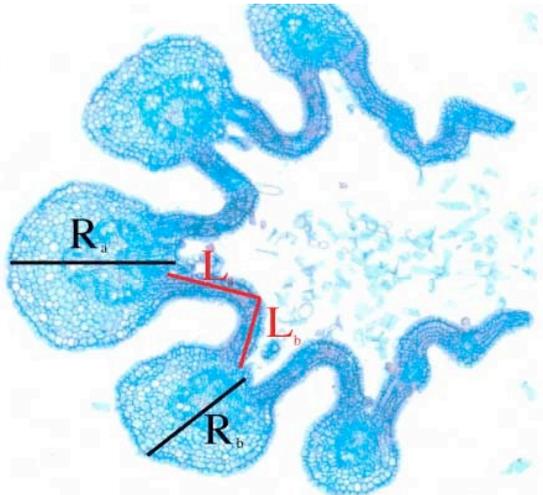


Illustration 7: Feuille de coton a. Un antipli correspond à une lignée cellulaire. b. La partie à droite du pli de droite correspond elle aussi à une lignée cellulaire. c. L'antipli descend de la cellule à l'intersection des nervures. La zone à gauche (resp. à droite) de l'antipli descend des cellules de la nervure à gauche (resp. à droite). (Dolan, L. 1998)



Illustration 8 : Les nervures secondaires se rejoignent à l'antipli. Chaque nervure irrigue ses descendantes.

a.



b.

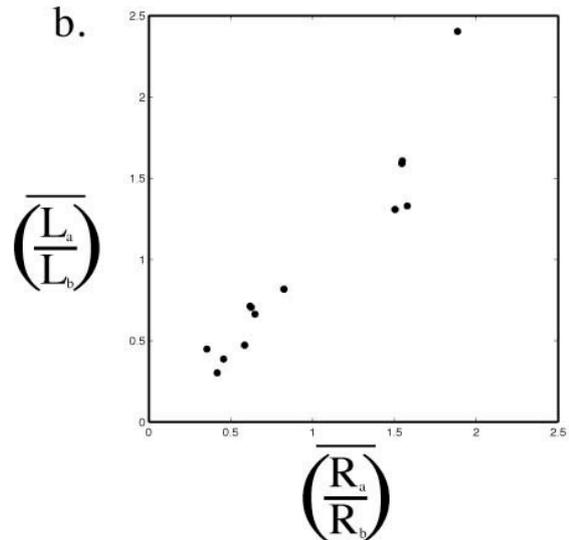


Illustration 9 : La zone de croissance correspondant à une nervure est proportionnelle à sa taille. a. Coupe d'une feuille d'érable. b. Moyenne le long d'un antipli des ratios des distances entre les nervures et l'antipli en fonction de la moyenne des ratios des diamètres de deux nervures successives.

II.1.3. Forme finale des plis

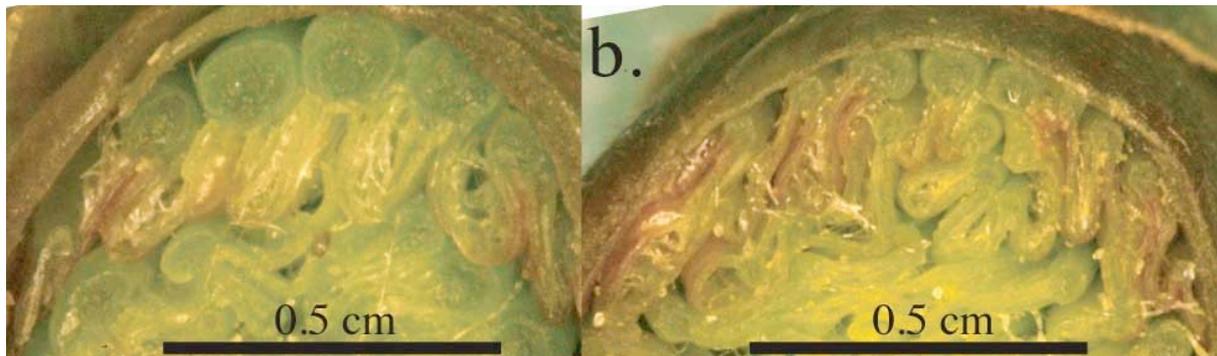


Illustration 10 : Deux coupes d'une feuille de sycomore à deux hauteurs différentes. a. Coupe à la hauteur des nervures principales. b. Coupe à la hauteur des plis secondaires.

A la fin du développement de la feuille, les nervures sont jointives sur le dos de la feuille (illustration 10 a et b). A une hauteur donnée dans le bourgeon, elles font approximativement la même taille. D'après le paragraphe précédent, un antipli entre deux nervures de même taille est équidistant des deux nervures. En conséquence, **les antiplis vont être sur l'axe de symétrie des nervures.**

Ceci est vrai au stade plié quand les plis ne sont pas encore des plis mais des zones courbées (photo de charme ci-dessous illustration 11a-b-c-d-e). Les symétries sont cependant plus spectaculaires lorsque les feuilles viennent juste de se déployer et gardent encore la trace des plis (illustration 11 f-g). Cette propriété est de plus indépendante de l'espèce considérée (illustration 12 a-b-c-d).

La forme des plis dépend seulement de la configuration des nervures autour du pli. Entre deux nervures un pli est le long d'une droite, la bissectrice, il s'agit donc d'un pli déployable sans déformation (illustration 12 e). Par contre, entre plus de deux nervures, un pli est constitué de morceaux de bissectrices de ces nervures prises deux à deux (illustration 12 f). Il ne s'agit donc plus d'un pli développable. La feuille doit donc se déformer pour se déployer et devenir une feuille plate. Dans le cas du mûrier par exemple, les plis de la feuille ont une courbure de Gauss tellement importante qu'elle ne se déploie jamais totalement.

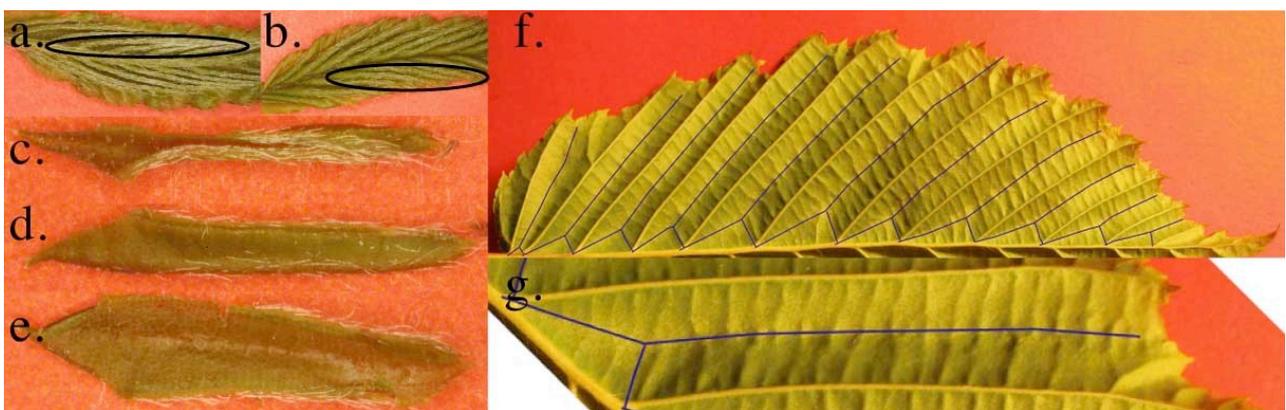


Illustration 11 : Le pli est sous la bissectrice. a. Face abaxiale d'un pli d'une feuille de charme au stade pliée. b. Face adaxiale du même pli. c. Même pli isolé vu du côté abaxiale. d. Même pli vu de la face adaxiale. e. Même pli déployé. f. Feuille de charme juste après le déploiement. Face abaxiale. Les lignes bleues sont le squelette euclidien des nervures. Les plis correspondent aux lignes bleues. g. Les trois bissectrices des angles entre les nervures correspondent à des plis. Avant déploiement, la surface a de la courbure de Gauss à l'intersection des trois plis.

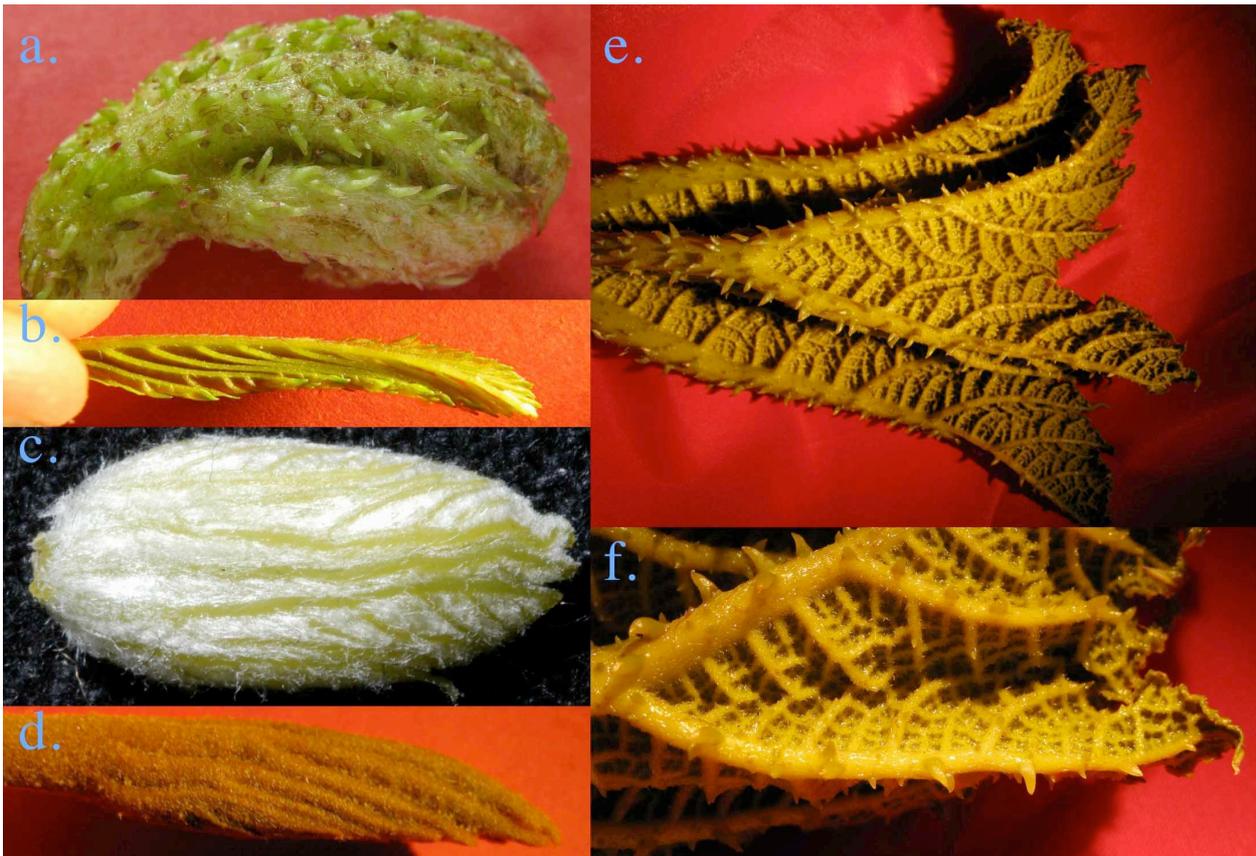


Illustration 12 : L'armure des nervures. a. Feuille de *Gunera manicata*. b. Feuille de charme. c. feuille de sycomore. d. Feuille de *Tetrapanax papyrifera*.

II.1.4. Conclusion

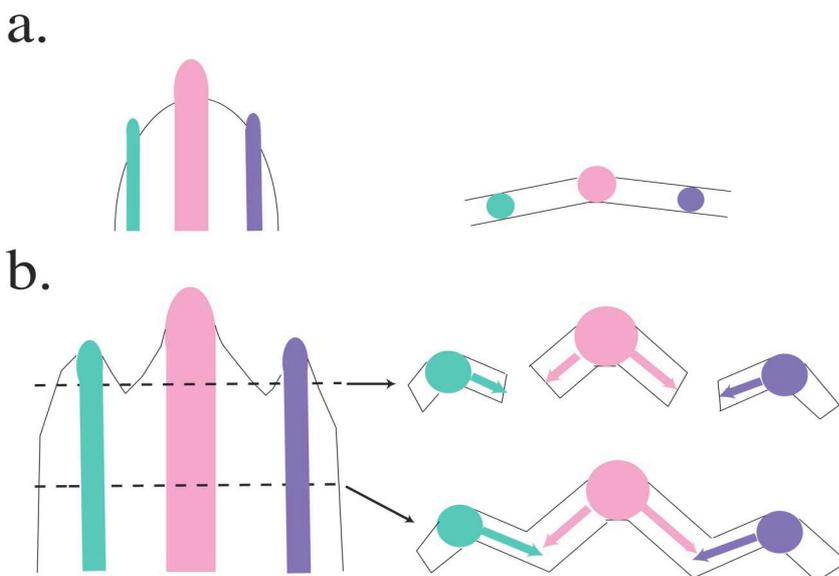


Illustration 13 : Schéma d'une feuille avant les plis et quand les plis se forment. a. A gauche un primordia avec 3 nervures. La nervure centrale est la plus développée. A droite une coupe du tissu. La nervure la plus développée pince le tissu. b. Les nervures ont grandi. Un limbe s'est développé sur leur côté à la fois à l'intérieur du corps central de la feuille (ce qui donne un pli) et à l'extérieur (ce qui donne un lobe).

Partie II Développement. Chapitre 1 Pli et nervure : Entre mécanique et différenciation.

Pour conclure, reprenons les étapes de la formation des plis. L'apparition d'un lobe à l'extérieur du primordia est couplée avec l'apparition d'une nervure (illustration 13a). La nervure se développe et pince le tissu qui se développe autour d'elle (illustration 13b). Les deux effets sont simultanés. Il ne s'agit donc pas du repliement massif et mécanique d'un tissu préexistant mais d'un phénomène progressif lors du développement.

Du point de vue cellulaire, la lignée des cellules d'une nervure va être délimitée par les antiplis adjacents. L'unité lobe et pli va donc correspondre à une même lignée cellulaire. Cette unité est constituée de deux parties : une partie externe au corps de la feuille, le lobe et une partie interne qui correspond à la zone entre ces deux antiplis adjacents. Chaque nervure irrigue uniquement les cellules de sa propre lignée.

A la fin de la croissance, les espèces à feuilles pliées ont toutes la même ordonnance régulière. Les nervures forment alors une coque jointive autour du limbe. Les antiplis permettent de rabattre les nervures les unes sur les autres. Leur place est donc déterminée : ils sont le long des axes de symétrie de ces nervures.

Chapitre 2

Pourquoi les bourgeons sont-ils pleins ?

D'après le chapitre précédent, une feuille est un ensemble de réitérations successives de primordia-plis. Ces primordia-plis ont *a priori* une croissance indépendante les uns des autres. Nous verrons dans ce chapitre qu'ils unissent tous leur croissance de manière à remplir parfaitement l'espace disponible dans le bourgeon. Nous étudierons le mécanisme qui les coordonne. Nous aurons ainsi compris comment la forme des feuilles est établie. Comme dans le chapitre précédent nous nous limiterons au cas de l'érable sycomore.

II.1.1. Croissance de la feuille pliée

Nous avons vu dans le chapitre précédent que le tissu de chaque lobe émane de manière symétrique des deux côtés de la nervure centrale. Nous constatons ce détail sur l'illustration 1. A première vue, toutes les symétries des feuilles kirigami pourraient être expliquées ainsi. Chaque feuille serait le résultat d'un certain nombre de réitérations de lobes qui grandissent de manière autonome et d'une croissance symétrique du limbe autour de chacun de ces axes. Mais comment expliquer avec cette seule règle de réitération que les lobes secondaires des feuilles de *Tetrapanax papyrifèr* soient de plus en plus larges le long d'un lobe (Partie 1 Chapitre 3 Paragraphe 2) de telle sorte qu'ils se replient tous sur la même ligne ? Cela nécessite une explication complémentaire.



Illustration 1 : Coupe de sycomore. Il y a symétrie par rapport aux creux et aux nervures sans contact.

II.1.2. Des bourgeons différents et parfaitement pleins

Voici une autre observation que la simple répétition ne suffit pas à expliquer : **les bourgeons d'érable sont entièrement remplis.**

Dans le cas le plus classique, deux feuilles opposées se font face. A la base du bourgeon, les feuilles partagent leur espace avec la génération d'après (illustration 2 a-b). Au sommet, les deux feuilles très pliées forment deux volumes compacts qui ne s'interpénètrent pas (illustration 2c). A chaque étage, l'espace est entièrement occupé.

D'autres bourgeons de sycomore ont des feuilles réparties de manière moins symétrique. Le bord de la feuille repose souvent sur le bord plus ou moins compliqué de la feuille opposée (illustration 3b-d et illustration 4); il peut aussi reposer sur une nervure saillante de celle-ci. (illustration 3 c). La solution mixte est également possible : Il peut reposer par endroits sur le bord, par endroits sur une nervure (illustration 3 a). Le résultat est toujours le même : **le remplissage reste parfait quelque soit la géométrie.**

Les feuilles de sycomore sont très pliées et donc très compactes. Que se passe-t-il pour les feuilles moins lobées, moins pliées et donc moins compactes ? La feuille d'érable de crête n'a pas de pli secondaire. Elle est donc moins compacte. Le bourgeon reste cependant compact car les feuilles s'imbriquent l'une dans l'autre (illustration 5 c).

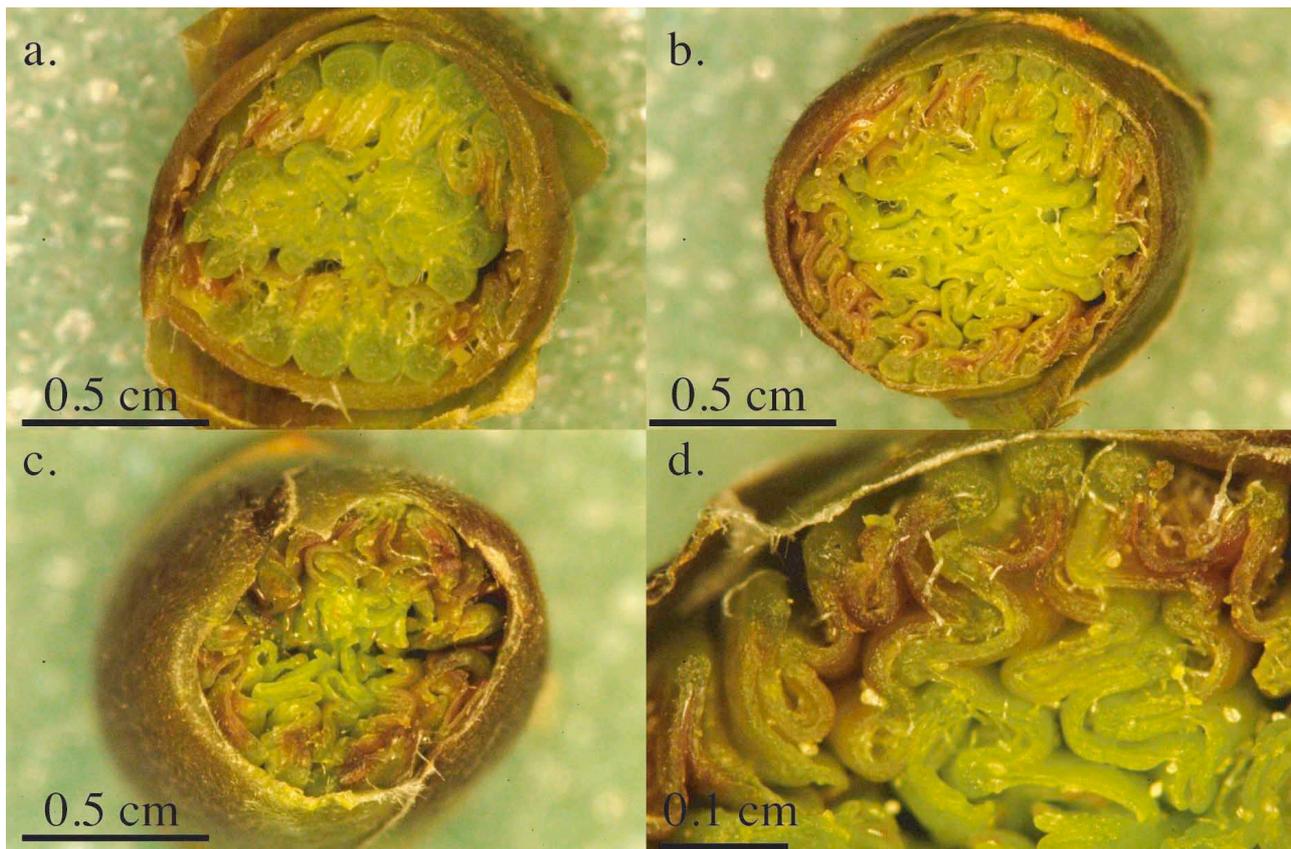


Illustration 2 : Coupes successives d'un même bourgeon de sycomore : un remplissage parfait.

a. Coupe à l'étage des plis principaux des feuilles les plus vieilles. b. Coupe à l'étage des plis secondaires des feuilles les plus vieilles avec présence des feuilles de deuxième génération. c. Coupe à l'étage des feuilles de première génération. Ligne de séparation. d. Détail des plis secondaires. Les nervures s'imbriquent dans des antiplis adjacents.

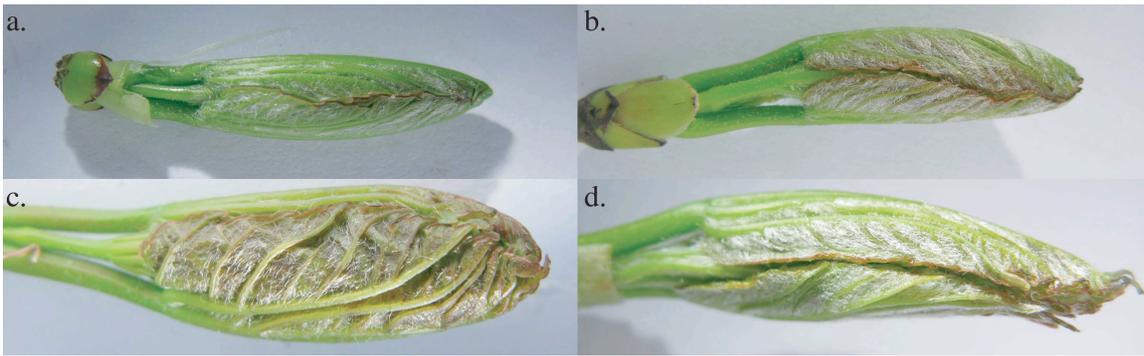


Illustration 3 : Des bourgeons d'érable sycomore aux formes diverses. a. Le bord de la feuille du bas épouse en grande partie le bord ondulé de la feuille opposée. Seule la base de ce bord est limitée par une nervure secondaire de la feuille opposée. b. Les feuilles sont asymétriques mais le bord de la feuille du bas épouse entièrement le bord ondulé de la feuille opposée. c. Le bord de la feuille du bas repose entièrement sur la nervure de la feuille en face et non sur le bord de celle-ci. d. Le bord de la feuille du haut repose, en partie sur la feuille opposée, plus petite, en partie sur l'écaïlle du bourgeon, que nous avons enlevé.

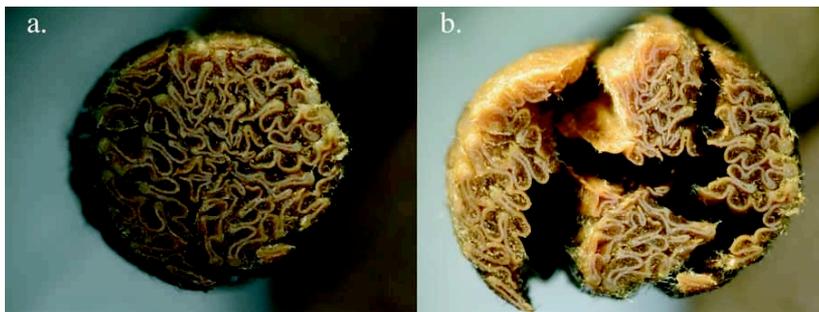


Illustration 4 : Coupe de bourgeons de sycomore conservés dans de l'alcool. Les feuilles s'imbriquent parfaitement.

a. Coupe. b. On écarte les feuilles qui s'imbriquent parfaitement les unes dans les autres.



Illustration 5 : Un bourgeon d'érable de crête. Il n'y a pas de pli secondaire. La feuille forme un volume moins compact que pour celle de sycomore. Les bord s'interpénètrent.

II.1.3. L'hypothèse du contact

D'après la partie précédente, les agencements de ces bourgeons sont de formes très diverses et pourtant chacun d'entre eux ne laisse aucun vide. Etudions le mécanisme qui permet d'optimiser le remplissage dans toutes ces géométries.

Les deux feuilles opposées de sycomore sont au départ deux petits primordia écartés l'un de l'autre (illustration 6 a). Ils grandissent par la suite jusqu'à se toucher. Ils se plissent mais leurs bords restent en contact à chaque étape du développement (illustration 6 b-e). Le bord des deux feuilles se situe sur une ligne ondulée au centre du bourgeon. Les feuilles s'interpénètrent un tout petit peu (illustration 7) comme si ce qui stabilisait les deux bords sur cette ligne était leur contact réciproque. Nous avons maintenant un candidat pour tenir le rôle des ciseaux du « kirigami » : la limitation par contact.

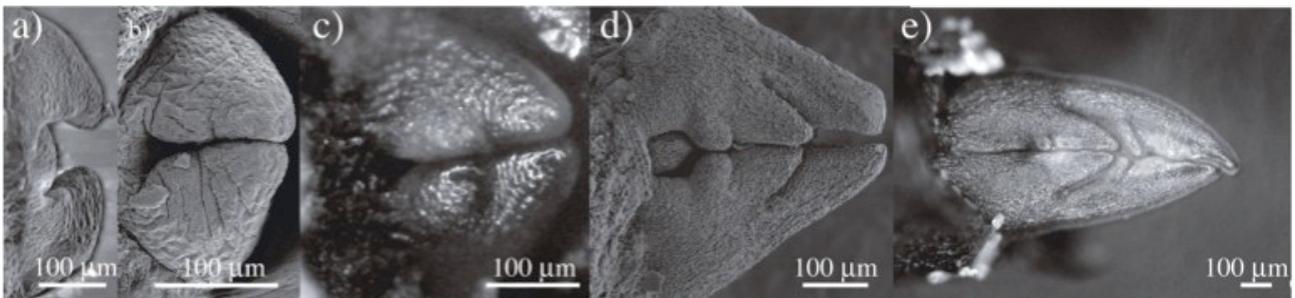


Illustration 6 : a. Deux primordia d'*Acer pseudoplatanus* face à face. b. Les deux primordia se touchent. c. Petit pli. d. Nouveau pli. e. Le bord des deux feuilles se stabilise sur une ligne.



Illustration 7 : Photo de l'illustration 6e. Le bord des feuilles est sur une ligne au milieu du bourgeon. Cette ligne est ondulée. Les feuilles s'interpénètrent un petit peu.

II.1.4. Expériences

a. Méthode

Pour vérifier cette hypothèse nous avons monté une expérience avec Naomi Nakayama du jardin botanique de Berne. Nous avons prélevé des extrémités de tiges d'érable sycomore. Comme ce sont des plantes de sol pauvre, nous avons planté ces tiges sur du milieu de culture *Arabidopsis* plutôt que sur du milieu pour tomate. Nous avons ensuite regardé comment les feuilles se développaient dans différentes conditions.

b. Effet de l'enveloppe

Nous avons fait les expériences en mai et en octobre. Les expériences ont donné les mêmes résultats à ces deux périodes. En octobre, les feuilles sont dormantes dans un bourgeon. La difficulté est de lever cette dormance (Annexe 0). Les feuilles ne se réveillent pas toujours. En mai, les feuilles se développent non dans un bourgeon mais protégées par la base des feuilles précédentes. Si on enlève cette protection, et que l'on plante la tige d'érable sur du milieu de culture qui convient à *Arabidopsis thaliana* (Milieu de culture), les feuilles continuent de grandir plus facilement qu'au mois d'octobre. Le point essentiel pour la réussite de ces expériences est de choisir des tiges de sycomores en pleine croissance, au stade où les méristèmes produisent beaucoup de jeunes feuilles. On voit les étapes successives du développement de la feuille. Les plis apparaissent en même temps que les nervures secondaires (illustration 8 a-b-c). Le bord des feuilles se stabilise sur la feuille opposée. Cependant les deux feuilles ne sont pas orientées parfaitement. Sans l'enveloppe pour les maintenir, elles ne sont plus exactement en face. Le bord de la feuille pliée s'est donc arrêté non sur le bord de la feuille pliée opposée mais plutôt sur ce qu'elle avait en face d'elle : les nervures de la feuille opposée (illustration 8 e). **En enlevant l'enveloppe, nous avons augmenté l'espace accessible à la croissance, ce dont la feuille a profité.**

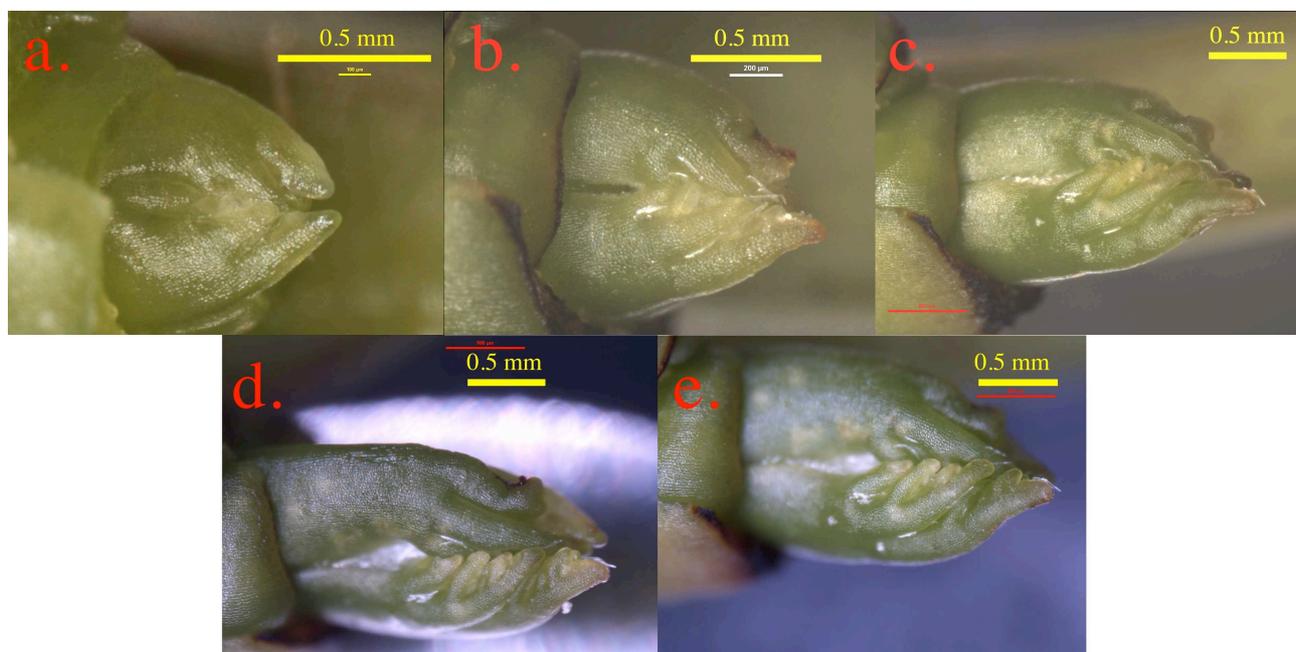


Illustration 8 : Couple de feuilles d'érable opposées à différents stades de leur croissance.

a. Jour 1. b. Jour 4. c. Jour 9. d. Jour 14. e. Jour 18

c. Effet de la feuille opposée

Nous avons fait une deuxième expérience pour tester l'effet du contact : nous avons enlevé une des deux feuilles. La réponse se fait en deux phases.

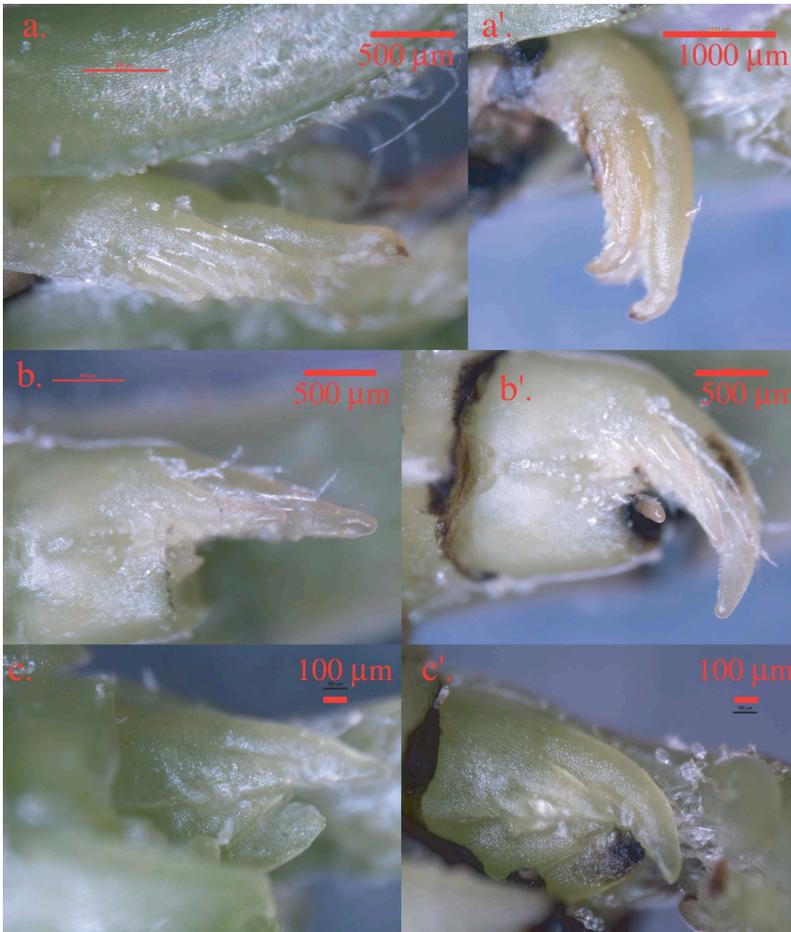


Illustration 9: a. Nous avons enlevé toute la feuille opposée. a'. La feuille restante se courbe entièrement après une journée. b. Nous avons enlevé la feuille opposée au niveau du lobe latéral. b'. Tous les lobes de la feuille restante se courbent après une journée. c. nous avons enlevé seulement le haut de la feuille opposée. c'. Seul le bout du lobe central de la feuille restante se courbe après une journée. Le reste est maintenu sur le plan initial.

- Réponse rapide passive

Au bout d'une journée, la feuille restante se courbe et envahit l'espace où était l'autre feuille. Elle ne grandit pas. Certaines feuilles se courbent ainsi après une journée mais ne grandissent pas par la suite. Il s'agit donc d'une phase passive.

Si on coupe la feuille opposée à différentes hauteurs, la feuille reste sur un plan là où elle touche la feuille restante et se courbe juste au dessus de celle-ci (illustration 9).

Cela prouve d'une part que **la feuille opposée a un rôle de maintien mécanique** sur la feuille en face d'elle et d'autre part que **les feuilles ont des contraintes résiduelles** qui font qu'elles se courbent lorsque ces contraintes ne sont plus compensées par la feuille opposée.

-Réponse lente active

Dans un deuxième temps, **les feuilles qui grandissent se courbent encore plus** (illustration 10). Chacun des lobes se courbe indépendamment des autres jusqu'à ce que la feuille ressemble à une crosse de fougère. Cette phase prend du temps : parfois elle continue durant une vingtaine de jours.

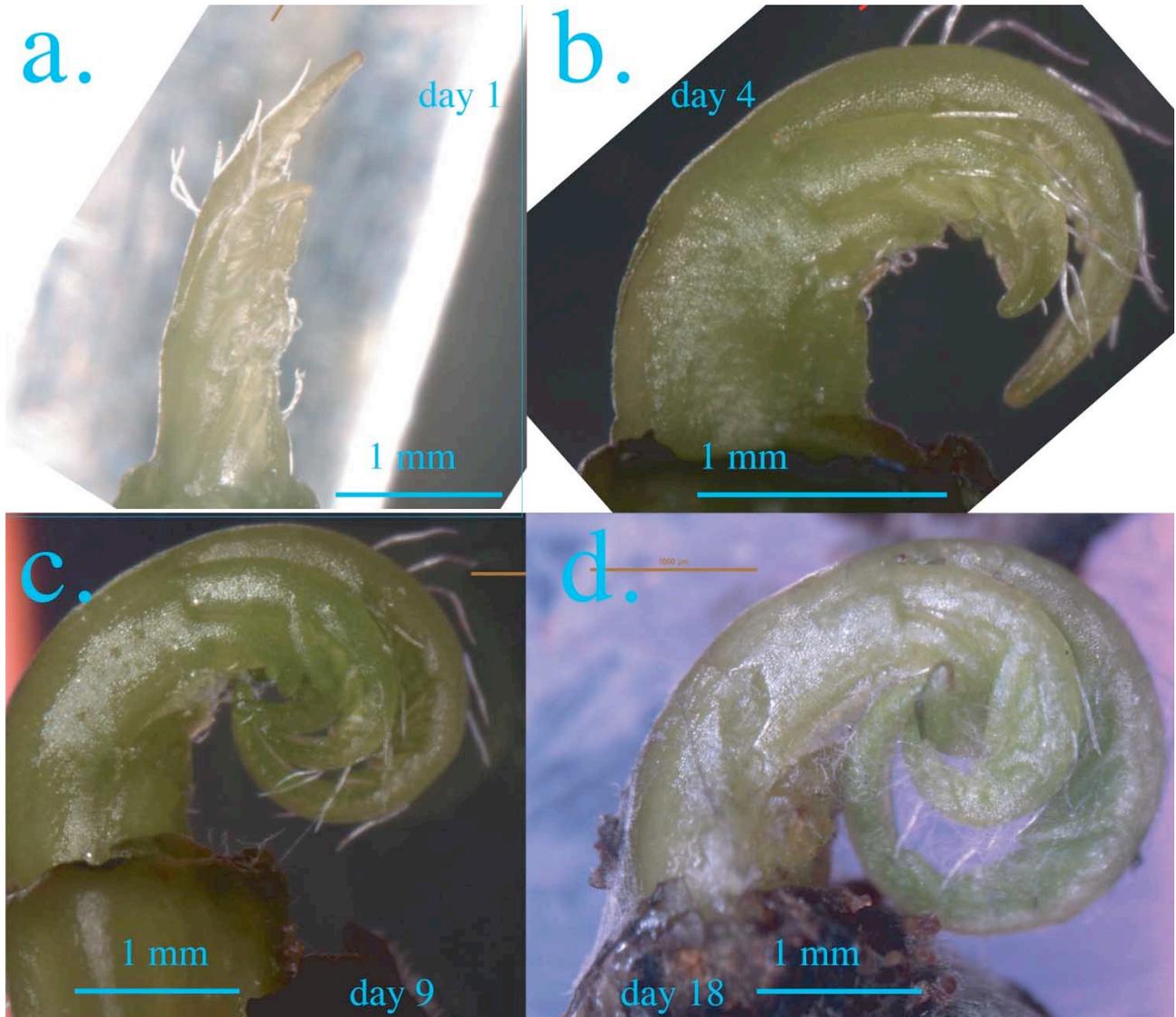


Illustration 10 : Une feuille d'érable sans la feuille opposée à différents stades. Toutes les nervures se courbent de façon indépendante.

- Est-ce une réponse physiologique ?

A priori, cette réponse pourrait être due à l'effet des blessures, qui induirait une croissance anormale. Cependant, différentes observations vont dans le sens inverse.

Pour tester l'effet de la coupe, nous avons fait une expérience mixte en retirant seulement le lobe central de la feuille opposée. Dans ce cas-ci, le lobe central de la feuille restante se courbe, tandis que le lobe latéral maintenu par le lobe latéral de la feuille mutilée reste sur un plan et grandit normalement (illustration 11). S'il s'était agi d'un effet de blessures, il aurait lui aussi eu une croissance courbée.

Partie II Développement. Chapitre 2 Pourquoi les bourgeons sont-ils pleins ?

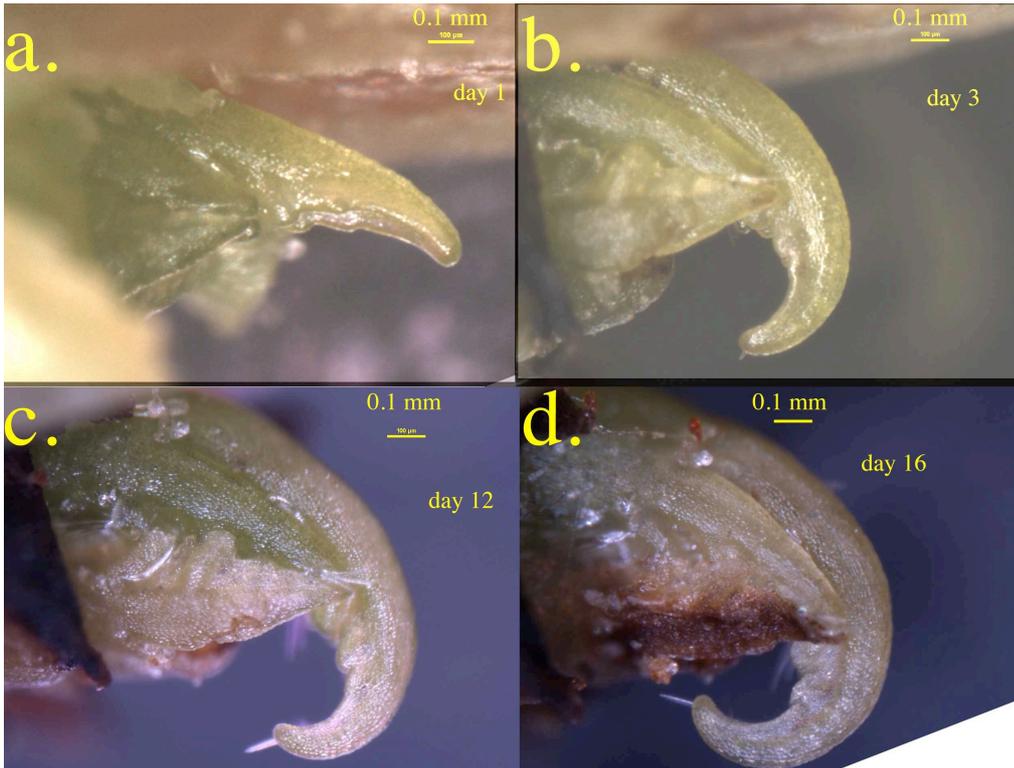


Illustration 11 : Seul le lobe central de la feuille opposée a été retiré. Le lobe latéral reste sur une droite. Seul le lobe central s'étend et se courbe.

Deux autres observations penchent pour une réponse physiologique normale :

- La chirurgie n'influe pas sur la croissance des feuilles de la génération d'après. Elles se développent normalement avec leur bord sur un plan alors que la feuille célibataire dont elles occupent la base se courbe.
- Ce type de croissance se rencontre parfois naturellement quand les feuilles grandissent sans contrainte (illustration 12).

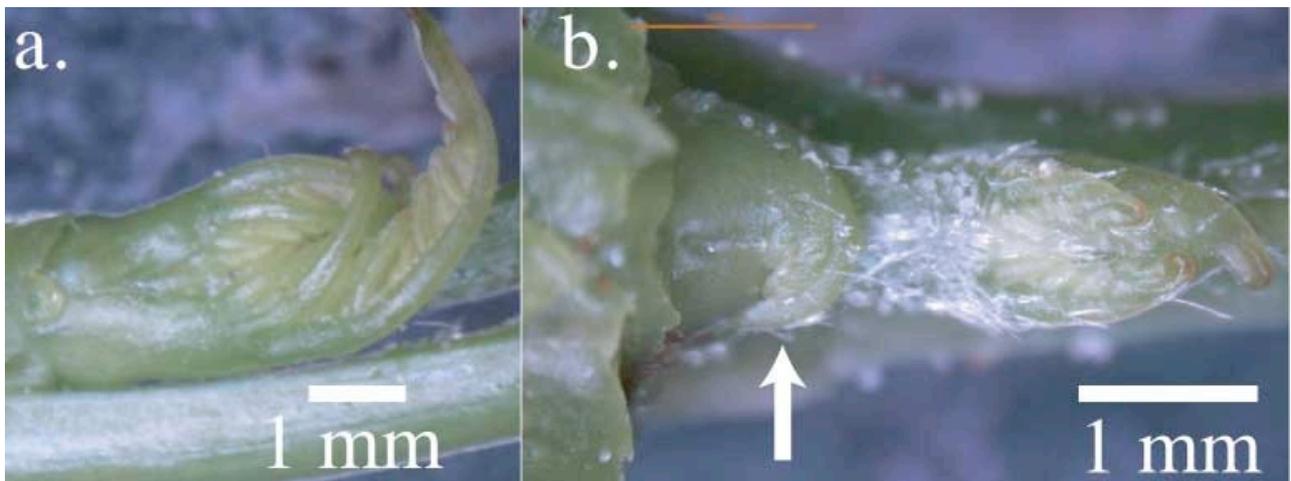


Illustration 12 : Cas naturel de courbure. a. Une feuille s'enroule autour d'une feuille plus jeune. b. Une feuille n'a pas de feuille opposée (bout de la flèche blanche). Elle est donc courbée.

d. Deux stades distincts de développement des feuilles

Nous avons observé que notre expérience donne deux résultats différents : soit les feuilles se déploient rapidement sans se courber (cas des feuilles les plus grandes) (illustration 13), soit elles ne se déploient jamais et peuvent grandir pendant très longtemps toujours en se courbant. Elle ne sont à une exception près jamais passées d'une phase à une autre dans nos expériences (illustration 14). Peut-être y a-t-il besoin d'un signal hormonal. Peut-être ce changement correspond-il au passage du stade de division cellulaire au stade d'élongation des cellules.

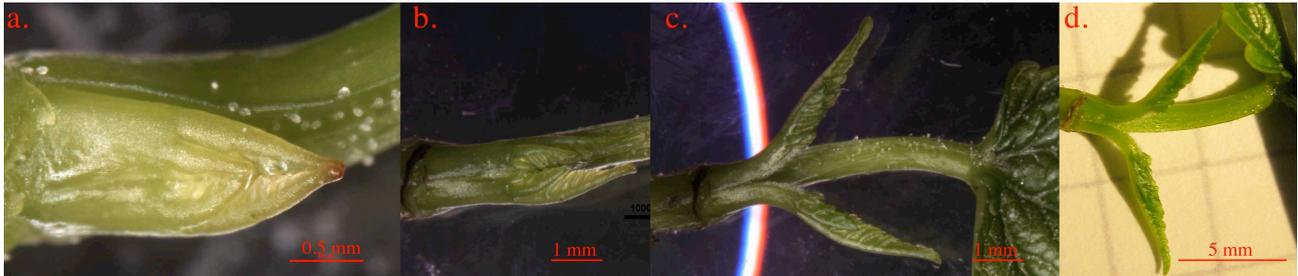


Illustration 13 : Différents stades d'un couple de feuilles d'érable qui se sont déployées.

La seule feuille qui s'est courbée puis déployée, avait une forme bizarre : sa marge était très découpée, ses lobes latéraux tout petits et sa nervation plus compliquée (illustration 14). Cependant nous n'avons pas eu assez de cas pour tirer des conclusions sur la forme finale des feuilles. Les plantes nécessitent peut-être un signal particulier pour induire le déploiement des feuilles.

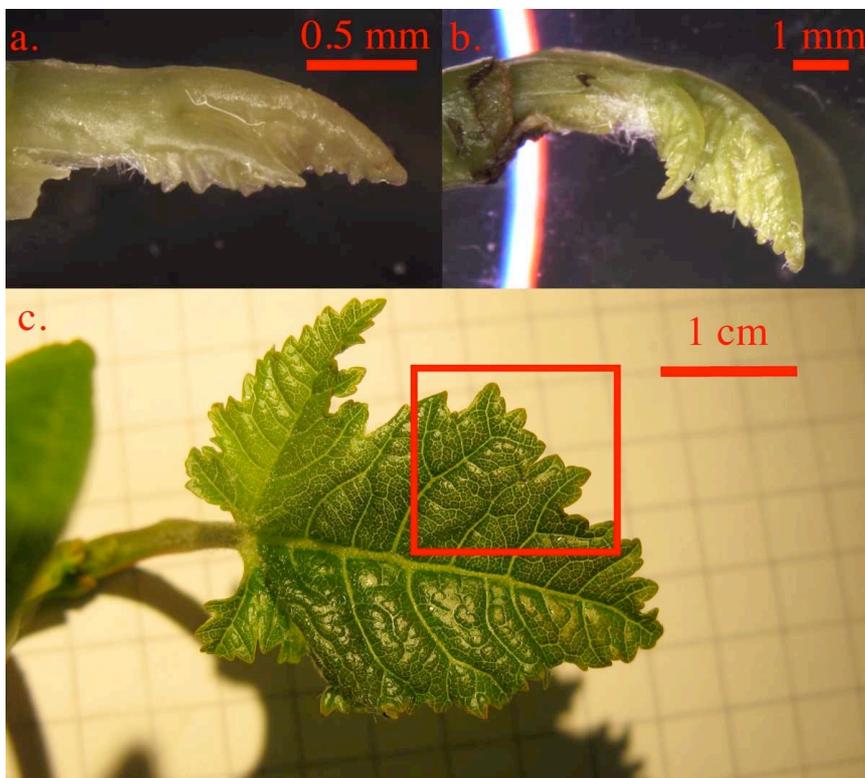


Illustration 14 : Cas unique d'une feuille de sycomore qui s'est déployée. Le contour de la feuille est étrangement découpé. La croissance semble avoir été purement méristématique sur le bord de la feuilles. Les nervures ont une forme bizarre.

Une observation apparemment contradictoire

Au printemps, on trouve des bourgeons dont la structure est en contradiction apparente avec nos expériences. Ces bourgeons contiennent deux feuilles opposées très dissymétriques. La plus grande des feuilles remplit le bourgeon et a son bord sur un plan (illustration 14). D'après nos expériences précédentes, elle devrait au contraire être courbée. Une explication possible cohérente avec nos expériences est que la dissymétrie est tardive et date de la deuxième phase de croissance, celle qui précède le déploiement et non de la première phase de développement. Une autre explication possible est que la feuille ait grandi de manière concomitante avec son enveloppe, ce qui l'a empêchée de se courber.

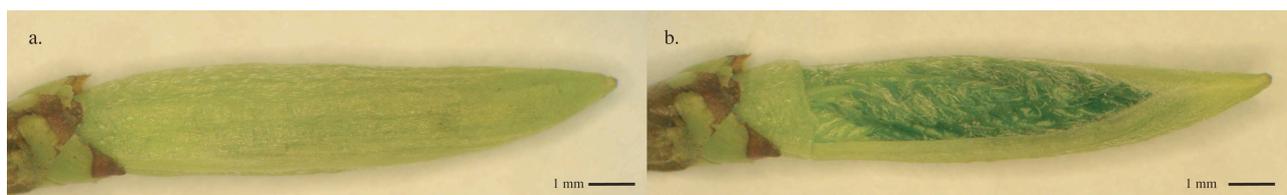


Illustration 15 : Un bourgeon d'érable dissymétrique. a. Avec enveloppe. b. Sans enveloppe : la feuille remplit tout l'espace disponible sans être courbée.

e. La nature travaille pour nous

Même si nous n'avons pas pu observer l'effet de nos expériences sur la forme des feuilles puisqu'elles ne se déploient pas, la nature a fait une expérience pour nous. Les bourgeons d'érable ont très souvent une structure commune. Les deux premières feuilles du bourgeon sont pliées de manière plus large que celles de la seconde génération. La seconde génération semble avoir été comprimée latéralement par la première (illustration 16a et 17a). Cette différence de repliement a un effet systématique sur les formes des feuilles. Les contraintes externes ont diminué le volume accessible à la croissance du limbe dans le bourgeon. La deuxième génération de feuilles est toujours moins large que la première génération (illustration 16b pour le sycomore, illustration 17b-b' pour la première génération d'érable champêtre et illustration 17c-c' pour la deuxième). Ceci est vrai aussi bien chez l'érable champêtre que chez le sycomore.

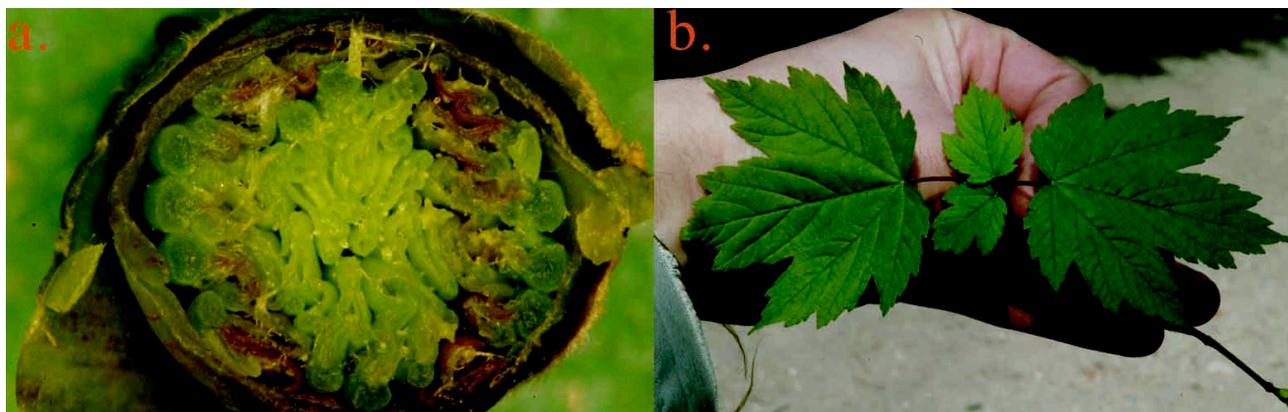


Illustration 16 : a. Coupe d'un bourgeon de sycomore. La première génération comprime la seconde. b. La deuxième génération de feuille est plus allongée que la première.

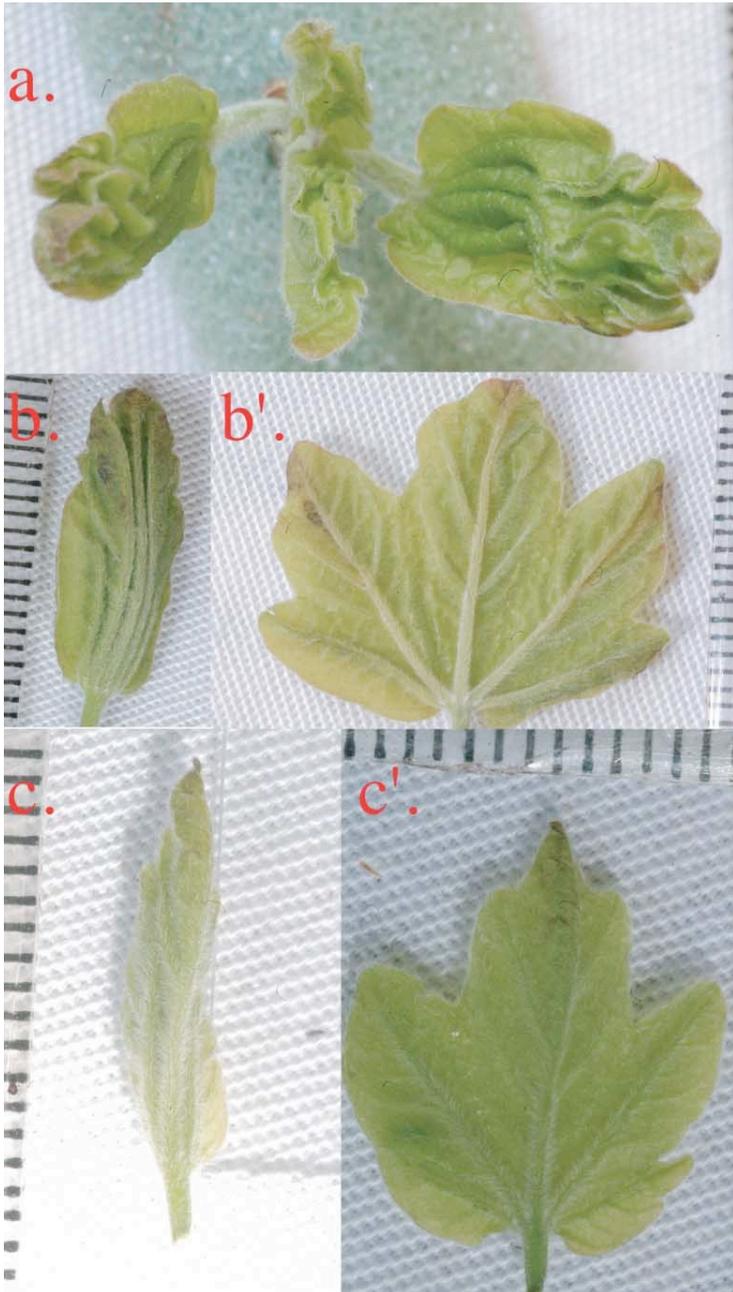


Illustration 17: a. Bourgeon entrouvert d'érable champêtre. b. Feuille de première génération pliée. b'. La même feuille dépliée. La feuille est large. c. Feuille comprimée de deuxième génération quand elle est pliée. c'. La même feuille déployée.

II.1.5. Discussion

Ces expériences suggèrent que le même mécanisme est responsable de la formation des plis et du remplissage du bourgeon : dans les deux cas, la partie abaxiale des nervures grandit plus que la partie adaxiale. Dans la direction transverse aux nervures, cette surcroissance est à l'origine du pli. Dans la direction tangente, la surcroissance courbe la nervure.

Cette surcroissance est à l'origine de contraintes dans la feuille. Quand les deux feuilles sont l'une en face de l'autre, les deux forces opposées se compensent. Quand l'une des deux feuilles est retirée, la feuille restante se courbe sous l'effet des contraintes résiduelles accumulées. Dans un second temps, la nervure croît et se courbe librement car elle n'est plus contrainte par la feuille opposée. Il est clair que **le contact stabilise le repliement du bord des feuilles sur une ligne au milieu du bourgeon**. Sans la feuille opposée, la feuille restante se courbe. De telles régulations par contact ont été observées chez toutes les espèces étudiées (Bram, J. 2005), (Coutand, C. et Moulià, B. 2000).

La perfection avec laquelle les nervures épousent leur environnement extérieur, que ce soit l'enveloppe du bourgeon ou les antiplis du tissu environnant, est étonnante (illustration 16). Sans régulation par contact sur le dos des nervures, comment expliquer à la fois la densité du remplissage du bourgeon et son aspect aléatoire (illustration 18) ?



Illustration 18 :
Détail de pli de
sycomore.

Les nervures s'imbriquent parfaitement dans les antiplis derrière elles. Il n'y a pas de coordination à distance entre les antiplis et les nervures. Le contact coordonne leur croissance.



Illustration 19: Cas du hêtre : tout le bord semble être limité, pas seulement le bout des nervures.

a. Bourgeon fermé. b. On enlève l'enveloppe. Limitation tangente. c. Le bourgeon est extrêmement plein. Limitation réciproque des éléments du bourgeon.

Nos deux remarques précédentes mettent en valeur le rôle des nervures. Mais le contact semble agir sur tout le bord de la feuille (illustration 7). Comment en effet expliquer les plis asymétriques du hêtre, ou la forme des lobes de figuier, si le contact n'a lieu que sur les nervures (illustration 19 et Annexe 9) ? **La limitation par contact a probablement lieu sur tout le bord de la feuille.**

Comment cette régulation globale a-t-elle lieu ? Les contraintes résiduelles observées prouvent que les feuilles se régulent mutuellement après qu'il y a eu contact mécanique et non avant. **Il ne s'agit donc pas d'une régulation par communication chimique mais une régulation par contact mécanique.**

Partie II Développement. Chapitre 2 Pourquoi les bourgeons sont-ils pleins ?

La régulation la plus simple à imaginer est purement passive. L'enveloppe exerce une pression sur les nervures. La pression interne de ces nervures est trop forte, ce qui les empêche de se gonfler par turgescence. De même, la feuille opposée exerce une pression sur la feuille restante, ce qui l'empêche de grandir. Les contraintes résiduelles observées et le caractère global de la régulation feraient pencher en faveur de cette hypothèse. La lignification, les fibres de cellulose et l'orientation des filaments d'actine, qui permettent de dissiper les contraintes résiduelles, fixeraient l'histoire de ces contraintes dans la forme de la feuille (Hamant, O. 2008).

Si l'hypothèse de régulation passive est possible, la régulation par contact peut aussi provoquer l'expression ou la répression de certains gènes (Bram, J. 2005). Les nervures des feuilles d'*Arabidopsis* sont parsemées de canaux mécanosensibles (illustration 20) (Peyronnet, R. 2008), ce qui est probablement aussi le cas chez l'érable. Ces canaux pourraient être une étape de cette régulation. Le bord des feuilles kirigami est souvent une suite de petits méristèmes marginaux (illustration 21). Ce qui signifie que la feuille est encore au stade où les cellules se divisent. Le contact empêche peut-être la division de ces cellules marginales. Cependant les gènes de contact connus ont un effet global sur la plante et non local sur chaque unité. Il s'agirait d'un nouveau type de mécanisme local mais qui agirait sur chaque unité indépendamment.

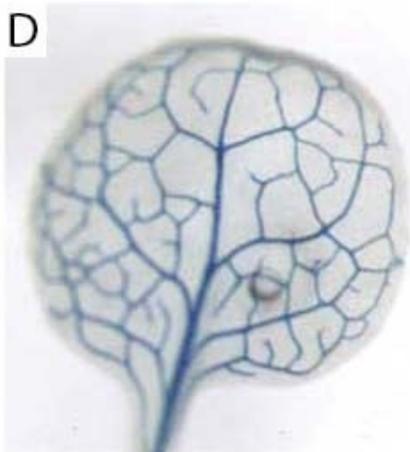


Illustration 20 : Les canaux MSL 10 mécanosenseurs sont exprimés dans les nervures d'*Arabidopsis*. Crédit Thèse de Remi Peyronnet.

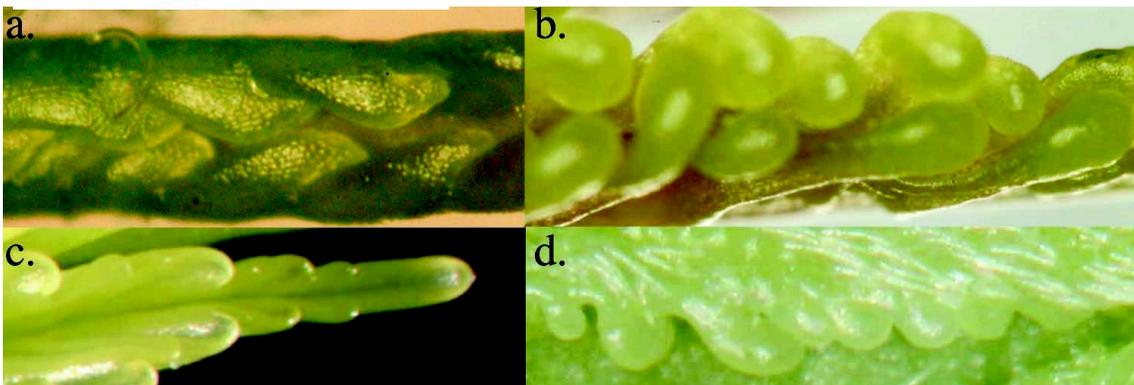


Illustration 21 : Le bord des feuilles kirigami est souvent méristématique. a. Liquidambare. b. Ricin c. Sycomore. d. Mûrier

II.1.6. Conclusion

Résumons la manière dont les feuilles grandissent dans le bourgeon. D'après le chapitre 1 de cette partie, les feuilles sont un ensemble de petites unités répétées formées d'un pli et d'un lobe. Nos expériences montrent que, sans contraintes extérieures, chacune de ces petites unités grandit en se courbant vers l'intérieur. Cependant, dans le bourgeon, ces unités ne grandissent pas librement.

Partie II Développement. Chapitre 2 Pourquoi les bourgeons sont-ils pleins ?

Elles reposent sur des unités de croissance de la feuille symétrique. La force due à chaque lobe est compensée par la force due au lobe opposé. Les lobes ne se courbent donc pas et grandissent sur un plan. Nous avons réussi à montrer que l'environnement joue un rôle sur le repliement de la feuille.

Par contre, nous n'avons pas réussi à déployer ces feuilles enroulées pour montrer que leur forme est altérée. Nous n'avons pas réussi à faire la part entre les symétries du tissu dues à la croissance autour des nervures et les symétries dues à la limitation par l'environnement. Il est probable au demeurant que les feuilles courbées ne respectent plus les ratios du kirigami.

Conclusion

« Il y a un grand avantage à dire la vérité c'est que cela ne nécessite pas une bonne mémoire. »
Mark Twain

Conclusion

Les feuilles pliées sont restées depuis cent cinquante ans des anecdotes botaniques. Le seul domaine de la science à les avoir considérées est la classification. L'étude du développement des feuilles s'est quant à elle restreinte à des feuilles non pliées comme celles d' *A. Thaliana* ou de la tomate. Cette thèse permet d'avoir la première vision d'ensemble à la fois sur leur développement et sur l'impact des plis pour la forme des feuilles. Reprenons les différentes étapes de la formation de ces feuilles.

1. Développement : Répétition, autorégulation et régulation par l'environnement

Le primordia apparaît sur le méristème. Le tissu se différencie. Les nervures apparaissent là où l'auxine circule. Les plis apparaissent avec les nervures.

De manière plus précise, deux mécanismes sont mis en jeu. La nervure, en se différenciant, replie le limbe autour d'elle car la partie abaxiale grandit plus que la partie adaxiale (illustration 1 a et a') (Partie 2 chapitre 1 paragraphe 2a) . D'autre part, l'apparition de la nervure augmente la croissance du lobe autour d'elle (illustration 1 b et b') (Partie 2 chapitre 1 paragraphe 2b). Le limbe émane symétriquement de ses flancs. Chaque pli qui détermine un lobe correspond à la lignée cellulaire de la nervure.

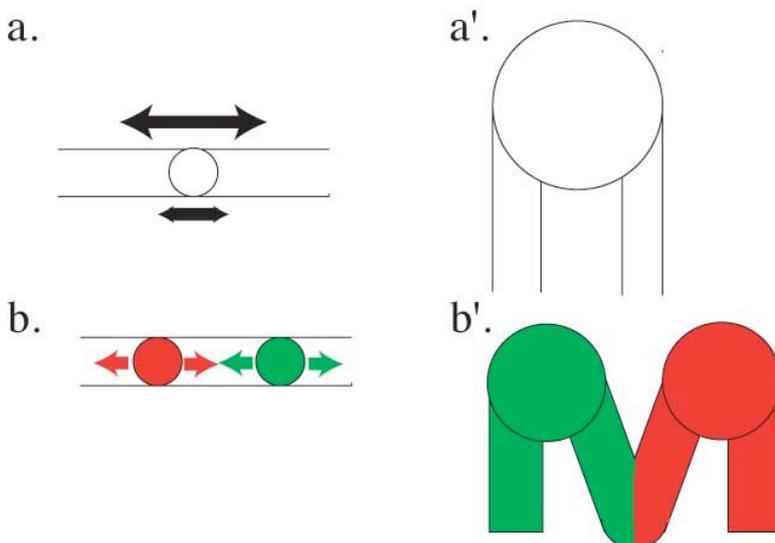


Illustration 1 : Les deux effets du développement de la nervure sur le tissu. a. La partie abaxiale de la nervure grandit plus que la partie adaxiale. a'. Cela provoque le pli. b. La présence d'une nervure provoque le développement symétrique du tissu autour d'elle. b'. Les cellules de chaque pli sont de la même lignée que celle de la nervure centrale.

Conclusion

Les plis sont déterminés en partie par la surcroissance abaxiale des nervures. Cette surcroissance a lieu aussi dans le sens de la longueur des nervures qui ont tendance à se courber en grandissant si elle ne sont pas contraintes par les éléments du bourgeon. Deux feuilles d'érable face à face grandissent avec leur bord sur un plan (illustration 2 a et a') car les contraintes exercées par les nervures des feuilles opposées se compensent. Si on retire une des deux feuilles, les conditions aux limites sont modifiées et les forces doivent être équilibrées par le tissu. Les lobes de la feuille restante se courbent indépendamment comme ceux d'une crosse de fougère (illustration 2 b, b' et b'') (Partie 2 chapitre 2 paragraphe 2 c). L'environnement extérieur est nécessaire pour que la feuille se développe normalement.

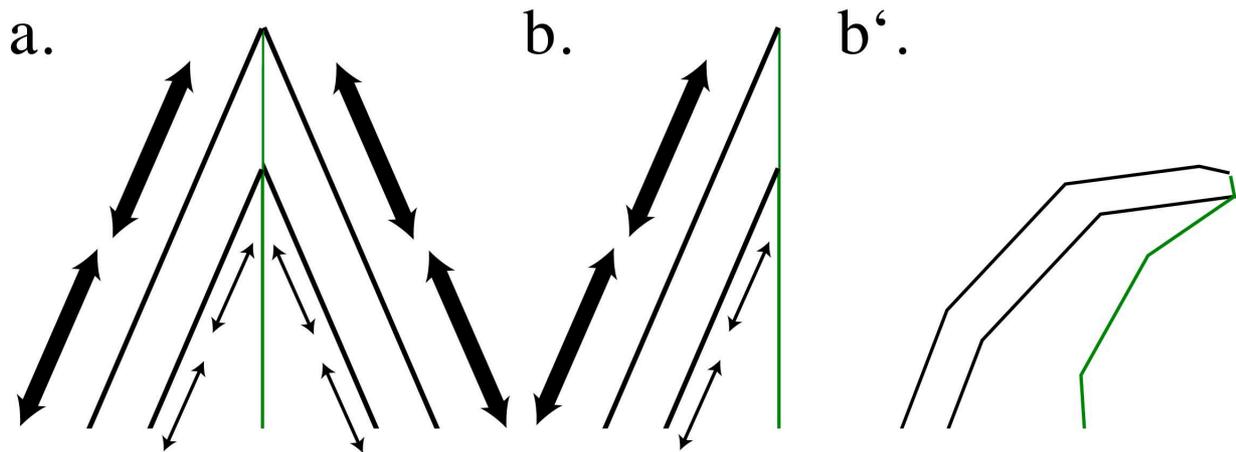


Illustration 2 : Rôle de l'environnement dans le repliement de la feuille. a. Deux nervures opposées grandissent en se contraignant réciproquement. a'. Deux feuilles symétriques. Le bord est sur un plan au milieu du bourgeon. b. La feuille opposée a été enlevée. La partie abaxiale de la nervure grandit plus que la partie adaxiale. b'. La nervure se courbe. b''. La feuille en face a été enlevée. Toutes les nervures se sont courbées indépendamment comme des cresses de fougères.

Nos observations suggèrent un parallèle entre la croissance des feuilles pliées et celles des arbres. Les branches se comportent souvent comme des arbres qui poussent sur des arbres (illustration 3 a). On parle alors de réitération. L'arbre peut acquérir une forme s'il est isolé. Cette forme est

Conclusion

gouvernée par la dominance apicale. Si l'arbre grandit entouré d'autres arbres, il ne croît pas librement. Sa cime va remplir l'espace disponible. Les cimes des arbres vont se limiter réciproquement les unes des autres. Chez certaines espèces, le phénomène est particulièrement spectaculaire. On parle de timidité des cimes (illustration 3a').

Les lobes des feuilles se comportent eux aussi du point de vue génétique comme des répétitions successives du primordia sur le primordia initial (illustration 3b). Notre travail montre que leur croissance est limitée et régulée entre autre par l'environnement du bourgeon (illustration 3b'). Pour les feuilles comme pour les arbres, la croissance a lieu en deux étapes : répétition et limitation par l'environnement.

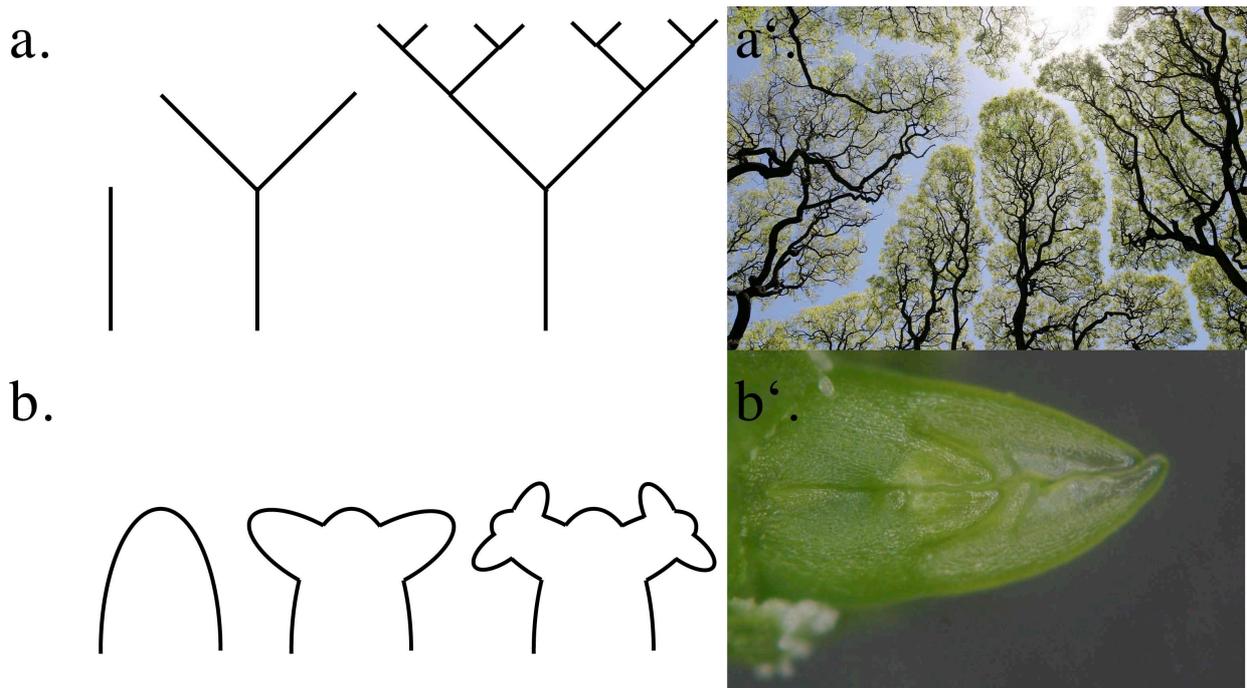


Illustration 3 : Réitérations et limitation par l'environnement. a. Croissance réitérative des arbres. a'. Limitation réciproque des cimes par timidité. (source wikipedia) b. Croissance réitérative des lobes d'une feuille. b'. Limitation par la feuille en face.

2. Géométrie des feuilles, plis et remplissage du bourgeon

D'après le paragraphe précédent, deux phénomènes interviennent dans la régulation du remplissage du bourgeon. D'une part, les lobes grandissent symétriquement par rapport à leur nervure centrale. D'autre part, l'environnement du bourgeon empêche la nervure de se courber et maintient le bord de la feuille sur un plan. Ces deux contraintes géométriques en partie redondantes impliquent la forme déployée des feuilles. A chaque pli va correspondre un lobe, et à chaque antipli un creux du bord de la feuille. Nous avons appelé ces feuilles « kirigami » (Partie I chapitre 1 paragraphe 4). Nous avons montré que ces propriétés de symétrie sont conservées par les feuilles une fois déployées (Partie I chapitre 1 paragraphe 6) et que les feuilles « kirigami » obéissent à de nombreuses lois géométriques (Partie I chapitre 2).

Ce lien, entre d'une part le remplissage du bourgeon et le repliement de la feuille et d'autre part la forme de la feuille, est très fort. Il est vrai pour des bourgeons de géométries très diverses. Le bord des feuilles ne repose pas toujours sur un plan comme dans le cas de l'érable. Les lobes de figuier par exemple sont limités dans leur croissance par deux surfaces différentes : le début du lobe

Conclusion

est limité par la nervure du lobe latéral tandis que la fin du lobe est limitée par un autre élément du bourgeon (Partie I Chapitre 3 paragraphe 3). C'est la raison pour laquelle le lobe de figuier s'élargit à son bout.

La règle de remplissage engendre des exceptions au sein des feuilles. La plupart d'entre elles pliées ou non, ont des lobes dont l'axe de symétrie est une nervure (cas du *Phillo dendron bipenifolium* Partie I Chapitre 1 illustration 18). Pour des plis tangents à la surface limitante, la règle de remplissage donne des feuilles différentes dont les nervures ne sont plus axes de symétrie du contour. La feuille de hêtre correspond à ce dernier cas (Partie 1 chapitre 3 paragraphe 2). La règle de remplissage peut donc engendrer aussi bien la symétrie, comme pour la feuille d'érable, que l'asymétrie, comme pour la feuille de hêtre.

Toutes ces observations permettent d'affiner la compréhension des mécanismes de développement. Le cas des lobes secondaires de la feuille de *Tetrapanax* est très instructif du point de vue des règles de réitération : la réitération agit sur le pli et non sur la forme du lobe qui est une conséquence indirecte de la formation du pli.

D'un point de vue plus géométrique, ce travail aboutit à un principe unificateur. Les formes des feuilles étaient auparavant des anecdotes déconnectées les unes des autres. Désormais pour les retenir, il faut seulement se rappeler qu'elles sont toutes des solutions d'un même problème : **Remplir le bourgeon tout en étant pliée**. Pour les décrire, deux paramètres métaphoriques suffisent dorénavant : la forme de la surface limitante et la géométrie des plis (illustration 4). Cette « vérité » botanique, bien qu'elle n'ait pas le sens exacte de celle de Mark Twain qui parle de mensonge d'enfant (*c.f* phrase en exergue), a pourtant la même utilité « synthétique » : aider la mémoire humaine.

Forme de la surface limitante

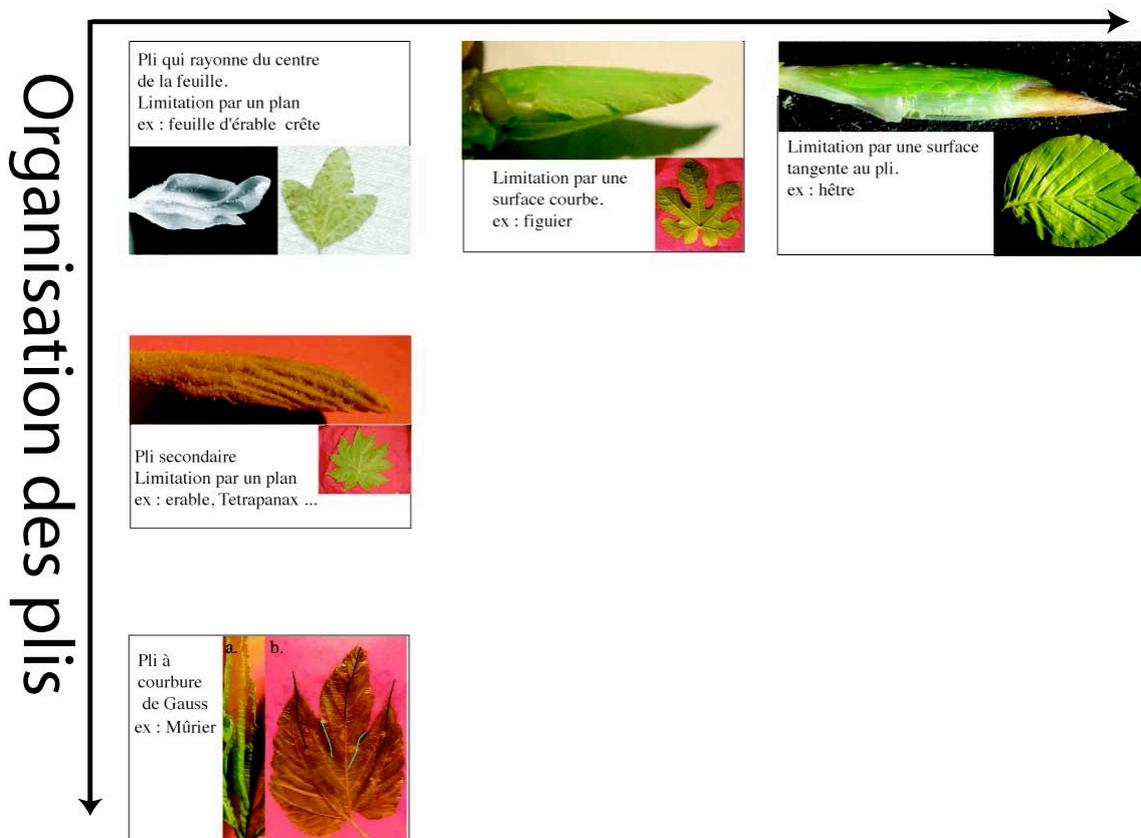


Illustration 4 : L'espace des géométries de feuilles paramétré par la forme des plis et par la géométrie de la limitation.

Conclusion

3. A quelles contraintes évolutives la forme des feuilles répond elle ?

En filigrane, derrière ces observations géométriques, se cache le défi évolutif auquel répond la forme des feuilles. Les feuilles des milieux tempérés sont soumises à deux pressions évolutives contraires qui changent avec les saisons. A la saison humide (printemps et début de l'été), la concurrence fait rage entre les végétaux. Ceux qui grandissent le plus vite ont une grande surface foliaire pour faire de la photosynthèse. Mais si cette grande surface est un atout en saison humide, elle est au contraire un désavantage en saison sèche (l'hiver) (Annexe 11). Les plis et la forme lobée des feuilles sont une réponse de l'Evolution à ces deux exigences contradictoires : maximiser la surface en saison humide et minimiser la surface en saison sèche. Si on replie une forme quelconque, on obtient une surface très anarchique. Au contraire si on replie une feuille lobée qui respecte les rapports kirigami, elle adopte un volume simple et compact. Elle peut ainsi être rangée efficacement dans le bourgeon sans perte d'espace. La surface extérieure est faible et limite la dissipation de chaleur et la dessiccation.

Différentes observations indépendantes montrent que l'organisation des feuilles pliées tend à limiter la déperdition :

- La surface extérieure du volume de celles-ci est toujours occupée par des nervures et des poils. La feuille présente ainsi sa face la plus résistante vers l'extérieur (illustration 5a).
- Chez le *Begonia*, la longueur des lobes est corrélée à la quantité de trichomes (poil) sur la feuille. Les lobes et les poils des feuilles seraient donc une conséquence évolutive d'une même cause. Les trichomes servent à ne pas se dessécher et par conséquent les lobes aussi (Mc Lellan. T. 2005).
- Les nervures de la feuille de charme sont disposées de manière à minimiser le volume replié et donc la déperdition. (Kobayashi, H. 1998)

Incidemment cette théorie donne une explication à une vieille observation : en 1916, Bayley et Sinott ont répertorié les formes des feuilles à différents endroits du globe et ils ont remarqué que les feuilles lobées sont très nombreuses dans les zones tempérées et beaucoup plus rares en région tropicale. Les paléontologues utilisent d'ailleurs ce critère pour deviner un climat à partir de sédiments en comptant la proportion de feuilles lobées dans les fossiles (illustration 5 b).

Nous nous étions demandé en introduction pourquoi les fleurs sont identiques tandis que les feuilles peuvent varier beaucoup, même au sein d'une seule branche d'un même arbre ; voici une réponse possible. La plante investit dans la régulation des choses cruciales pour sa survie. La forme des fleurs est primordiale pour la reproduction. Elle est donc contrôlée par de nombreux mécanismes de développement. La forme des feuilles serait quant à elle une conséquence indirecte d'un principe plus important (on trouve toutefois une exception avec la passiflore : voir Annexe 10), les mécanismes de contrôle ne stabilisant pas la forme mais le remplissage du bourgeon au stade plié. Ce qui expliquerait la variété des formes des feuilles.

Une fois compris les enjeux évolutifs, on comprend mieux les différences dans le développement : si la croissance de ces fleurs est régulée de manière purement autonome pour ne pas être perturbée, la croissance des feuilles est en partie régulée par son environnement extérieur pour mieux remplir le bourgeon.

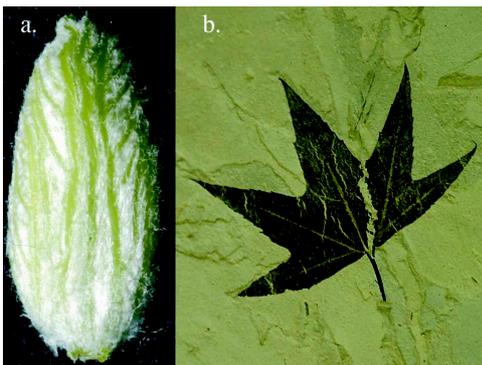


Illustration 5: a. Feuille de sycomore pliée. La surface extérieure de la feuille est occupée par des nervures et des trichomes (poils). b. Feuille d'érable fossile dans de la diatomite. *Crédit North Coast Fossil Club.*

Conclusion

Il reste cependant une question ouverte : pourquoi trouve-t-on tout de même quelques espèces à développement plié en milieu tropical alors qu'il n'y a pas d'alternance des saisons ? *Gunera manicata* et *Tetrapanax papyrifer*, bien qu' éloignés dans l'arbre phylogénétique, montrent le même type de repliement. La première plante est une *Gunerales* et provient des forêts du Brésil. La seconde, une *Apiales* comme le lierre et la carotte, provient des forêts de Taiwan. Les deux feuilles sont repliées sur elles-mêmes (voire Partie 1 chapitre 1 paragraphe 3) . Elles ne laissent nulle part leurs limbes à l'air libre. Les deux feuilles n'exposent que leurs nervures (illustration 6 a, a', b et b'). Ces plantes ne subissent pas de sécheresse. Par contre, elles subissent l'assaut des insectes. Grandir plié permet de préserver le limbe encore jeune de leurs assauts tout en exposant les nervures qui sont plus dures. La feuille mûre développe des tanins ou d'autres substances toxiques qui les rendent indigestes pour les insectes, elle peut donc se déployer sans danger.

Les seules feuilles qui replient le limbe vers l'extérieur sont celles de la rhubarbe (illustration 6 c) et du platane (Annexe 12). Si la tige de rhubarbe est comestible cuite, sa feuille est riche en acide oxalique qui est toxique pour les insectes. La feuille de platane quant à elle est une des seules feuilles que les jardiniers n'utilisent pas pour le compost. Elle contient tellement de tanins que même les bactéries ne parviennent pas à la décomposer. Les deux limbes ont donc pour point commun d'être toxiques. Ils n'ont pas besoin d'être protégés comme pour les feuilles précédentes. C'est pourquoi les feuilles sont repliées différemment.

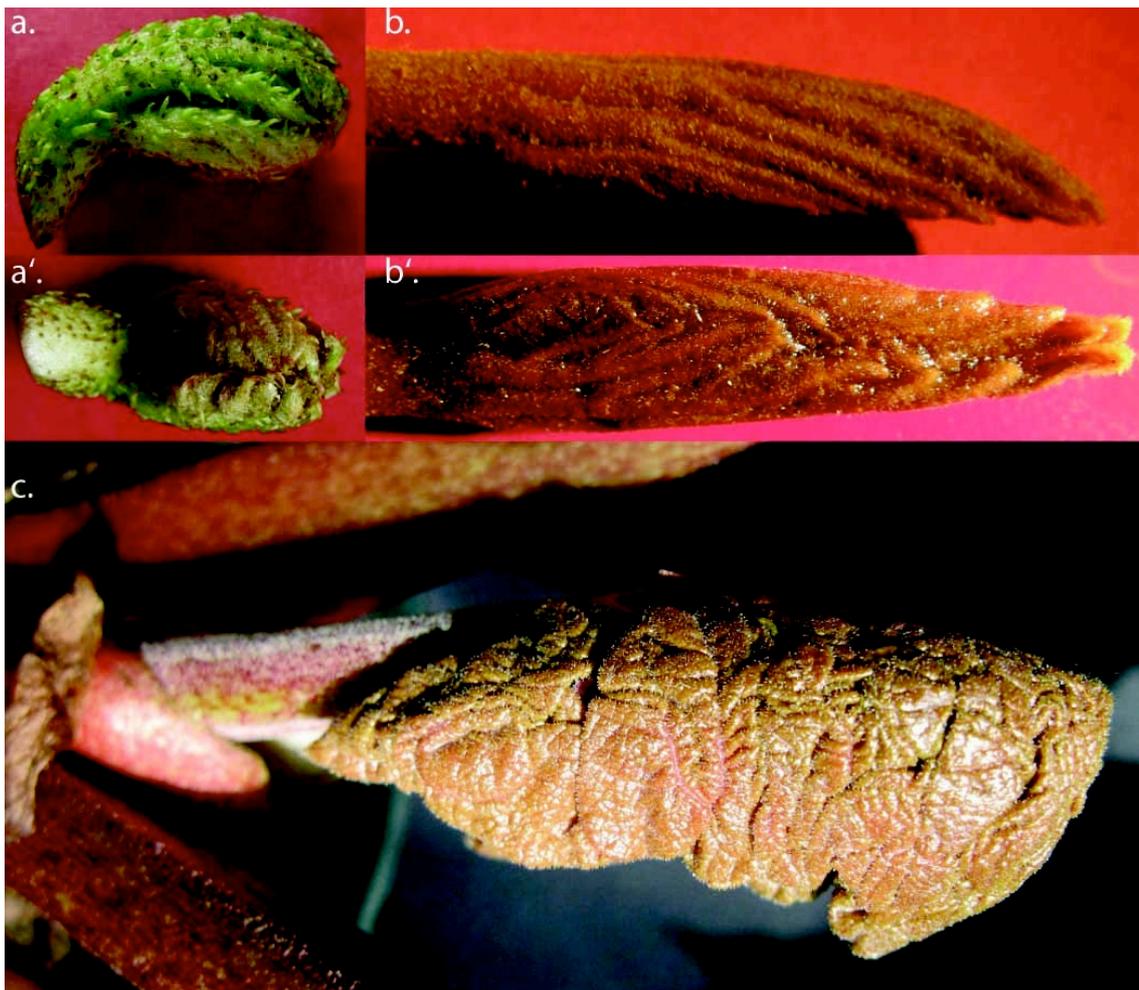


Illustration 6 : a. Feuille de *Gunera manicata* pliée vue de côté. a'. Même feuille de face. b. Feuille de *Tetrapanax papyriferum* pliée vue de côté. b'. Même feuille de face. c. La feuille de rhubarbe expose son limbe quand elle est pliée (*Rhea palmatum*).

Conclusion

Une autre grande question demeure. A quelles pressions évolutives répondent ces différents types de repliement ? Ceux des feuilles de figuier et de hêtre sont les plus compliqués. Ces mêmes bourgeons sont spécialement pointus et acérés, ils piquent comme des épines quand on les cueille. Leur forme pourrait être une défense contre les herbivores. Le repliement et donc la forme de ces feuilles seraient alors une conséquence indirecte de cette pression évolutive.



Illustration 7 : La forme pointue de certains bourgeons pourraient dissuader les herbivore.

a. Un bourgeon, d'érable. *Acer pseudoplatanus*.

b. Un bourgeon de figuier. *Ficus Carriaca*

c. Un bourgeon de hêtre. *Fagus Sylvania*

4. De l'utilité de la pensée floue

Après s'être intéressé à l'intérêt évolutif de la forme des feuilles, voici un propos plus général pour conclure. Partis de simples observations, nous avons mis en évidence des principes sous-jacents à la forme des feuilles. Cette démarche simple rappelle un peu celle de Goethe et de la Naturphilosophie allemande, qui observait et comparait les morphologies des plantes pour en tirer l'essence de la plante qu'il nommait « Urpflanze ». Ce type de travail ne correspond plus aux mentalités d'aujourd'hui. Les romantiques aimaient se laisser guider par des idées séduisantes même si elles ne correspondaient pas à la réalité. De nos jours, l'heure n'est plus aux envolées lyriques. Les théories scientifiques doivent prouver leur pertinence beaucoup plus rapidement qu'auparavant. L'avantage est que moins de chercheurs ne se perdent dans des impasses, le désavantage est qu'ils sont plus inhibés car ils ne s'autorisent plus à travailler dans le flou. Cette phase transitoire de la science est pourtant nécessaire : pour s'intéresser à un sujet nouveau, il faut tirer de quelques observations une histoire suffisamment merveilleuse pour vouloir y consacrer son temps, ce qui requière beaucoup d'optimisme et de capacité à se mentir à soi-même pour imaginer que les faits qui ne collent pas s'expliqueront plus tard. C'est la chose la plus importante que j'ai apprise durant ma thèse.

Plus que des mesures et des expériences, notre plus grande fierté est d'avoir su raconter une histoire cohérente à partir de toutes ces promenades et ces rêveries. Même si certaines de nos assertions seront peut-être transitoires, nous espérons au moins avoir réussi à intéresser des gens au beau domaine presque vierge des feuilles pliées.

Annexes

ANNEXE 0

Le bourgeon

Lorsqu'un arbre se meurt, le nombre de ses feuilles diminuent progressivement. La lumière parvient ainsi jusqu'au sol. Ses racines pompent de moins en moins d'eau. Profitant de ces nouvelles ressources, de nombreuses graines germent d'un seul coup. De toutes ces plantes qui sortent de terre, une seule survivra et donnera un nouvel arbre. Il est crucial d'être celle qui grandira le plus vite et prendra la place au soleil (illustration 1).

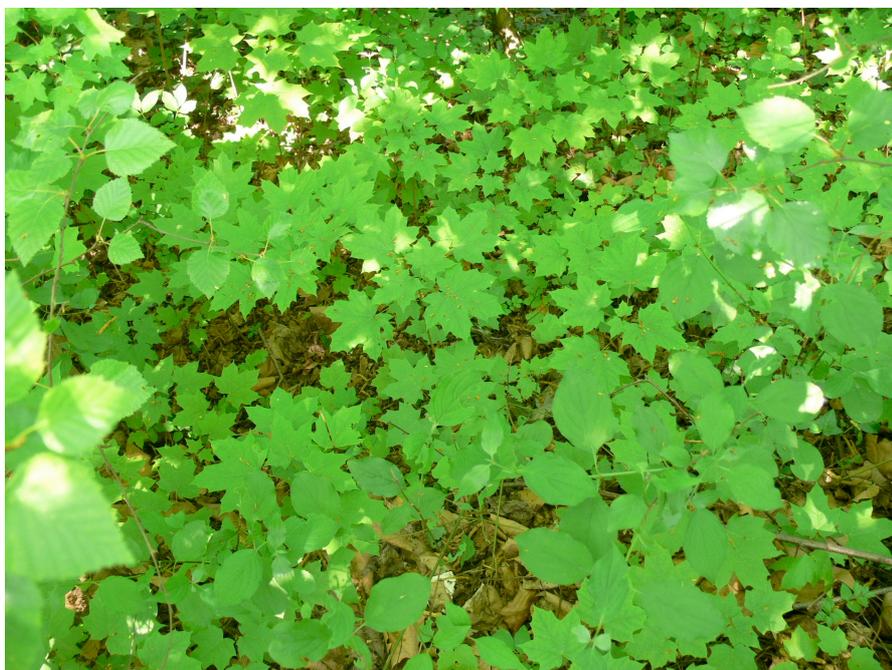


Illustration 1 : Des nombreux arbres qui ont germé un seul survivra. (Crédit wikipedia)

Le passage de l'hiver au printemps est un moment opportun pour faire de l'ombre aux autres qui n'ont pas encore de feuille. La plante qui développera une grande surface foliaire le plus rapidement, fera le plus de photosynthèse. Elle sera à la fois celle qui grandira le plus vite et celle dont le feuillage empêchera aux autres de se développer. La plante prépare donc des feuilles pour

Annexe 0 Le bourgeon.

cet événement dès l'été précédent.

Plus les plantes sont hautes, plus elles subissent les assauts des éléments durant l'hiver. et plus elles protégeront leur feuilles durant cette période. Les grands arbres ont des bourgeons protégés par de nombreuses écailles tandis que ceux des arbres plus petites n'en ont qu'une. Les plantes basses n'en ont même pas du tout. Leurs feuilles âgées protègent les jeunes. (Nitta 1998)



Illustration 2 : Le port d'une plante détermine la manière dont elle protège les feuilles plus jeunes durant l'hiver.

a. La mauve, plante herbacée, protège ses jeunes feuilles grâce à ses feuilles plus âgées.

b. Le figuier arbre méditerranéen et peu élevé protège ses jeunes feuilles par une seule enveloppe.

c. Le bourgeon du hêtre, qui est un grand arbre, est protégé par de nombreuses écailles.

Les bourgeons sont dotés de système très sophistiqués pour ne pas débourrer au moindre redoux et éviter que les feuilles ou les fleurs ne gèlent: On dit que ces bourgeons sont dormants. Le nombre de jour de froid doit être suffisant, les jours suffisamment longs et la température suffisamment élevée. (Champagnat 1954b) (Thèse Nicole Brunel pour une bibliographie abondante). Pour tester la dormance, on plante le bourgeon dans un milieu de culture et on regarde au bout de combien de jours le bourgeon débourre. On remarque que les écailles joue un rôle d'inhibiteur de croissance des jeunes feuilles dans la dormance (Swratz et al. 1984).

D'autres feuilles se développent après le débourrement durant tout le printemps. Ces feuilles grandissent dans un lieu protégé à la base de feuilles plus âgées. (Illustration 3)

Annexe 0 Le bourgeon.

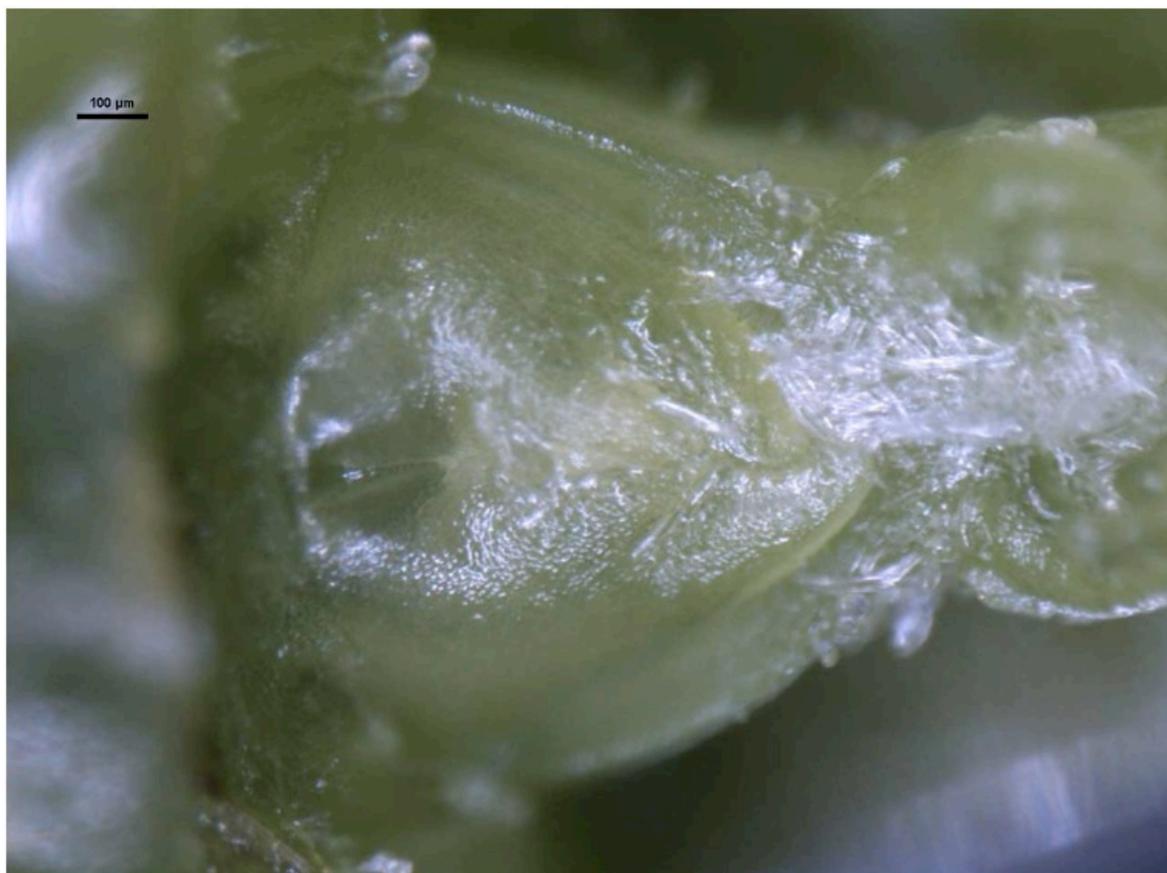


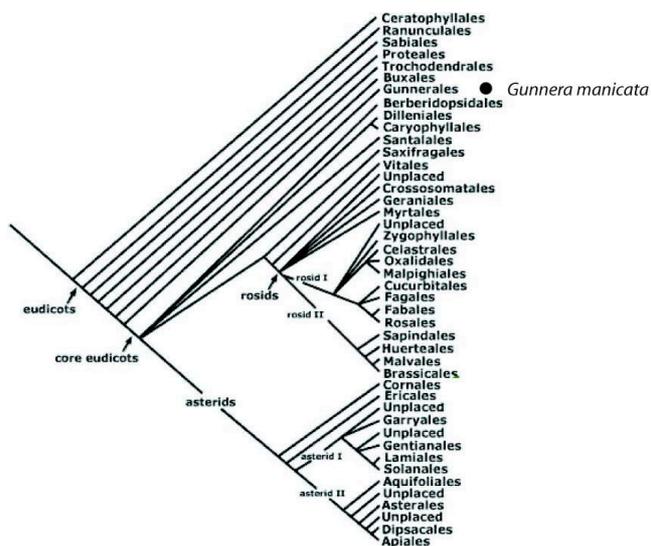
Illustration 3 : Deux feuilles d'*Acer pseudoplatanus* protégées par la base d'une feuille plus âgée.

ANNEXE 1

Quelques exemples représentatifs de feuilles pliées

Le fait de grandir plié apparaît plusieurs fois dans l'arbre phylogénétique des eudicotylédones à partir de l'embranchement du *Gunnera* dans des familles très éloignées. S'agit il de convergence évolutive ou d'ancêtre commun ? Nous ne le savons pas. Dans les lignes suivantes nous présentons quelques espèces pliées représentatives de toutes les autres.

Gunera manicata

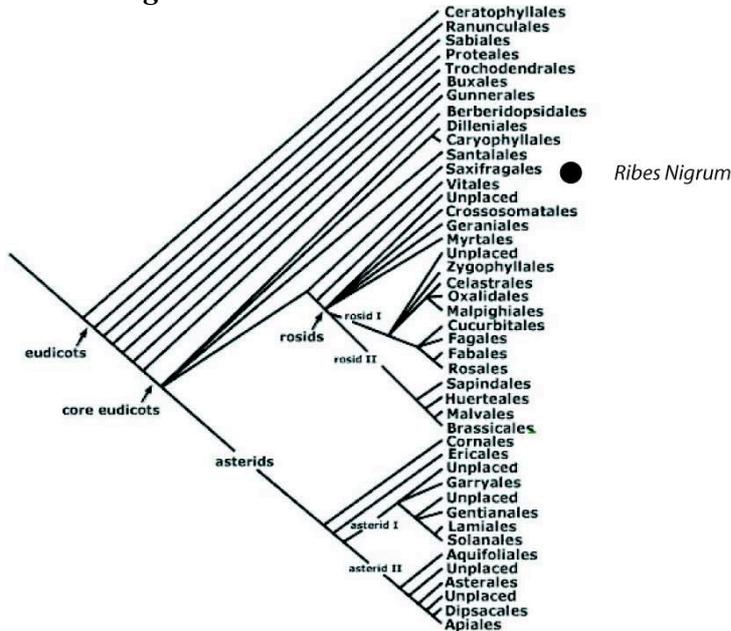


Gunera manicata est une plante tropicale du Brésil. Ses feuilles peuvent être très grandes et sont pliées quand elles se développent dans le bourgeon. Plus tard les feuilles ne se déplient jamais

Annexe 1 Quelques exemples représentatifs de feuilles pliées.

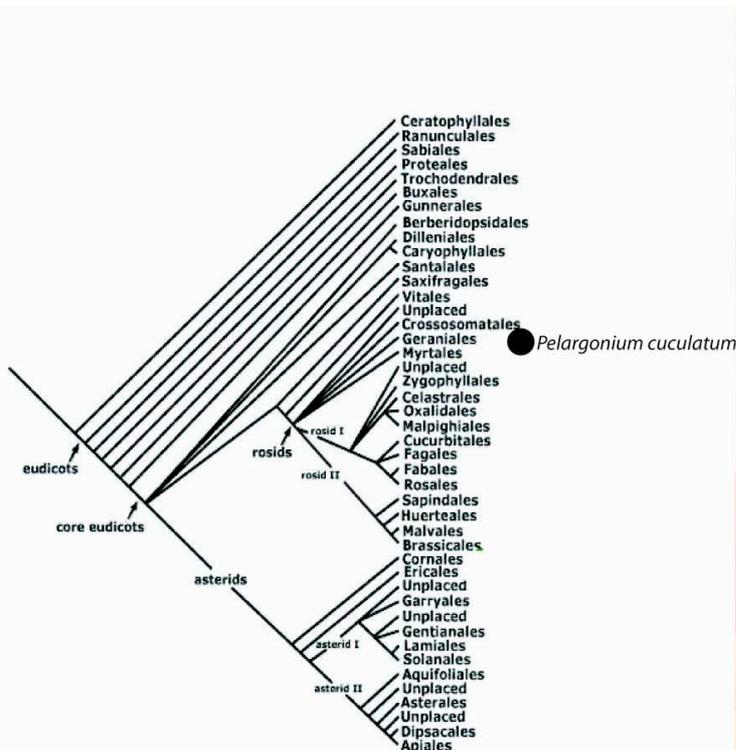
totalment ce qui permet de canaliser l'eau sur la partie centrale de la plante où se développe les feuilles suivantes. C'est le premier eudicotylédone de l'arbre phylogénétique qui manifeste le caractère plié.

Ribes nigrum



C'est le cassis. De nombreux autres *Saxifragales* (ce qui veut dire casseur de rocher en grec) comme le groseiller ou le peltophylle grandissent pliés dans le bourgeon.

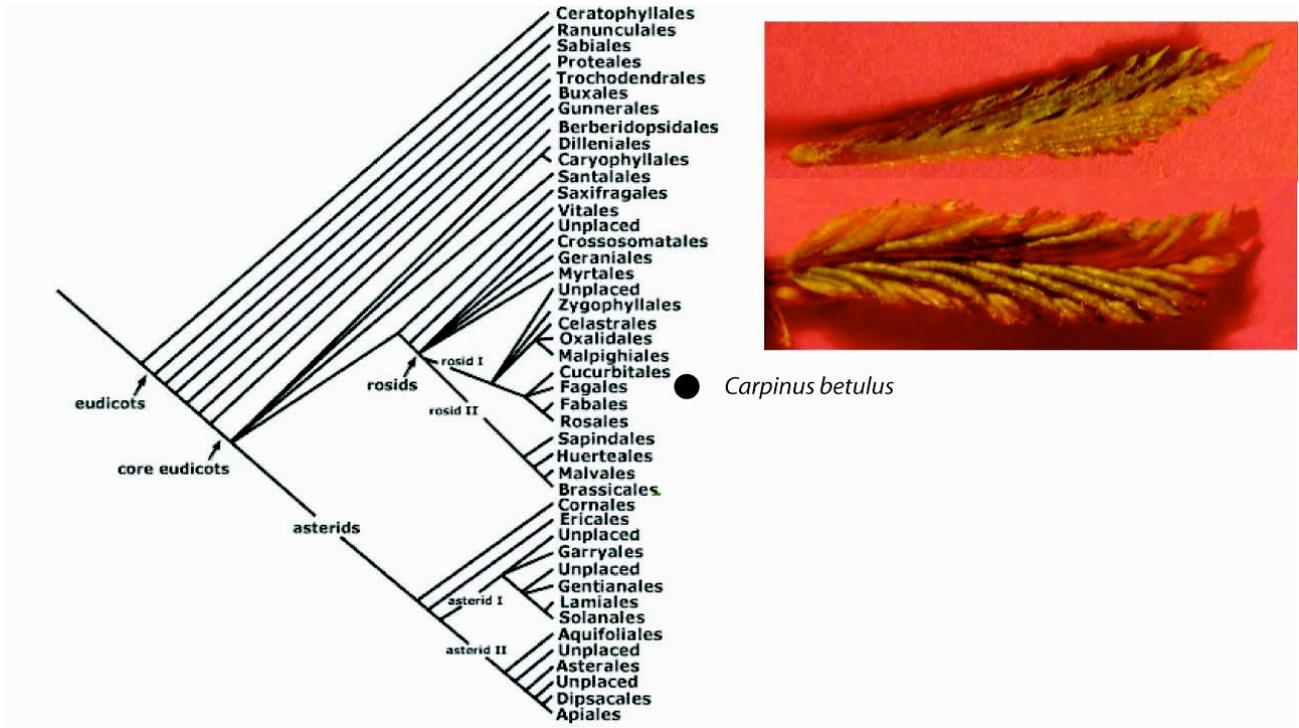
Pelargonium cuculatum



C'est une plante médicinale originaire d'Afrique du sud. Elle est pliée comme de nombreux autres *Pelargonium*.

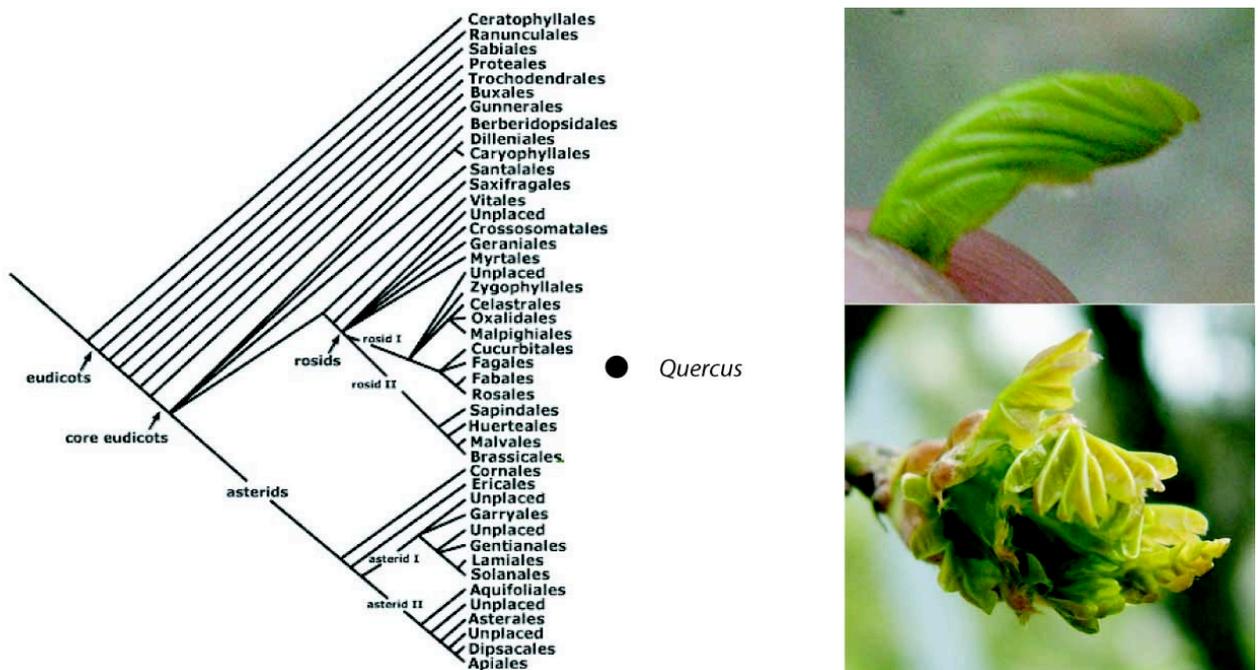
Annexe 1 Quelques exemples représentatifs de feuilles pliées.

Carpinus betulus



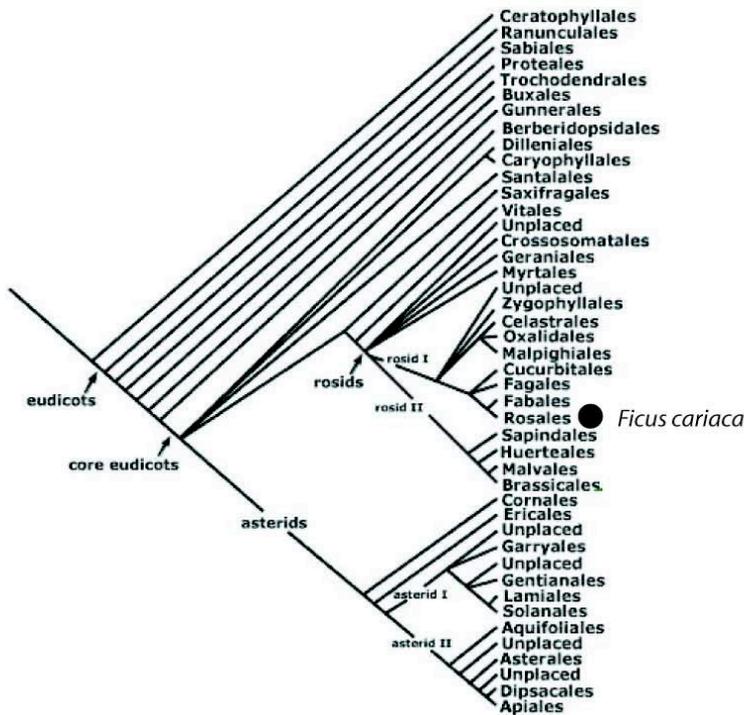
Il s'agit du charme. La feuille grandit pliée comme celle d'autre *Fagales* comme l'orme.

***Quercus Lepidobalanus* (le chêne)**



Annexe 1 Quelques exemples représentatifs de feuilles pliées.

Ficus cariaca



Il s'agit du figuier. On trouve beaucoup d'autres feuilles pliées chez les *Rosales* comme le mûrier ou le framboisier.

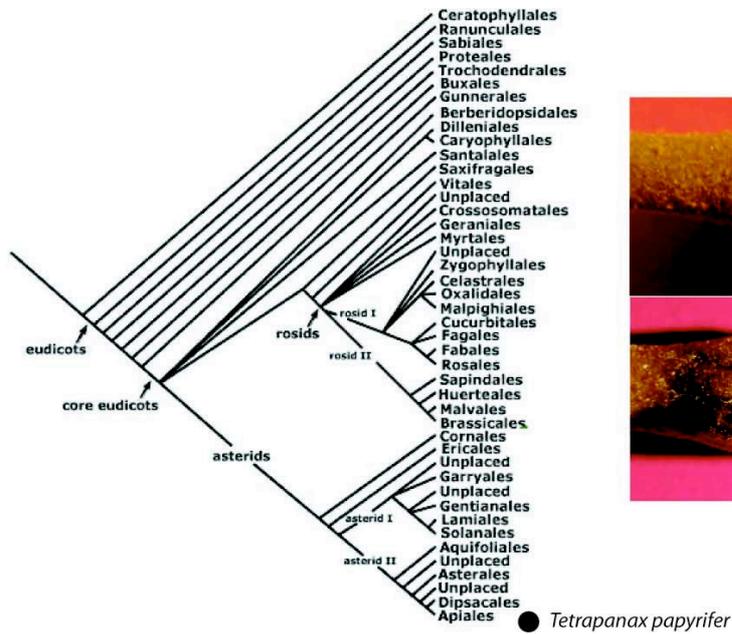
Malva sylvestris



La grande mauve est pliée comme de nombreux autres *Malvales* (alchemille, rose trémière ...).

Annexe 1 Quelques exemples représentatifs de feuilles pliées.

Tetrapanax papyrifer



Tetrapanax papyrifer est un *Apiales* qui poussent dans les forêts tropicales de Taïwan. Il présente d'étonnantes similitudes avec *Gunera manicata* : les feuilles ne se déplient jamais totalement ce qui permet à l'eau de s'écouler sur le bourgeon centrale où grandissent les feuilles plus petites.

ANNEXE 2

Prédire les plis à partir du contour.

Dans cette annexe, nous détaillons comment prédire la position des plis à partir du simple contour de la feuille. Les plis sont des axes de symétrie du contour. Il suffit pour les retrouver de calculer ses axes. Un axe de symétrie est rigoureusement défini uniquement dans le cas de polygones. Dans le cas du contour des feuilles, nous avons donc utilisé une généralisation : les diagrammes de Voronoï. Les plis des feuilles sont hiérarchiques. Notre programme permet d'ordonner les axes de symétries obtenus. Nous détaillons la procédure dans les lignes ci-dessous.

1 Le squelette de Voronoï

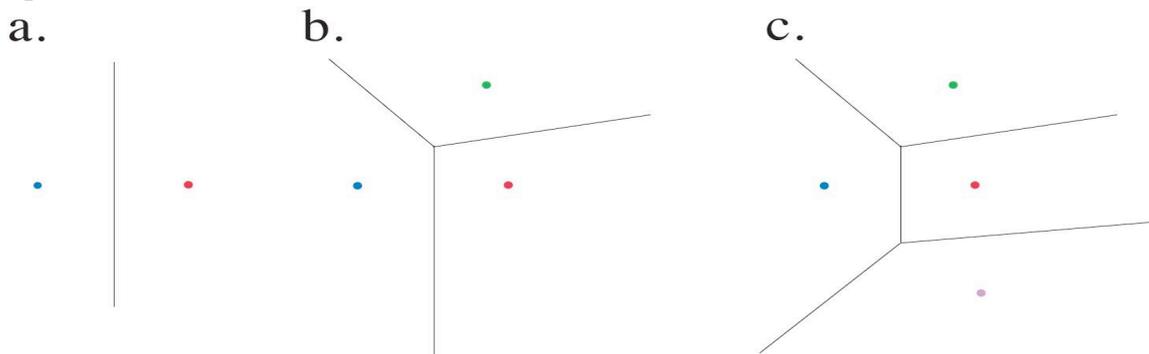


Illustration 1: a. Le squelette de Voronoï de deux points correspond à la médiatrice. b. Le squelette de Voronoï de trois points correspond à des parties des trois médiatrices qui sont toujours concourantes. c. Le squelette de quatre points correspond à deux sommets et quatre morceaux de médiatrice.

Le squelette de Voronoï d'un ensemble de points est par définition un ensemble d'arêtes qui sépare le plan en partie qui sont plus proche d'un point que de tous les autres.

Annexe 2 Prédire les plis à partir du contour.

Si on prend deux points quelconques A et B. On peut diviser le plan en deux demi-plans. La partie la plus proche de A qui est d'un côté de la médiatrice et celle plus proche de B de l'autre. (illustration 1a)

Pour trois points A, B et C, le plan est divisé en trois parties. Si un point est équidistant de A et de B, et de B et de C. Il est aussi équidistant de A et de C. Le point d'intersection de la médiatrice de A et de B et de la médiatrice de B et de C est donc aussi le point d'intersection de la médiatrice de A et de C. Les médiatrices de 3 points sont donc concourantes. Elles définissent trois zones qui correspondent aux trois points. (illustration 1b)

Pour quatre points l'argument précédent n'est plus vrai. A part dans le cas d'un carré les quatre médiatrices ne sont pas concourantes. Le nombre de médiatrice est égale à 6. Le réseau des frontières est constitué de morceaux de ces médiatrices qui se connectent toujours par groupe de 3. (illustration 1c)

Pour N points génériques, le diagramme de Voronoï est un ensemble de morceaux de médiatrices qui se connectent 3 par 3. (illustration 2)

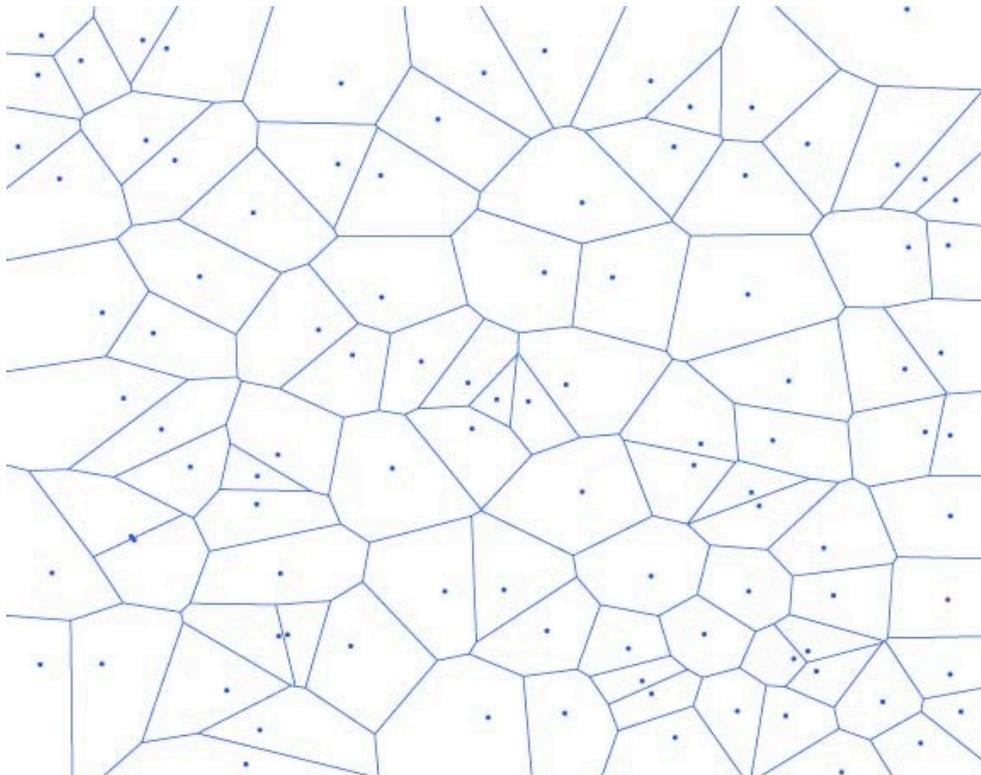


Illustration 2 : Diagramme de Voronoï d'une centaine de points.

2. Comment adapter les diagrammes de Voronoï pour étudier les plis des feuille

Le contour d'une feuille est un contour fermé avec des pointes et des creux (illustration 3). Les sommets de Voronoï des points du contour discrétisés seront à la fois à l'intérieur et à l'extérieur de celui-ci.

On peut classer les sommets de Voronoï en deux ensembles :

- Au milieu d'un lobe (trait vert plein) ou d'un creux, ils dessinent une arête qui correspond à l'axe de symétrie du creux ou du lobe (trait vert en pointillé).
- Il y a une zone au centre de la feuille qui a un aspect plus étrange. Le squelette a une forme

Annexe 2 Prédire les plis à partir du contour.

parabolique. Il s'agit d'un effet de pointe. La parabole (ligne noire en pointillé) délimite la zone de dominance d'un point (ici l'extrémité d'un creux (point noir)) par rapport à un segment (ici le bord du bas de la feuille (ligne noire)). Cette zone du squelette ne correspond pas à un axe de symétrie. Nous ne l'utiliserons pas.

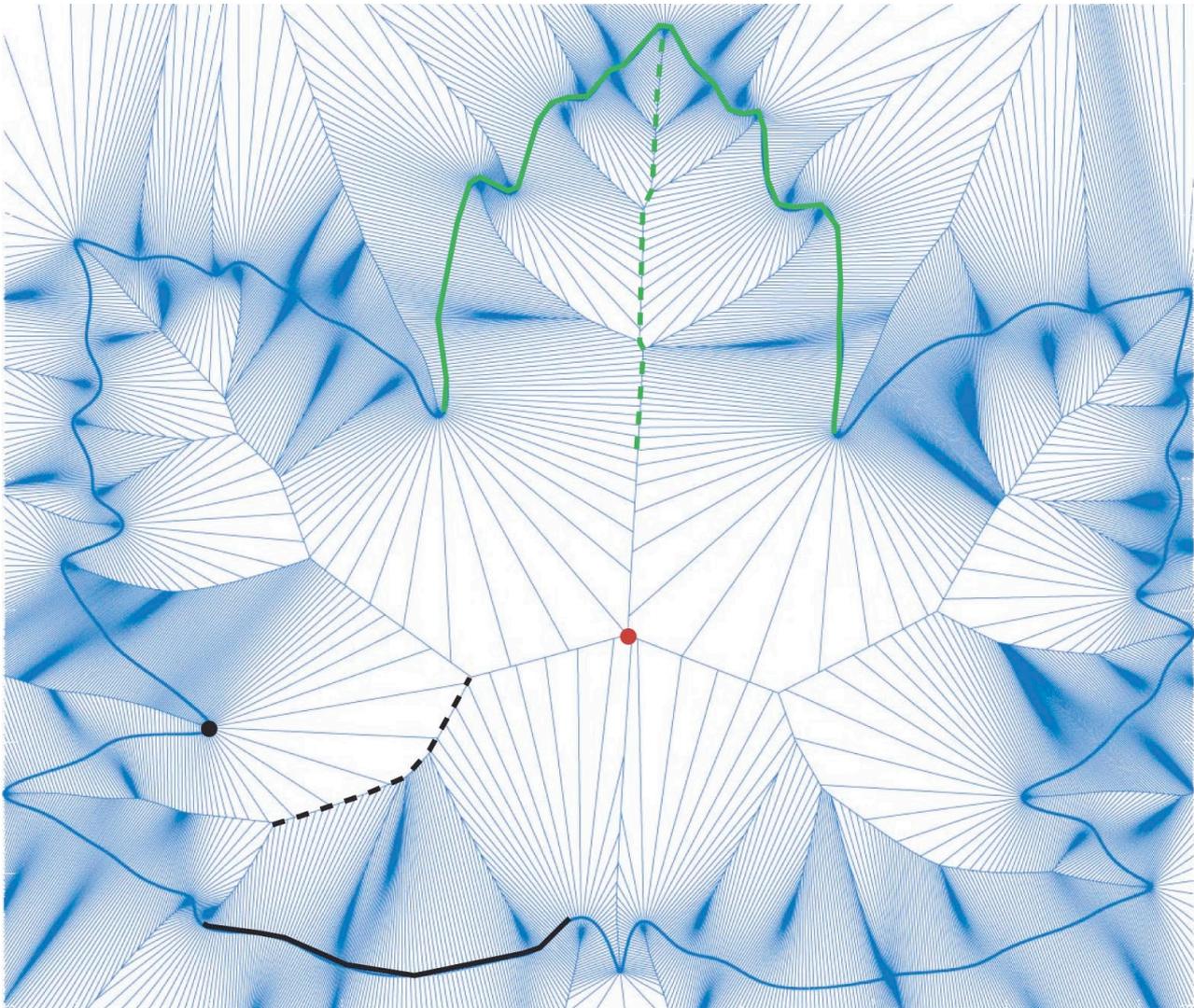


Illustration 3 : Diagramme de Voronoï d'une feuille de sycamore

3. Organisation des plis de la feuille et squelette de Voronoï

Nous détaillons dans ces lignes comment tirer automatiquement des informations du diagramme de Voronoï.

Etape 1 : On surechantillonne le contour et on le lisse

Pour cela, on fait une transformée de Fourier du contour. On enlève les coefficients à partir d'un certain ordre et on suréchantillonne. Le diagramme de Voronoï obtenu à partir de ce contour lissé est lui aussi plus lisse ce qui facilite la classification.

Etape 2 : Algorithme pour relever le squelette

On considère d'abord uniquement les sommets de Voronoï à l'intérieur du contour.

On part du sommet le plus éloigné du contour (point rouge de l'illustration 3).

On suit une des trois arêtes qui part de ce point au hasard. On garde les deux autres en mémoire

Annexe 2 Prédire les plis à partir du contour.

pour les relever plus tard. Tant qu'on arrive pas à un point d'intersection avec une autre arête, on avance.

- Quand on arrive à un point d'intersection, on garde une des branches possible en mémoire et on suit l'autre.

- Quand on arrive à une pointe on reprend dans la pile la dernière branche non explorée et on l'explore.

On recommence ces deux dernières sous étapes jusqu'à ce qu'on ait relevé toutes les branches à l'intérieur de la feuille. (illustration 4a)

On considère ensuite les sommets à l'extérieur. Le squelette extérieur n'est pas connexe. Certaines branches terminent à l'infini. On relève donc séparément les différentes branches connexes.

On note pour chaque branche interne ou externe à quel branche elles sont reliés par des arêtes de l'autre côté du contour. (illustration 4b)

Etape 3 : On hiérarchise les morceaux intérieurs du squelette

On part de la dernière extrémité relevé à l'étape 2. On remonte vers l'intérieur de la feuille le long des branches du squelette.

A chaque intersection, il y a toujours trois branches. La première branche à avoir été enregistrée par l'algorithme précédent est la plus proche du centre on l'appelle branche « mère » les deux autres sont appelées « filles ». La plus longue des branches « filles », nommé « fille 1 » est concaténée à la suite de la branche « mère ». La branche « mère » reçoit pour fille la fille 2 (la plus courte) et les filles de la fille 1 qui n'existe plus.

A la fin de l'algorithme tous les lobes du squelette sont ordonnés hiérarchiquement avec la même hiérarchie que les nervures de la feuille.

Etape 4 : Liaison squelette intérieur et extérieur

Aux deux squelettes de deux lobes successifs le long du contour, on associe le squelette du creux auquel ils sont reliés par des arêtes de Voronoï (illustration 4b). Les squelettes des lobes correspondent aux plis et ceux des creux à l'antiplis associés à ces plis.

Etape 5 : On ne garde que la partie significative du squelette

Pour chaque lobe on ne garde que la partie du squelette qui est située à l'intérieur du lobe. (illustration 4c). On enlève ainsi la partie parabolique.

Après avoir effectué ces cinq étapes, on arrive à extraire du contour vert (illustration 4c) le squelette hiérarchisé des plis de la feuille (trait jaune et rouge de l'illustration 4c).

Annexe 2 Prédire les plis à partir du contour.

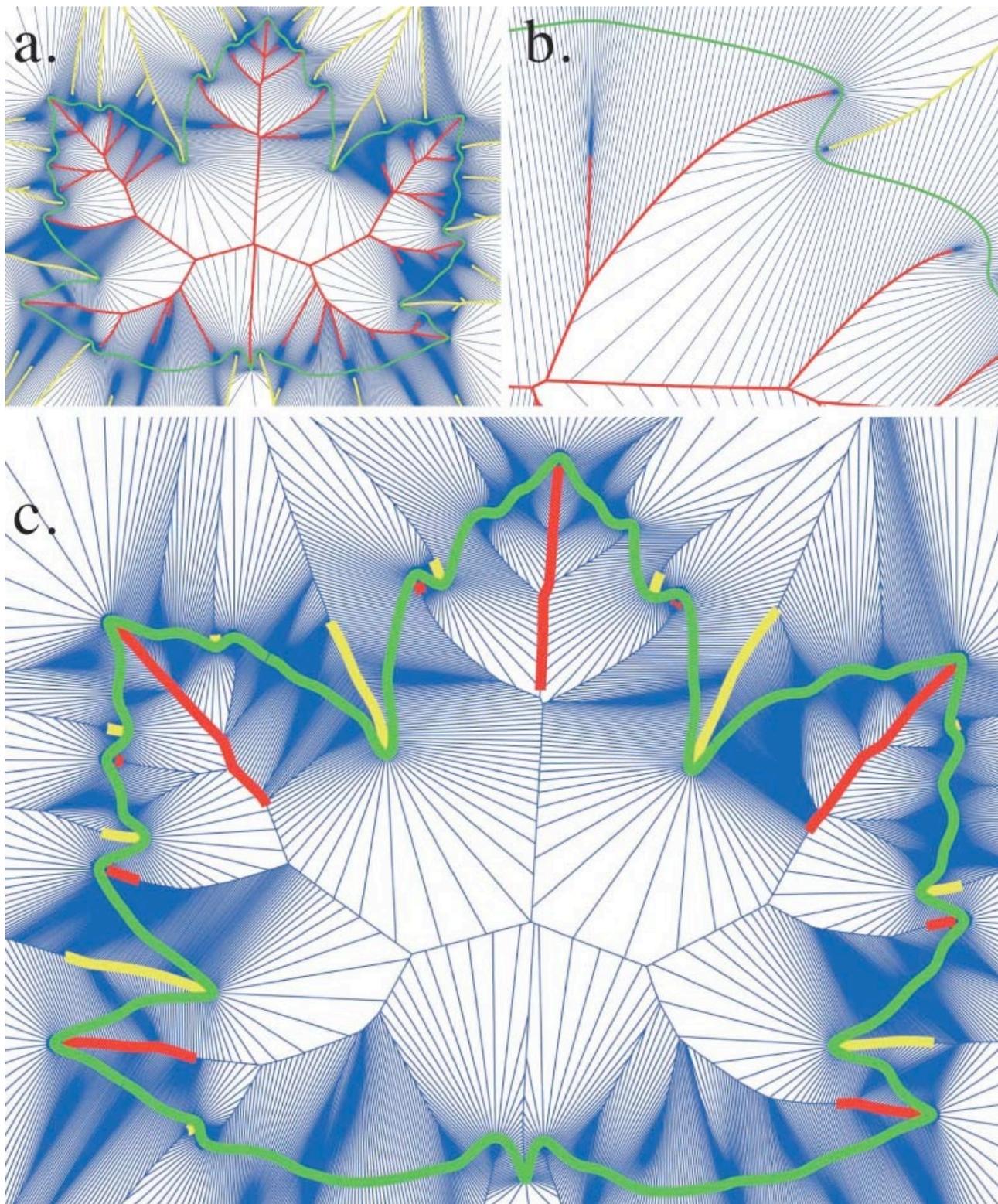


Illustration 4 : a. Les sommets de Voronoi à l'intérieur du contour sont en rouge; ceux à l'extérieur sont en vert. b. La pointe jaune partage des cellules de Voronoi avec trois arête rouge. c. Squelette élaguée à sa partie significative.

ANNEXE 3

Méthode de pliage numérique

Pour comprendre le lien entre repliement et forme des feuilles, il faut comprendre ce que le déploiement de la feuille modifie. Pour cela, nous avons mis au point des programmes pour replier numériquement une feuille ce qui revient à remonter le temps et inverser la transformation subie. Dans le cas de la feuille d'érable, cet inverse est unique et donc facile à retrouver. Dans le cas du figuier, la feuille doit se déformer pour se déplier et s'aplatir. On peut imaginer plusieurs inverses possibles. Le repliement numérique est donc plus complexe. Nous les présentons successivement selon leur difficulté allant du repliement de la feuille d'érable à celle du figuier.

1. Feuille à pliage développable (*i.e* déployable dans un plan) : les plis principaux de l'érable

Le plus simple des repliement est celui de la feuille d'érable. Les plis principaux de la feuille se croisent tous au centre de la feuille. On peut déplier la feuille lorsqu'elle est dans le bourgeon, il n'y a aucune difficulté à l'aplatir. Le déploiement n'a pas besoin de déformer la feuille pour la rendre plate.

Pour replier numériquement la feuille il n'y a donc qu'à mesurer les angles entre les antiplis et les nervures que nous approximons par des lignes droites. Ensuite on imite le pli du papier. On oriente à l'horizontale le trait correspondant à la première nervure. On représente successivement les segments des plis et antiplis en retranchant l'angle correspondant mesuré sur la feuille plate, pour passer d'un pli à un antipli (*i.e* d'une nervure à un creux) et en augmentant l'angle pour passer d'un antipli à un pli (*i.e* d'un creux à une nervure) (illustration 1b-c-d-e-f-g).

Pour représenter le contour de la feuille quand elle est pliée, nous avons décomposé chaque portion de contour qui va d'un antipli à un pli en composante sur la base composée du vecteur qui va de l'extrémité du pli à l'extrémité de l'antipli et de la normale à ce vecteur. Le repliement revient à faire une rotation composée parfois par une symétrie à cette base. Nous avons ensuite recomposé le contour.

Replier la feuille d'érable à partir de ces plis principaux est une opération définie de manière unique. Elle ne nécessite aucune hypothèse sur les angles.

Annexe 3 Méthode de pliage numérique.

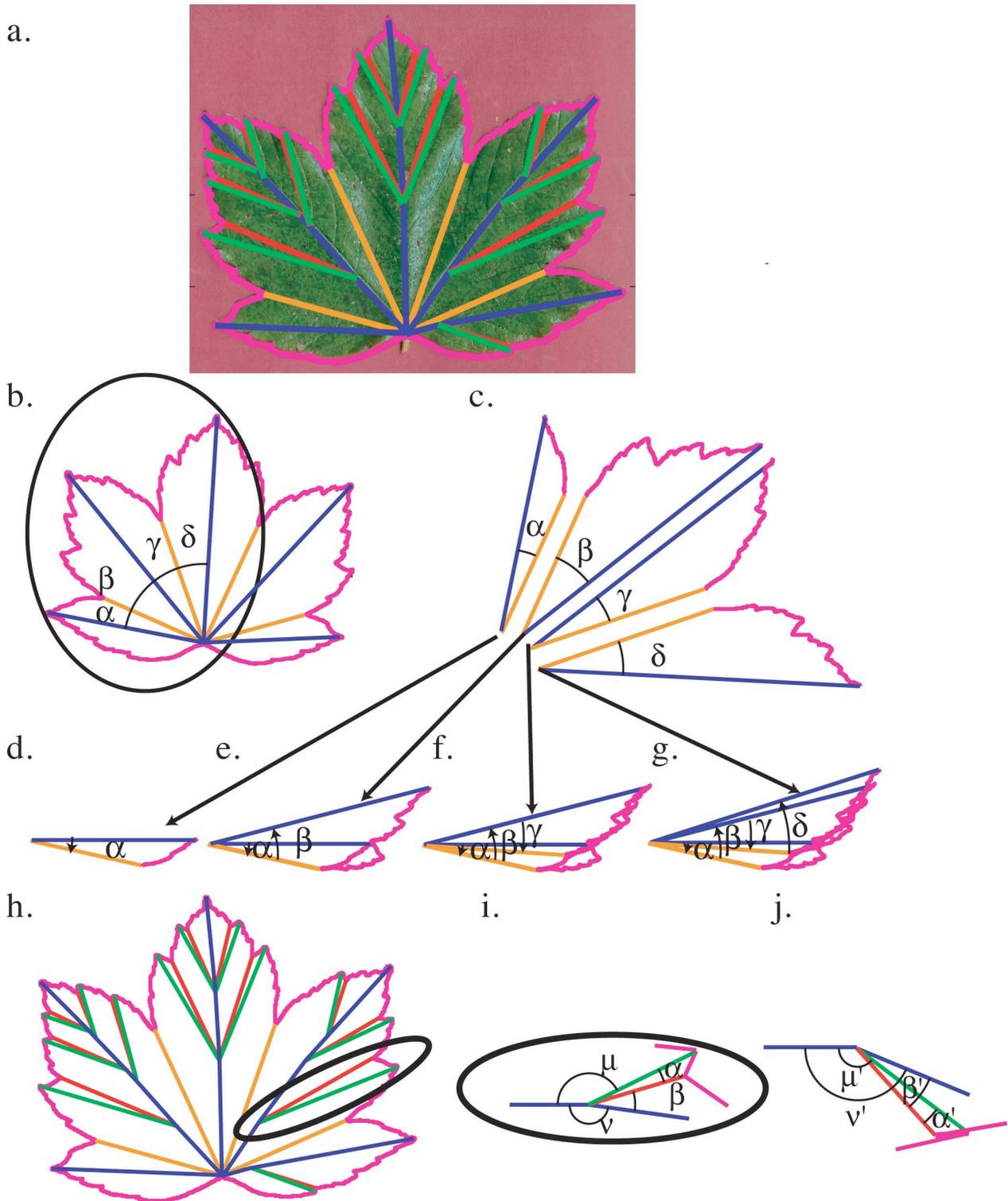


Illustration 1 : Pliage d'une feuille de sycomore. a. Saisie des nervures et des creux des feuilles. b. On approxime les plis principaux par des segments. c-g. On représente successivement les segments des plis et antiplis en retranchant l'angle correspondant mesuré sur la feuille plate, pour passer d'un pli à un antipli (i.e d'une nervure à un creux) et en augmentant l'angle pour passer d'un antipli à un pli. h. Saisie des plis secondaires. i. Condition de déployabilité plane : $\alpha + \beta + \mu + \nu = 2\pi$. j. Pour replier la feuille avec des plis secondaires on prend μ' , ν' , α' et β' les plus proches de μ , ν , α et β (au sens des moindres carré) qui vérifie la condition de pliage plan $\mu' - \alpha' = \nu' - \beta'$.

2. Cas des plis secondaires de l'érable

Quel est l'effet du déploiement sur les plis secondaires ? Il transforme des plis repliés dans un plan ($\mu-\alpha=\nu-\beta$) (illustration 1 j) en des plis déployés sur un plan ($\alpha+\beta+\mu+\nu=2\pi$) (illustration 1 i). Les deux conditions géométriques sur les angles sont différentes. A priori, nous ne connaissons pas les conditions au moment où la feuille était pliée. Les angles de nos mesures vérifient seulement $\alpha+\beta+\mu+\nu=2\pi$. N'importe quel angle vérifiant la condition de repliement dans un plan pourrait convenir. Pour replier les feuilles nous avons du faire une hypothèse : le déploiement a modifié le moins possible les angles pour leur permettre d'être déplié sur un plan. Nous avons donc choisi pour replier les angles α' , β' , ν' , μ' les plus proches au sens des moindres carrés de la solution initiale vérifiant les deux conditions.

On a donc : $\alpha'+\beta'+\mu'+\nu'=2\pi$; et $\mu'+\alpha'=\nu'+\beta'$.

D'où : $\mu'+\alpha'=\nu'+\beta'=\pi$

On cherche à minimiser :

$$(\alpha-\alpha')^2+(\beta-\beta')^2+(\mu-\mu')^2+(\nu-\nu')^2 .$$

On peut substituer grâce à : $\mu'=\pi-\alpha'$ et $\nu'=\pi-\beta'$.

$$(\alpha-\alpha')^2+(\beta-\beta')^2+(\mu+\alpha'-\pi)^2+(\nu+\beta'-\pi)^2$$

On obtient en différentiant :

$$(-(\alpha-\alpha')+(\mu+\alpha'-\pi))d\alpha+(-(\beta-\beta')+(\nu+\beta'-\pi))d\beta$$

Au minimum, la différentielle s'annule :

$$-(\alpha-\alpha')+(\mu+\alpha'-\pi)=0 \quad \text{et} \quad -(\beta-\beta')+(\nu+\beta'-\pi)=0 .$$

Ce qui donne : $\alpha'=(\pi+\alpha-\nu)/2$ et $\beta'=(\pi+\beta-\mu)/2$.

D'où : $\nu'=(\pi-\alpha+\nu)/2$ et $\mu'=(\pi-\beta+\mu)/2$.

Cette approximation ne nécessite que quelques degrés d'erreur.

De plus, prendre en compte les plis secondaires permet de replier des feuilles dont les nervures tournent fortement comme celle de *Tetrapanax* (illustration 2).



Illustration 2: Feuille de *Tetrapanax papyrifer*. La nervure du lobe central tourne avec le pli secondaire.

3. Cas des feuilles à courbures de Gauss : Le repliement est mal défini

La dernière hypothèse pour replier les plis secondaires est naturelle. Pour replier des feuilles comme celle du figuier, les simplifications sont plus complexes. Les feuilles qui ont des plis avec de la courbure de Gauss ne peuvent pas être déployées dans un plan. Pour transformer une feuille pliée de mûrier ou de figuier en feuille plate, le déploiement déforme considérablement la feuille.

Pour replier la feuille, il faut imaginer ce qui a été conservé et ce qui a été transformé par le déploiement. Selon les hypothèses, la feuille se replie différemment. Nous avons supposé pour notre part que le déploiement a conservé la forme des nervures et des antiplis.

Nous avons fait un traitement différencié de chaque lobe pour replier la feuille :

- Pour replier les lobes latéraux très courbés, nous avons pris leurs symétriques par rapport à l'antipli courbe à côté d'eux (illustration 3 a et b). Nous avons supposé que la courbure de la nervure due aux plis secondaires est déjà prise en compte dans cette courbure. Nous avons donc placé les plis secondaires à leur abscisse curviligne le long de la nervure déjà replié. (illustration 4B a et a', b et b')
- Pour replier la nervure centrale qui est presque droite, nous avons tenu compte des plis secondaires de la même manière que pour l'érable. (illustration 4B c)

Pour reconstruire le contour nous avons procédé comme au paragraphe 1. Nous décomposons le contour initial sur la base formée par le segment joignant les deux extrémités du plis et la normale à ce segment. Pour reconstruire le contour, nous utilisons le segment joignant les extrémités des nervures et antiplis repliés et leurs normales que nous recombinaisons avec les coefficients initiaux.

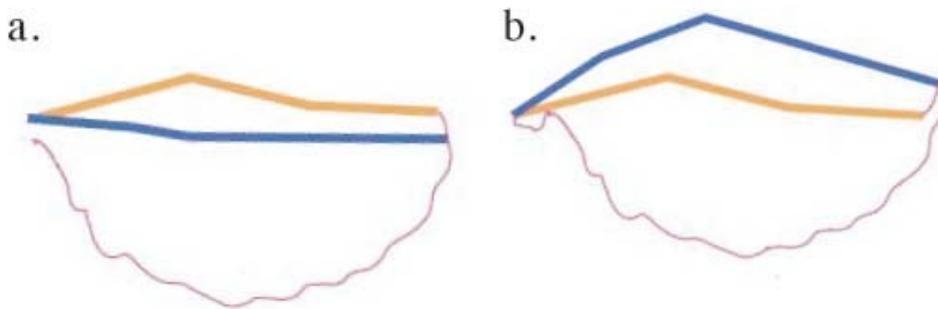


Illustration 3 :

Symétrie.

a. antipli en orange et pli en bleu.

b. Après symétrie du pli par rapport à l'antipli.

Annexe 3 Méthode de pliage numérique.

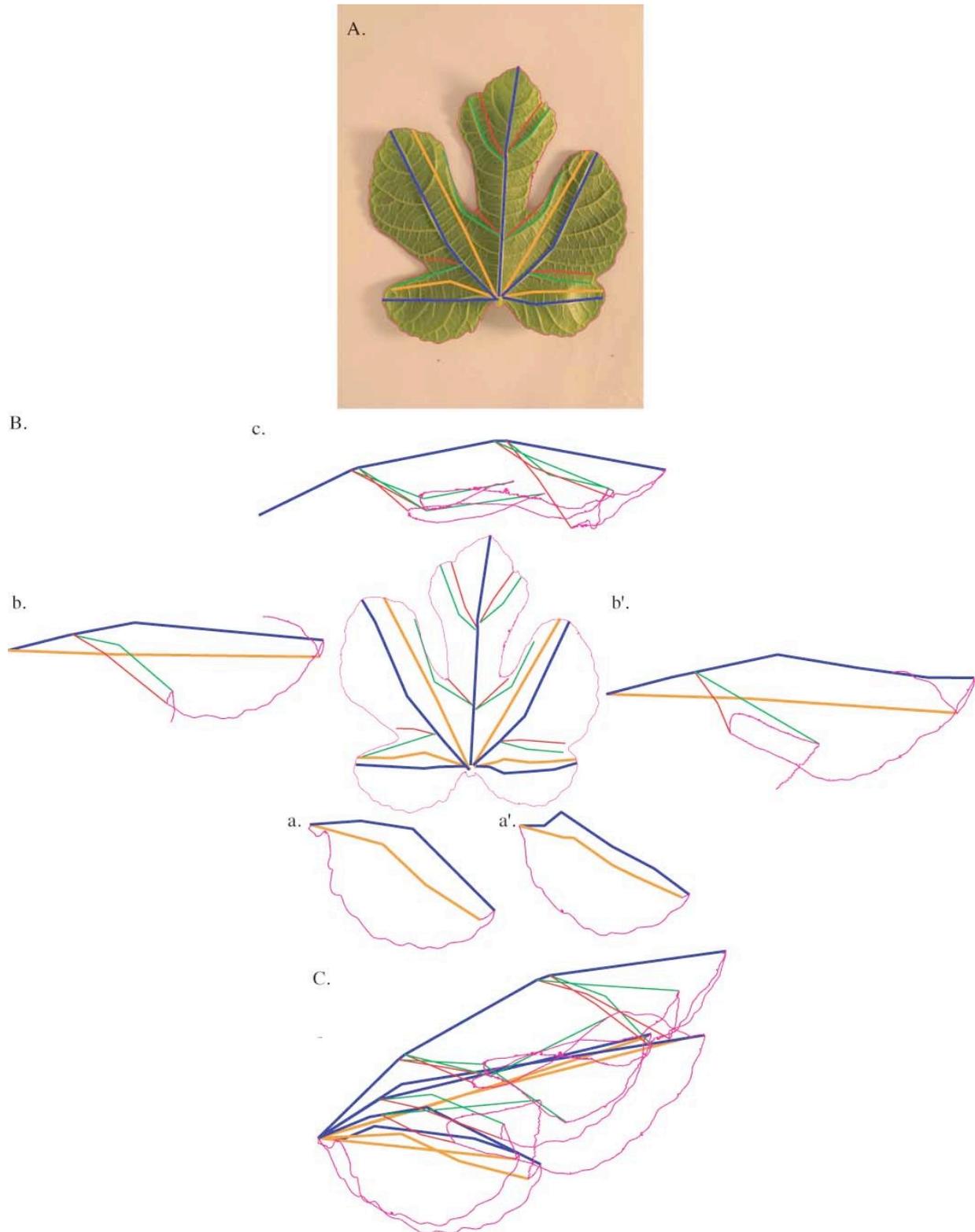


Illustration 4 : A. Saisie des plis sur la feuille de figuier. On retrouve les antiplis en regardant où les veines secondaires se rejoignent. B. Méthode de pliage. a. On oriente le symétrique du lobe latéral de gauche par rapport à son antipli de manière à ce que le début du pli soit horizontal. b. On représente le symétrique du pli suivant par rapport à son antipli tourné de l'angle entre le pli et l'antipli précédent. c. On représente le lobe central avec ses plis secondaires. a'. b'. Idem de a. et b. c. Résultat final.

ANNEXE 4

Quelques photos de pli inversé de feuille de mûrier



Illustration 1 : Jeune feuille de mûrier pliée. Il y a deux plis principaux au milieu de la feuille. Le plus bas des deux se termine par une inversion (pli dans l'encadré en noir).

Annexe 4 Quelques photos de pli inversé de feuille de mûrier.



Illustration 2 : Un pli inversé

Annexe 4 Quelques photos de pli inversé de feuille de mûrier.



Illustration 3 : Le creux principal de la feuille correspond à une inversion.

ANNEXE 5

Des plis purement mécaniques : Le chou rouge

Nous avons vu que les plis des feuilles kirigami ne sont pas des accidents mécaniques. Il existe pourtant une plante chez qui les plis sont mécaniques : le chou rouge.

1. Le chou rouge



Illustration 1 : a. Un chou naturel. b. Un chou rouge

Le chou est à l'origine une plante qui pousse sur les falaises de Normandie ou d' Angleterre (illustration 1a). Il est très exposé au vent. Ses feuilles sont épaisses et coriaces. Il fut avant la découverte de la pomme de Terre, le légume par excellence de la cuisine européenne.

Des jardiniers ont sélectionné des variétés très diverses. Ils ont ainsi créé la moutarde, le navet, le chou frisé Ils ont entre autres sélectionné la capacité du chou à faire des pommes. Ils ont ainsi créé un objet idiot du point de vue de l'évolution (illustration 1b).

Ses grandes feuilles en forme de cuillère englobe les feuilles suivantes et les empêchent de se

Annexe 5 Des plis purement mécaniques : Le chou rouge.

déployer. Il en résulte de fortes contraintes mécaniques sur les feuilles internes qui se plient. Pour mettre en évidence ces contraintes résiduelles, il suffit de couper un chou et d'observer qu'il se dilate aussitôt (illustration 2).



Illustration 2: Si on coupe un chou il se dilate. Ce qui montre qu'il y a des contraintes résiduelles.

2. Le pavage du chou rouge

A première vue les plis du chou sont anarchiques. Cependant en faisant une coupe perpendiculaire à l'axe, au niveau du méristème un ordre apparaît. **Les plis sont orientés de manière régulière selon la ligne en pointillé correspond aux spirales phyllotactique adjacente à celle de la feuille** (illustration 3).



Illustration 3 : Coupe transversale d'un chou rouge à la hauteur du méristème. Les feuilles sont colorées manuellement. Les lignes pointillées joignent deux nervures consécutives sur la spirale phyllotactique. Cette spirale donne l'orientation des plis.

Annexe 5 Des plis purement mécaniques : Le chou rouge.

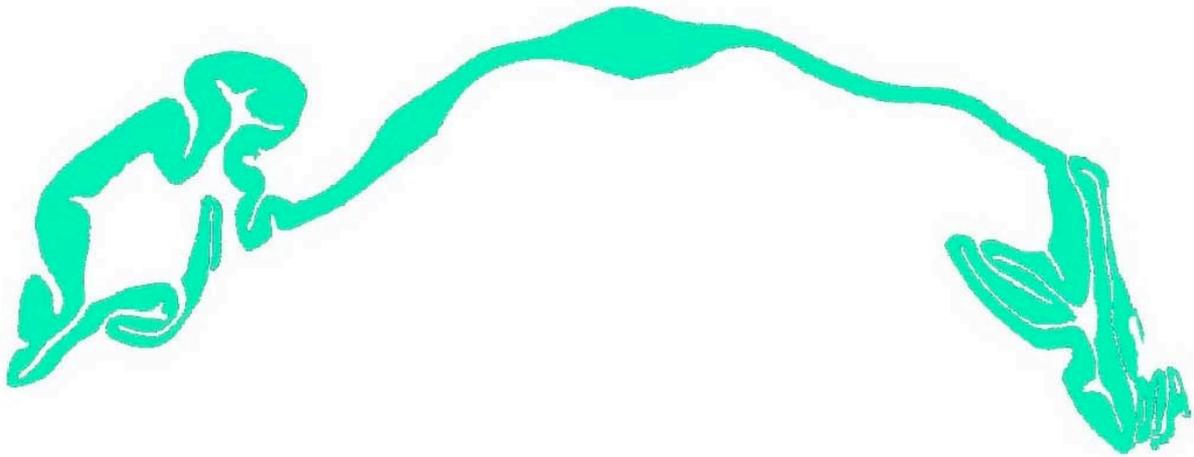


Illustration 4 : La feuille de chou a toujours la même forme

Cette régularité géométrique a une explication mécanique simple : La feuille se plie quand elle heurte la feuille précédente ou la feuille suivante (illustration 3). Du côté de la feuille précédente dans sa spirale phyllotaxique, la feuille en vert ci-dessus fait une boucle vers l'extérieur du côté de la feuille suivante elle fait une boucle l'intérieur (illustration 4). La structure de la feuille est régulière. Nous l'appellerons maille du chou. Le résultat finale ressemble à un pavage dont la maille rétrécit au fur et à mesure que l'on s'approche du centre (illustration 5). Malgré le caractère incontrôlé génétiquement des pliages la mécanique garantit des motifs assez reproductibles.

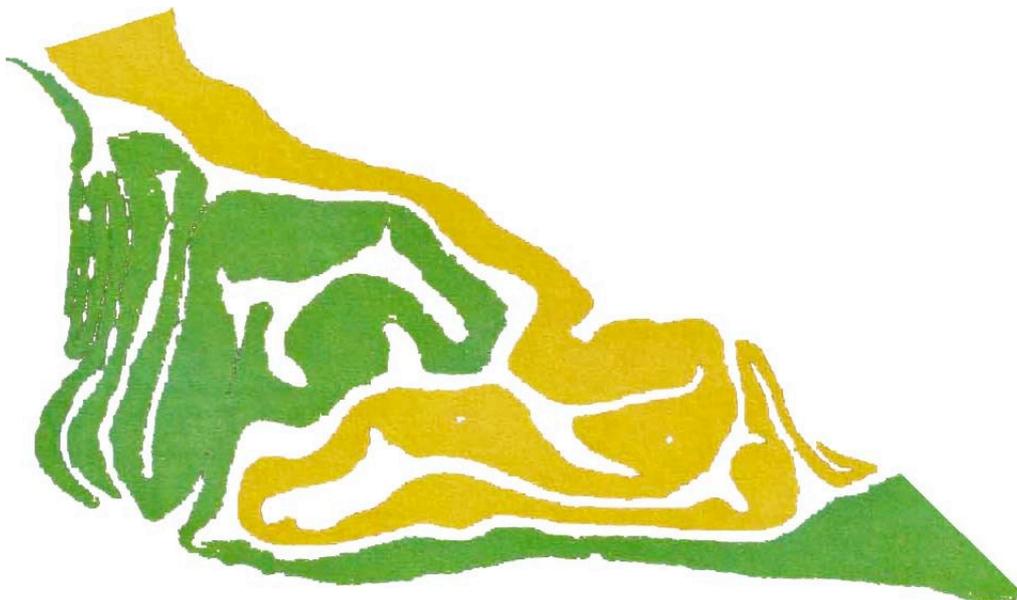


Illustration 5 : La maille du chou. En réunissant deux moitié de feuille successive, on obtient une forme toujours le même quadrilatère.

ANNEXE 6

Folioles et plis

Les derniers résultats de génétique montrent qu'il n'y a pas de différence fondamentale entre foliole et lobe. Les folioles sont des lobes très découpés. On peut passer de l'un à l'autre en exprimant le même gène.

Dans le cas des feuilles pliées folioles et plis sont très souvent liés. (cas de la ronce illustration 2) A première vue, les feuilles de marronnier ressemblent aux feuilles de palmier. La feuille semble s'être plié puis découpé le long des plis. (illustration 3) On pourrait se demander comment gènes et plis sont combinés. Le bord du foliole qui correspond au pli (flèche bleue illustration 3) dépend peut-être de gènes différents que le bord libre du foliole (flèche rose de l'illustration 3).

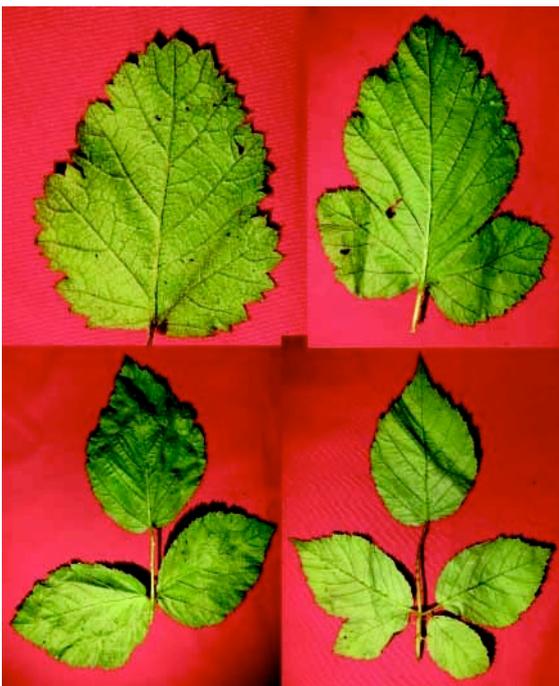


Illustration 1 : Feuille de ronce. a. Feuille 1 lobe. b. feuille 2 lobes. c. feuille 3 folioles. d. Feuille quatre foliole et un lobe.

Annexe 6 Folioles et plis.



Illustration 2 : Feuille de *Ribes Nigrum*. a. Feuille lobée. b. Lobe et foliole coïncident sur la même feuille.



Illustration 3 : Feuille de marronnier. La flèche bleue indique la partie du bord qui correspondrait à un pli. La flèche rose indique le bord libre. a. Stade plié de face. b. Stade plié de côté. c. Stade déployé .

ANNEXE 7

Une photo de la différence entre la première génération de feuilles d'érable champêtre et la seconde

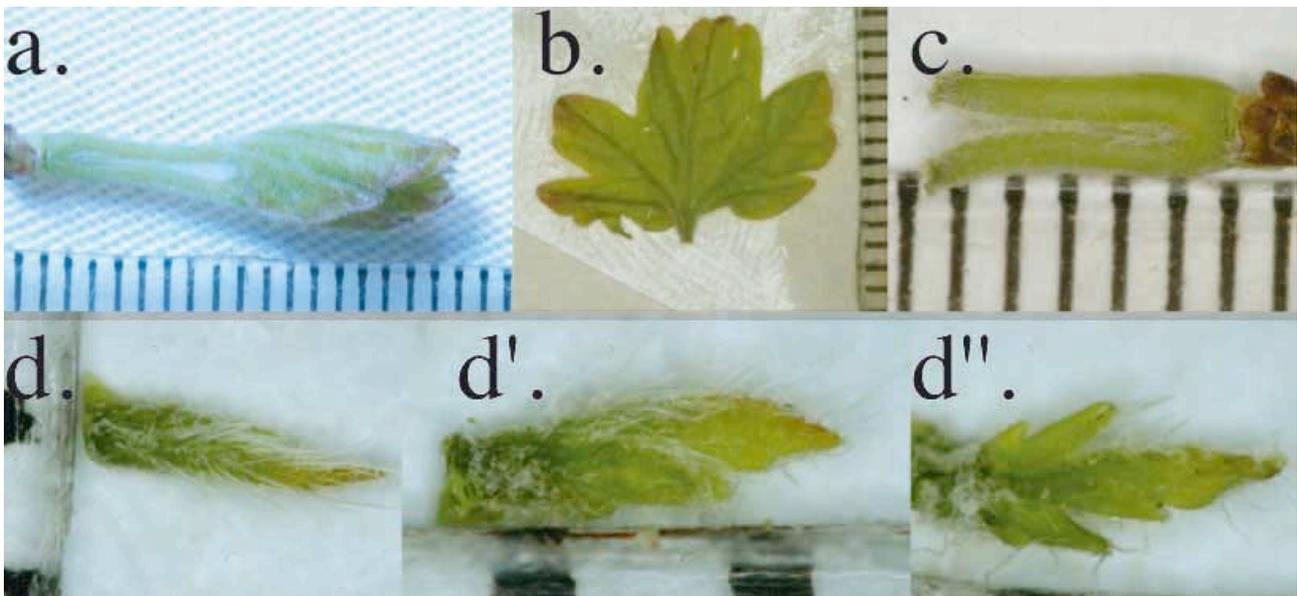


Illustration : a. Deux premières feuilles d'un bourgeon d'érable champêtre. b. Une des deux feuilles précédentes déployées. c. La deuxième génération de feuille a grandi entre les tiges des deux feuilles précédentes. d. d'. La feuille de la deuxième génération est comprimée latéralement. d''. Elle est beaucoup plus large que longue une fois déployée.

ANNEXE 8

Les régulations par contact chez les plantes

Voici un petit résumé des découvertes sur la perception du contact par les plantes.

1 Régulations actives par contact

a. Mécanique

La sensibilité au contact est connue chez différentes espèces. Elle sert à des buts très différents.

Chez les plantes carnivores, le contact de la proie déclenche un mouvement rapide de capture. Chez les plantes grimpantes, la sensibilité au contact permet de s'aggriper à un support. De même le contact permet aux arbres tropicaux ou à d'autres arbres de se fixer aux pierres du sol où même de se fixer à d'autres arbres comme dans le cas du figuier étrangleur. (illustration 1)



Illustration 1 : a. Deux racines se touchent la racine supérieure a fait un calle et épouse parfaitement la forme de la racine du dessous. b. La racine épouse la forme de la pierre juste en dessous d'elle. c. Ce qui permet à l'arbre d'enserer parfaitement une pierre pour se maintenir solidement fixé au sol.

Annexe 8 Les régulations par contact chez les plantes.

Depuis une vingtaine d'année, on commence à comprendre comment mécanique et expression génétique sont liées.

Des plantes touchées 2 fois par jours pendant plusieurs jours présentent des hampes florales dont la croissance longitudinale a été fortement diminuée par rapport aux plantes non sollicitées. (illustration 2). Des gènes qui sont surexprimés lors de sollicitations mécaniques nommés TCH ont été identifiés (Braam, J. 2005) . L'ensemble de ces gènes surexprimés se rapproche beaucoup de l'ensemble des gènes surexprimés dans le cas de mise à l'obscurité de la plante. Ces gènes, qui augmentent entre autre l'épaisseur des parois cellulaires, permettent à la plante de mieux résister aux sollicitations mécaniques comme celle du vent.

D'un point de vue physiologique, Catherine Coutand et Bruno Mouliat ont montré comment les cellules perçoivent les sollicitations mécaniques : Elles ne perçoivent pas la force exercée sur elles mais plutôt la manière dont elles sont déformées par ces contraintes (Coutand, C. et Mouliat, B. 2000).



Illustration 2 : Des contacts répétés diminuent l'élongation et retardent la floraison chez *Arabidopsis Thaliana*. La plante de droite a été touchée deux fois par jour durant plusieurs jours : elle est petite. La plante de gauche n'a rien subi : elle est grande. Photo de Dereth Philips de Rice university

b. Chimique

On peut imaginer une régulation par contact qui ne soit pas mécanique mais chimique. La diffusion de certaines molécules pourrait arrêter la croissance d'une plante. C'est par exemple une explication de la timidité des cimes. Chez certaines espèces d'arbre comme l'eucalyptus, les cimes de deux arbres côte à côte s'arrêtent de grandir à une certaine distance l'une de l'autre sans jamais se pénétrer. (illustration 3)

On peut imaginer que chaque arbre inhibe par un gaz la croissance de l'arbre en face. Ainsi les cimes des arbres se répartissent la canopée et la lumière sans rentrer en compétition inutilement.

Annexe 8 Les régulations par contact chez les plantes.



Illustration 3 : Timidité des cimes. Wikipedia

2. Régulation passive par contact



Illustration 4 : La pression de turgescence peut-être suffisamment forte pour que les racines cassent le bitume. <http://www.flickr.com/photos/fgranger/179942437>

Les cellules végétales grandissent en se gonflant d'eau par turgescence (ie les cellules contiennent des sels qui font une différence de pression osmotique avec l'extérieur, ce qui attire

Annexe 8 Les régulations par contact chez les plantes.

l'eau). Parfois cette pression osmotique est suffisante pour que les racines puissent casser le macadam d'une route (illustration 4).

Cependant si on fait croître un melon dans un cube de verre suffisamment solide, le verre ne casse pas et le melon prend la forme du moule. (illustration 5 a) C'est une méthode utilisée par des paysans japonais pour pouvoir ranger facilement les melons.

Contraindre un être vivant pour lui donner une forme est une méthode plus ancienne encore. Les incas mettaient parfois les crânes des nourrissons pendant deux ans dans un moule pour leur donner une forme allongée (illustration 5b). Cette forme se conservait par la suite une fois à l'âge adulte. De même Victor Hugo rapporte que les marchands de monstres chinois faisaient grandir des enfants dans des vases en verre pour les vendre à des seigneurs comme bouffon.

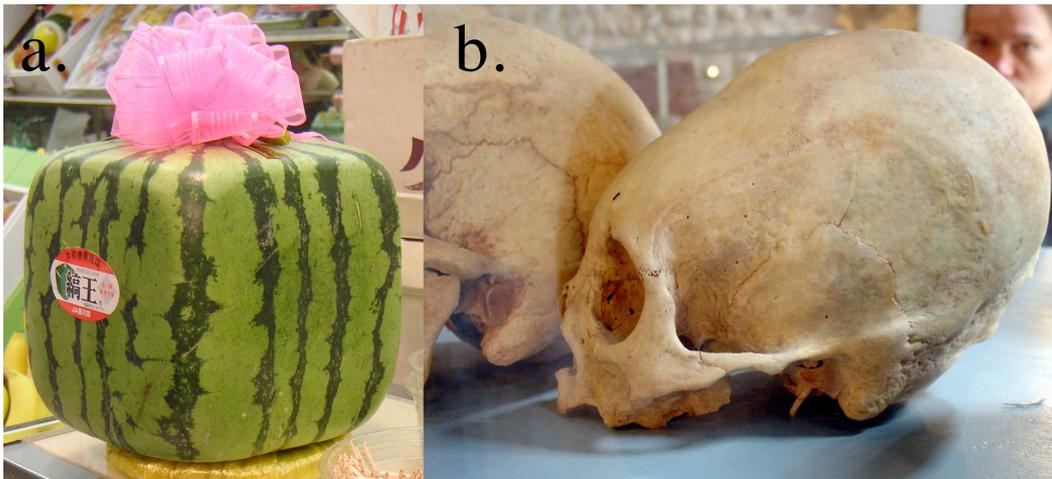


Illustration 5 : Régulation de la forme par contrainte stérique. a. Pastèque cubique japonaise qui a grandi dans un cube de verre. b. Crâne inca allongé.

ANNEXE 9

La feuille de figuier

La feuille de figuier est une des plus intrigantes pour deux raisons. D'une part, ses plis ont la même complexité que ceux du mûrier (illustration 1). Ils ont de la courbure de Gauss et peuvent se terminer avant de toucher le bord. Ils ne laissent donc pas de trace sur le contour final de la feuille. D'autre part le bord de la feuille pliée ne repose pas sur un plan : L'extrémité du lobe central repose sur une surface externe à la feuille tandis que le début du lobe central repose sur le lobe latéral de la feuille.

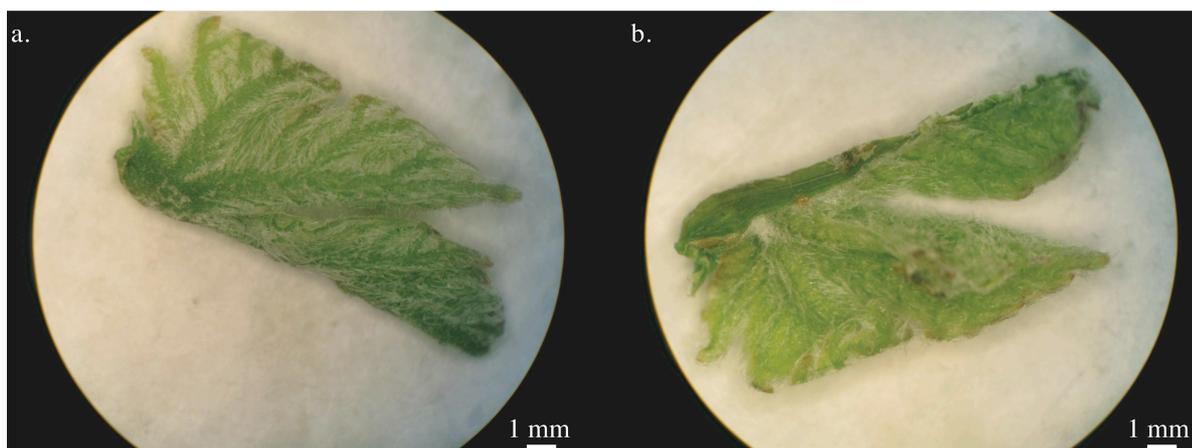


Illustration 1 : a. Un côté d'une moitié de feuille figuier. b. Autre face . Le pli ne se termine pas au creux mais à l'intérieur de la feuille.

1. Deux types de repliement

Le bord des lobes de figuier reposent de deux manières différentes sur la nervure du lobe adjacent. Dans certains cas le bord du lobe central touche directement la nervure du lobe latéral (illustration 2 et 3) . Dans d'autre cas, la nervure du lobe latéral touche un pli du lobe central et non son bord (illustration 4).

Annexe 9 La feuille de figuier.

Comment ces géométries se mettent elles en place ? Est ce le lobe central qui limite la croissance de la nervure latérale ou l'inverse ?

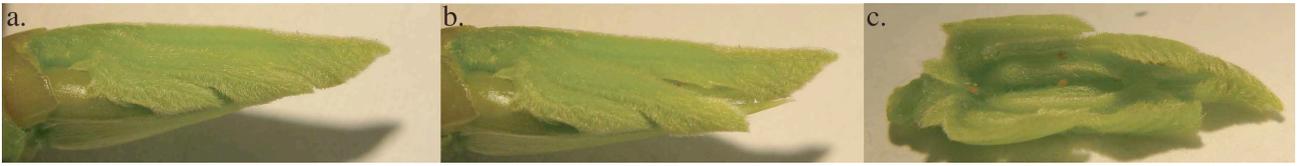


Illustration 2 : Le bord du lobe central repose directement sur la nervure



Illustration 3: Coupe horizontale de figuier. Les bords du lobe central reposent sur les lobes latéraux.

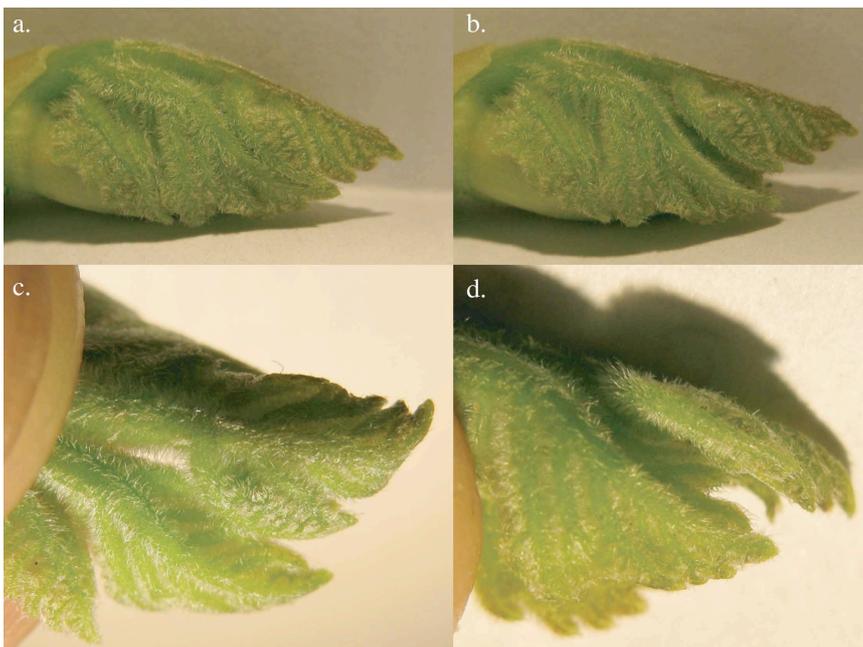


Illustration 4: Le bord du lobe s'est plié au contact de la nervure latéral.

2. Un mécanisme de développement possible : Régulation de la nervure par le bord

L'illustration 5 montre une feuille intéressante : Le lobe le plus latéral est beaucoup plus court que le creux du lobe plus central. Le creux de ce lobe plus central n'a pas pu être limité par ce lobe plus latéral. Comment cette forme est elle donc apparue ? Peut-être est ce la forme de l'espace disponible à l'intérieur du bourgeon qui fixe la forme en cuiller des lobes (illustration 6). Le bourgeon interne est beaucoup plus large à la base qu'au sommet. Le bord des lobes a donc la géométrie opposée : le bord est plus large au bout du lobe, qu'au début de celui-ci. La contrainte par le bourgeon interne peut influencer la forme des lobes de la même manière que la double limitation. Le contact entre nervure du lobe latéral et bord du lobe central est peut-être plus tardif et apparaît une fois que le lobe latéral a assez grandi (illustration 7d).



Illustration 5 : Le bord latéral a une forme de cuiller mais son lobe lateral est plus petit que le creux.

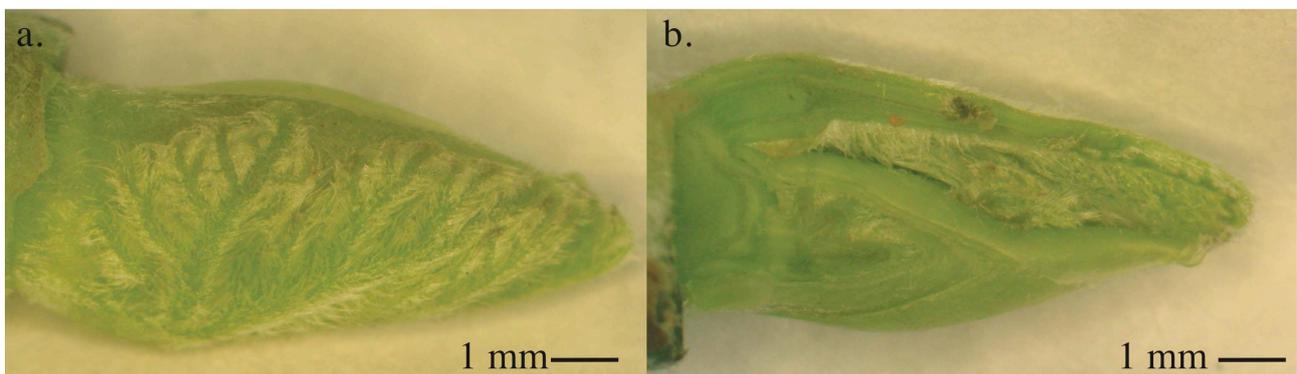


Illustration 6: Coupe transversale d'un bourgeon. a. Face externe. b. Face coupée .

Annexe 9 La feuille de figuier.

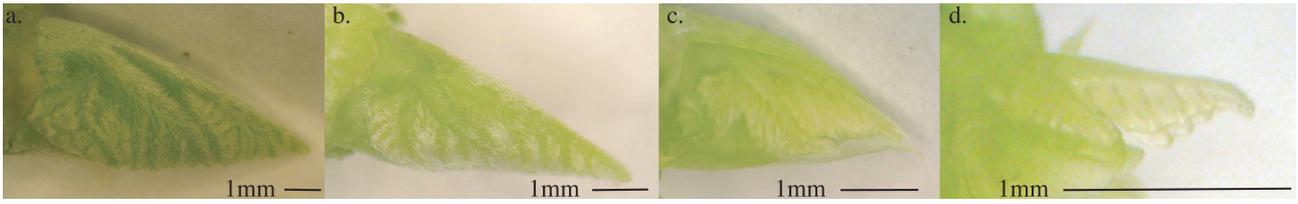


Illustration 7: Feuilles successives d'un même bourgeon

Annexe 10

Une feuille dont la forme intéresse les insectes

Les insectes exercent une grande pression de sélection sur la forme et sur les couleurs des fleurs (cf introduction). Par contre, la passiflore du Brésil est la seule plante répertoriée dont la forme des feuilles est reconnue par un insecte, le papillon *Heliconius* (illustration 3 a). (Gilbert, L.E. 1973) Les chenilles de celui-ci se nourrissent de feuilles de passiflore. La forme des feuilles de passiflore a évolué très rapidement pour tromper les papillons. On trouve dans la même forêt pour des plantes très proches génétiquement une étonnante variété de forme de feuilles : des feuilles à 2 lobes sans lobe central, des feuilles à trois lobes, des feuilles avec des points blancs pour faire croire au papillon qu'un autre papillon a déjà pondu (illustration 3 b, c) ... On peut se demander quel est le mécanisme qui a permis une évolution aussi rapide et aussi facile.

A priori d'après la théorie du programme génétique pour changer de forme, il suffit qu'un lobe grandisse moins ou qu'un autre grandisse plus. Ce qui est intéressant, et que ne prévoit pas le programme génétique, c'est que pour changer de forme la feuille change de mode de pliage. Nous avons étudié deux espèces de passiflore : l'une à trois lobes, l'autre avec un petit lobe central (illustration 4). Dans le cas de la feuille à trois lobes, les plis sont tous trois parallèles. Dans le cas de la feuille à deux grands lobes et un petit lobe, le repliement est différent. Les deux grands lobes se font face et limitent la croissance du petit lobe (illustration 5,6).



Illustration 3 : a. Papillon *Heliconius* qui pond ses oeufs sur une feuille de passiflore à trois lobes. b. Feuille de passiflore avec des points blancs pour imiter les oeufs du papillon. c. Feuilles à deux lobes. Crédit ?

Annexe 10 Une feuille dont la forme intéresse les insectes.

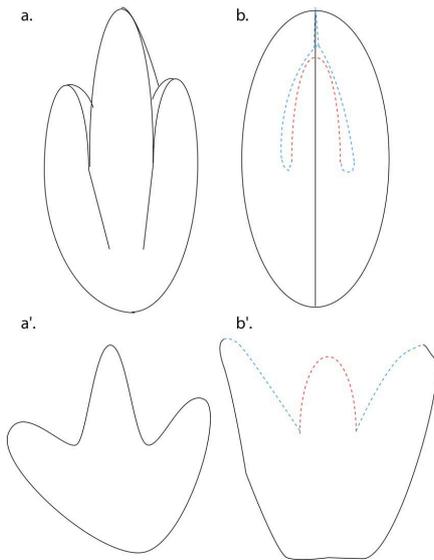


Illustration 4 : a. Feuille à trois plis parallèles. a'. la même feuille dépliée. b. Feuille pliée où les deux lobes latéraux sont face à face. Le lobe centrale en rouge est limité dans sa croissance par le tissu des lobes latéraux. b'. La même feuille dépliée. Le lobe central est petit.



Illustration 5 : a. Feuille pliée à trois lobes vue de face. b . Même feuille de dos. c. Même feuille de côté.

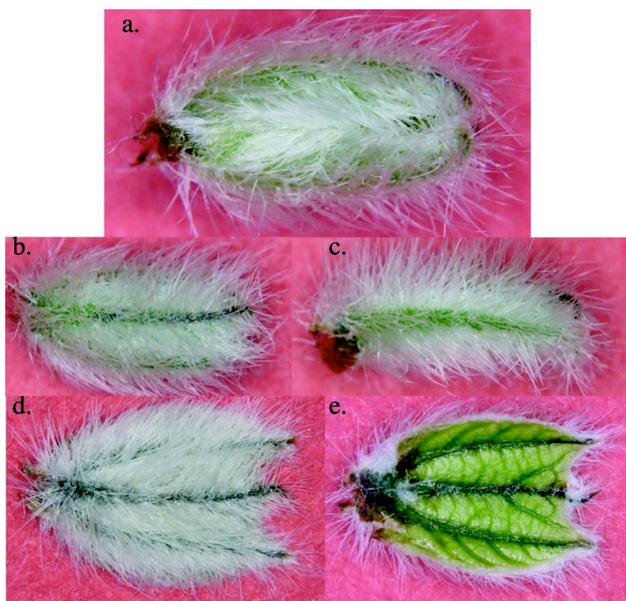


Illustration 6 : a. Feuille pliée dont les deux lobes latéraux se font face. b. Même feuille de dos. c. Vue de côté. d. De dos un peu ouverte. e. Feuille ouverte

ANNEXE 11

Une exception : la feuille de platane

La feuille de platane ressemble à une feuille kirigami. Elle présente selon les familles la forme des feuilles d'érable ou de mûrier. D'ailleurs, les érables planes portent le nom de *Acer pseudoplatanus* pendant que le platane commun s'appelle *Platanus acerifolia*. Le mûrier s'appelle aussi *Morus platanifolia*. Cependant ces arbres sont très éloignés dans la classification génétique.

1. Lobes principaux

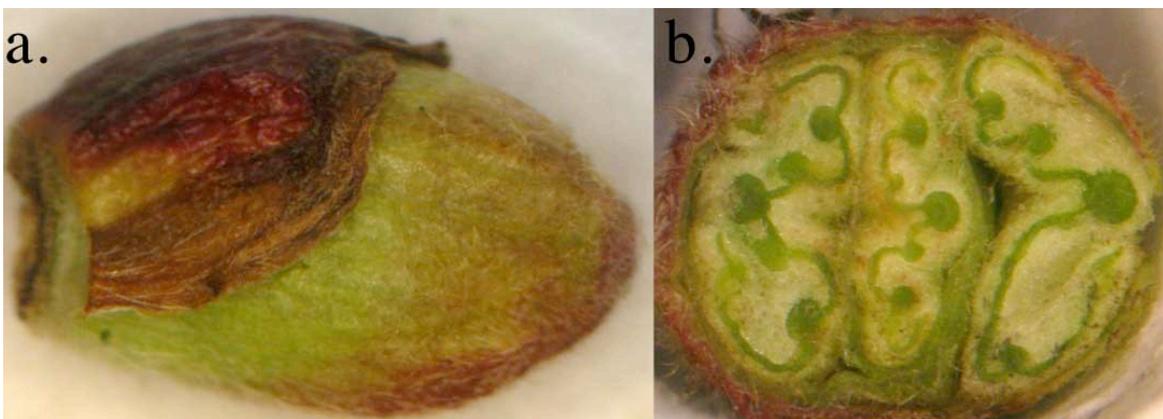


Illustration 1 : a. un bourgeon de platane. b. Coupe de bourgeon de platane

La feuille de platane grandit elle aussi pliée dans un bourgeon (illustration 1a et b). Elle est cependant pliée de manière différente des feuilles kirigami. La nervure centrale n'est jamais pliée (illustration 2a). Les parties droites et gauches de la feuille sont repliées sur la nervure centrale

Annexe 11 Une exception : la feuille de platane.

(illustration 2b). Les plis sont légèrement courbés et dessinent le contour de la feuille pliée. A chaque creux principal correspond un pli qui est son axe de symétrie (illustration 2 c). Sur l'illustration 2d, on voit que ce pli contrairement au pli de l'érable traverse les nervure des lobes principaux.

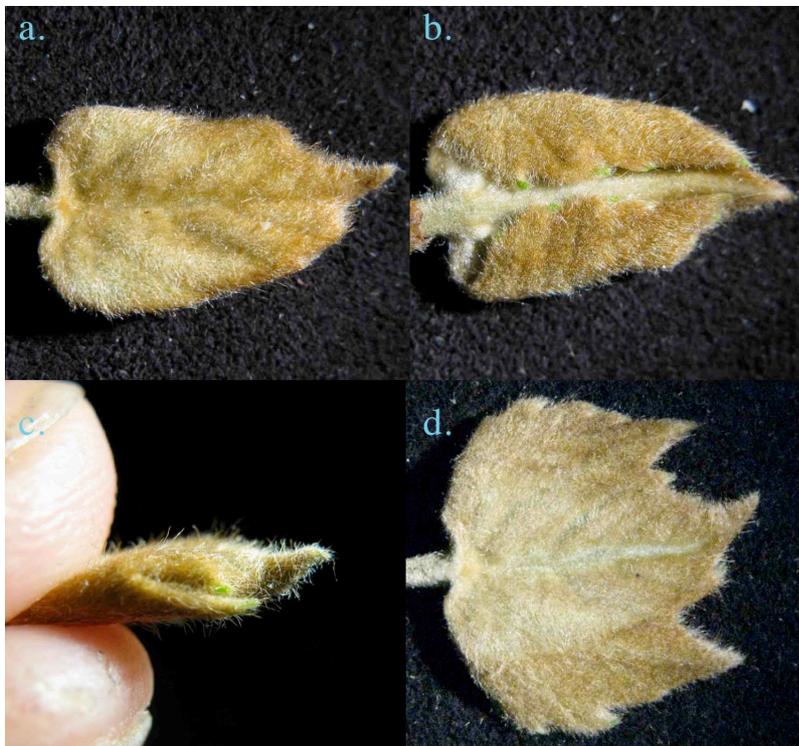


Illustration 2: a. Feuille de platane pliée de face. b. Feuille de platane pliée de dos. c. Tranche d'une feuille de platane dépliée. d. Feuille de platane dépliée de face.

2. Lobes secondaires

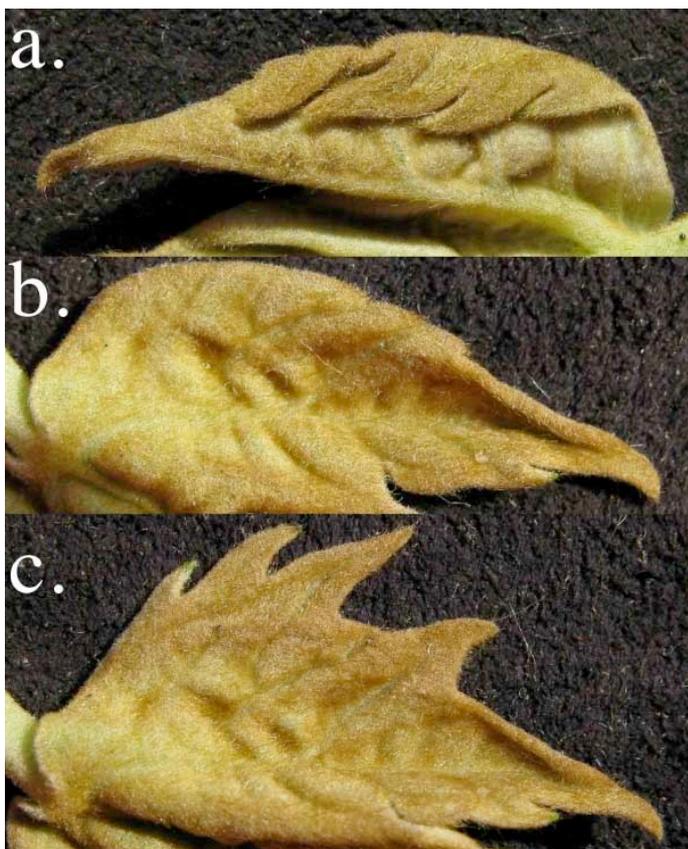


Illustration 3 : a. Feuille de platane vue de face partiellement dépliée. On voit le pli courbe en haut. b. Même feuille de dos. On voit le pli courbe et des petites déchirures. c. Feuille une fois le pli courbe ouvert. Les déchirures sont devenues des lobes séparés les uns des autres.

Annexe 11 Une exception : la feuille de platane.

Quand la feuille est pliée, on voit des petites fentes dans le tissu (illustration 3a). Déplier un pli courbe n'est pas une isométrie : L'intérieur de la courbe est comprimé et l'extérieur étiré. Dans le cas du platane l'extension de la partie extérieure du pli lors du déploiement, est facilement résolu par la feuille : Les fentes s'ouvrent pour donner des creux (illustration 3a-b-c et illustration 4a-b).

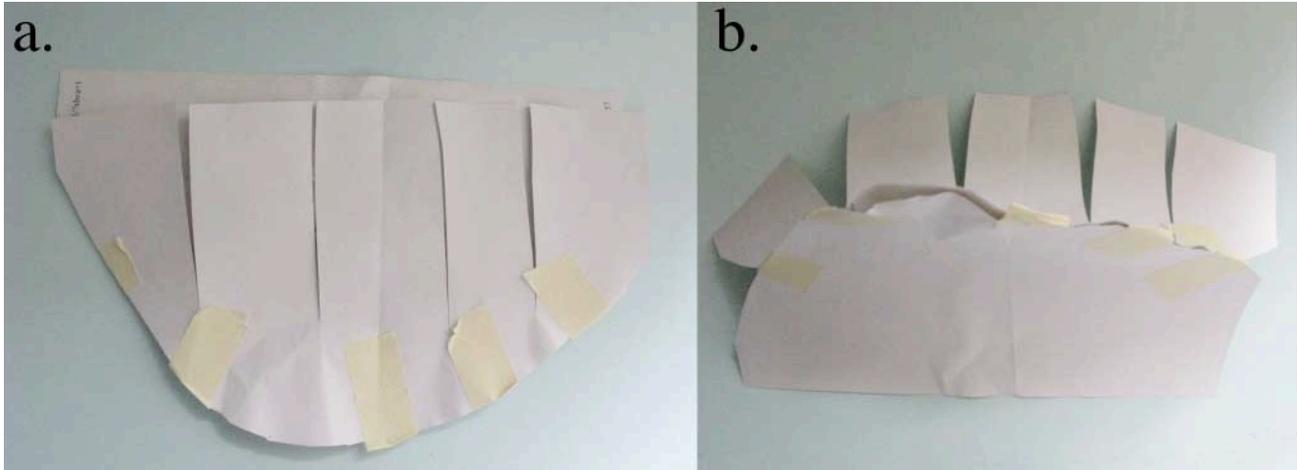


Illustration 4 : Pli courbe. a. Feuille pliée avec des fentes. b. Les fentes s'ouvrent quand la feuille se déploie.

3. Intérêt évolutif

L'intérêt évolutif du repliement chez le platane est probablement d'éviter la dessiccation. Cet arbre vient d'Iran ou ni le froid ni les insectes ne sont très gênants. D'ailleurs il montre d'autres signes de lutte contre la dessiccation : ses petites feuilles sont très poilues probablement pour éviter la circulation de l'air près de la feuille et donc limiter l'évaporation. Comme dans le cas des feuilles kirigami, formes et plis sont étroitement liés. Cependant les règles sont différentes dans ce cas-ci.

Milieu de culture

Pour un litre de milieu

Mélanger :

1/2 concentration (2.48g/L de Murashige-Skoog medium) et 10g de sucrose dans 0.9L d'eau.

Bien secouer.

Ajuster le pH à 5.7 avec 1M KOH.

Amener le volume à 1L

Ajouter 5-6g d'agarose.

Autoclaver ou faire bouillir au micro onde.

Refroidissez jusqu'à 45-50C.

Ajouter 1mL PPM (Plant Preservative Mixture - anti microbe and infection agent - from Plant Cell Technology).

Bien mélanger.

Couler dans des boites de Petri sous hotte stérile .

Laisser refroidir et solidifier. Garder la boite ouverte jusqu'à ce que ce soit sec.

Bibliographie

Bibliographie

Adanson, M. Familles des plantes : contenant une préface historique sur l'état ancien et actuel de la botanique et une théorie de cette science (Chez Vincent imprimeur du Comte de Provence, Paris, 1763)

Angiosperm Phylogeny Group. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants APG II. *Bot. J. Linn. Soc.* **141**, 399-436 (2003)

Avery, G. Structure and Development of the Tobacco Leaf. *Am. J. Bot.*, Vol 20, No. 9 (Nov., 1933), pp. 565-592

Bharathan, G., Janssen, B. J., Kellogg, E. A., and Sinha, N. Phylogenetic relationships and evolution of the KNOTTED class of plant homeodomain proteins. *Mol. Biol. Evol.*, 16(4):553–563. (1999)

Bharathan, G. et al. Homologies in Leaf Form Inferred from KNOXI Gene Expression During Development. *Science*. **296**, 1858 – 1860 (2002)

Bailey, I.W, Sinott, E.W. The climatic distribution of certain type of angiosperm leaves. *Am. J. Bot.* 3, 24-39 (1916)

Barnola, P. Recherches sur la dormance et la morphogénèse de quelques espèces ligneuses buissonnantes. Thèse Doct. d'Etat, Sciences Naturelles, Université de Clermont-Ferrand II (1976)

Blein, T. , Pulido, A. , Vialette-Guiraud, A. , Nikovics, K. , Morin, H. Hay, A. , Johansen, I.E. , Tsiantis, M. , Laufs, P. A Conserved Molecular Framework for Compound Leaf Development. *Science* **322**, 1835 – 1839 (2008)

Boyce, C.K., Knoll, A.H. Evolution of developmental potential and the multiple independent origins of leaves in Paleozoic vascular plants. *Paleobiology*, **28**, 70–100 (2002)

Boyce, C.K. Mechanism of laminar growth in morphologically convergent leaves and flower petals. *Int. J. Plant Sci.* 168(8):1151–1156. (2007)

Braam, J. In touch: plant responses to mechanical stimuli. *New Phytologist* **165**, 373-389 (2005)

Brunel, Nicole. Etude du déterminisme de la préséance des bourgeons le long du rameau d'un an chez le pommier (*Malus domestica* [L.] Borkh.) : approches morphologique, biochimique et moléculaire Thèse de doctorat. (2001)

Champagnat, P. Recherches sur les rameaux anticipés des végétaux ligneux. *Rev. Cytol. Biol. vég.*, 15, 1-51. (1954)

Champagnat, P. Physiologie de la croissance et de l'inhibition des bourgeons : dominance apicale et phénomènes analogues. *Encyclopedia of Plant Physiology*, 15, 1, 1106-1171. (1965)

- Clos, D. Monographie de la préfoliation, dans ses rapports avec les divers degrés de classification. (Rouget frères et Delahaut, Toulouse, 1870)
- Coutand, C. , Moulia, B. Biomechanical study of the effect of a controlled bending on tomato stem elongation: local strain sensing and spatial integration of the signal. *Journal of Experimental Botany* 51: 352 1825-1842. (2000)
- Demaine, E.D. , Demaine, M.L. & Lubiw, A. Folding and One Straight Cut Suffice. Proceedings of the 10th Annual ACM-SIAM Symposium on Discrete Algorithms 891-892 (1998)
- Article *Leaf*. *Encyclopedia Britannica* (1911)
- Dengler, N.G. , Dengler, R.E. , Kaplan, D.R.. The mechanism of plication inception in palm leaves: histogenetic observations on the pinnate leaf of *Chrysalidocarpus lutescens*. *Can. J. Bot.* **60**: 82–95. (1982)
- Dolan, L. & Poethig, R. Clonal analysis of leaf development in cotton. *Am. J. Bot.* 85(3): 315–321. (1998)
- Dumais, J. Can mechanics control pattern formation in plants? *Current Opinion in Plant Biology*. 10(1): 58-62. (2007)
- Errera, L. Über Zellformen und Seifenblasen. *Botanische Centralblatt*. 34:395-398 (1888)
- Franks, N.R. & Britton, N.F. The possible role of reaction-diffusion in leaf shape. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 267, 1295 – 1300. (2000)
- Gilbert, L.E. Ecological consequences of a coevolved mutualism between butterflies and plants. *In: Coevolution of animals and plants*, Eds. L.E. Gilbert et P.H. Raven, Univ. of Texas Press, Austin: 210- 240. (1973)
- Hallé, F. Plaidoyer pour l'arbre. Actes sud. (2006)
- Hamant, O. et al. Developmental Patterning by Mechanical Signals in Arabidopsis *Science* **322**: 1650-1655 (2008)
- Kaplan, D. R. , Dengler, N. G. & Dengler, R. E. The mechanism of plication inception in palm leaves: problem and developmental morphology. *Can. J. Bot.* **60** , 2939-2975.(1982)
- Kobayashi, H. , Kresling, B. & Vincent, J.F.V. The geometry of unfolding tree leaves.*Proc. R. Soc. Lond. B* **265**, 147-154 (1998)
- Marder, M., Sharon, E. , Roman, B., & Smith, S. Theory of the edge of leaves. *E.P.L.* **62** 498-504 (2003).
- Mc Lellan, T. Correlated evolution of leaf shape and trichomes in *Begonia dregei* (begoniaceae). *Am. J. Bot.* 92(10): 1616–1623. 2005.

- Melville, R. & Wrigley, F. A. Fenestration in the leaves of *Monstera* and its bearing on the morphogenesis and colour patterns of leaves. *Bot. J. Linn. Soc.* 62: 1-16. (1969)
- Nath, U., Crawford, B. C. W., Carpenter, R., and Coen, E. Genetic control of surface curvature. *Science*, 299(5611):1404–1407. (2003).
- Nikovics, K., Blein, T., Peaucelle, A., Ishida, T., Morin, H., Aida, M., and Laufs, P. The balance between the MIR164A and CUC2 genes controls leaf margin serration in *Arabidopsis* *Plant Cell*, 18, 2929-45. (2006)
- Nitta I, Ohsawa M. Bud structure and shoot architecture of canopy and understorey evergreen broad-leaved trees at their northern limit in East Asia. *Annals of Botany* **81**: 115–129. (1998)
- Peaucelle, A., Morin, H., Traas, J., and Laufs, P. Plants expressing a miR164-resistant CUC2 gene reveal the importance of post-meristematic maintenance of phyllotaxy in *Arabidopsis*. *Development*, 134(6):1045–1050. (2007).
- Peyronnet, R. Du canal dépendant du voltage AtVDAC-1 à l'identification de deux canaux mécanosensibles MSL9 et MSL10 sur la membrane plasmique d'*Arabidopsis thaliana*. Thèse de doctorat (2008)
- Osborne, C.P. Beerling, D.J. Lomax, B.H. Chaloner, W.G. Biophysical constraints on the origin of leaves inferred from the fossil record. *Proc Natl Acad Sci USA* , 101:10360-10362. (2004)
- Reinhardt, D., Mandel, T., and Kuhlemeier, C. Auxin regulates the initiation and radial position of plant lateral organs. *Plant Cell*, 12(4):507–518. (2000)
- Reinhardt, D., Pesce, E.-R., Stieger, P., Mandel, T., Baltensperger, K., Bennett, M., Traas, J., Friml, J., and Kuhlemeier, C. Regulation of phyllotaxis by polar auxin transport. *Nature*, 426(6964):255–260. (2003)
- Rolland-Lagan, A-G. Vein patterning in growing leaves: axes and polarities. *Current Opinion in Genetics & Development* , 18:348–353. (2008)
- Scarpella, E., Marcos, D., Friml, J., and Berleth, T. Control of leaf vascular patterning by polar auxin transport. *Genes Dev*, 20(8):1015–1027. (2006)
- Snow, M. and Snow, R. The Dorsiventrality of leaf primordia. *New Phytologist*, 58(2):188–207. (1959)
- Sussex, I. M. Experiments on the cause of dorsiventrality in leaves. *Nature*, 167(4251):651–652. (1951)
- Swartz, H, J , Geyer, A.S. , Powell, L.E, Lin, S.H.C The role of bud scales in the dormancy of apples *Journal of the American Society for Horticultural Science* (1984)
- Tsukaya, H. Mechanism of leaf-shape determination. *Annu Rev Plant Biol*, 57:477–496. (2006).
- Vernoux, T., Kronenberger, J., Grandjean, O., Laufs, P., and Traas, J. PIN-FORMED 1 regulates cell

fate at the periphery of the shoot apical meristem. *Development*, 127(23):5157–5165. (2000)

Vroemen, C. W., Mordhorst, A. P., Albrecht, C., Kwaaitaal, M. A. C. J., and de Vries, S. C. The CUP-SHAPED COTYLEDON3 gene is required for boundary and shoot meristem formation in Arabidopsis. *Plant Cell*, 15(7):1563–77. (2003)

Whaley, W.G. and Whaley, C.Y. A developmental analysis of inherited leaf patterns in *Tropaeolum*. *Amer. J. Bot.* 29: 105–194. (1942)

Sommaire

Sommaire

Remerciements

Avant-propos 11

Introduction 15

La feuille, physiologie, écologie, développement et évolution. 17

1. Morphologie et physiologie des feuilles 17

2. Evolution 18

3. Développement 19

3.1 Historique 19

3.2 Génétique du développement 20

3.2.1 Les premiers stades : apparition des primordia, polarisation et développement des nervures 20

3.2.2 Forme des feuilles 22

a. Forme de la feuille, coordination de la croissance et pli 22

b. Lobes et folioles 24

Partie I : Géométrie 29

Chapitre 1 : Organisation des bourgeons et géométrie des feuilles 31

1. Historique 31

2. Le cas des feuilles plissées 32

3. Les bourgeons sont pleins 33

4. Implications sur la forme des feuilles : le kirigami 34

5. Symétrie et pli 38

6. Qu'en reste-t-il une fois la feuille grande ? 39

7. Conclusion 41

Chapitre 2 : Effet du kirigami sur les dimensions de la feuille adulte 43

1. La feuille garde dans sa forme la mémoire de son volume dans le bourgeon 43

1.1 Plis principaux 44

1.2 Pli secondaire 45

1.3. Replier les feuilles directement à partir du contour 48

2. Liaison entre les dimensions des lobes et des creux 49

2.1 Prédiction des creux chez l'érable 49

2.2 Prédiction des lobes chez l'érable 51

2.3 Robustesse des mesures 52

2.4 Prédiction pour d'autre espèces 54

2.5 Contrôle 55

3. Conclusion 56

Chapitre 3 : Géométrie des plis, géométrie des feuilles 59

1. Influence des plis sur la forme des feuilles 59

1.1 Plis qui proviennent d'un même point et aspect des lobes principaux 59

1.2 Plis secondaires et conséquences pour la forme 61

1.3 Effet sur la forme des plis qui ne touche pas le bord 64

1.4 Géométrie des feuilles 66

2. Influence de l'orientation des plis par rapport à la surface limitante : Cas des plis tangents à l'objet limitant 66
3. Influence de la forme de l'objet limitant : Le cas du figuier 72
4. Conclusion 74

Partie II : Développement 73

Chapitre 1 : Pli et nervures : Entre mécanique et différenciation 79

1. Historique 79
2. Les plis chez l'érable : Rôle actif des nervures 80
 - a. Rôle mécanique des nervures 81
 - b. Rôle de régulateur de croissance des nervures 83
3. Forme finale des plis 85
4. Conclusion 86

Chapitre 2 : Pourquoi les bourgeons sont-ils pleins ? 89

1. Croissance des feuilles pliées 89
2. Observations 90
3. L'hypothèse du contact 92
4. Expérience 93
 - a. Méthode 93
 - b. Effet de l'enveloppe 93
 - c. Effet de la feuille opposée 94
 - d. Deux stades distincts de développements 97
 - e. La nature travaille pour nous 98
5. Discussion 99
6. Conclusion 101

Conclusion 105

Annexes 115

Annexe 0 : Le bourgeon 117

Annexe 1 : Quelques exemples représentatifs de feuilles pliées 121

Annexe 2 : Prédire les plis à partir du contour 127

Annexe 3 : Méthode de pliage numérique 133

Annexe 4 : Quelques photos de pli inversé de feuille de mûrier 139

Annexe 5 : Des plis purement mécanique : le chou rouge 143

Annexe 6 : Folioles et plis 147

Annexe 7 : Une photo de la différence entre la première génération de feuilles d'érable et la seconde 149

Annexe 8 : Les régulations par contact chez les plantes 151

Annexe 9 : La feuille de figuier 155

Annexe 10 : Une feuille dont la forme intéresse les insectes 159

Annexe 11 : Une exception la feuille de platane 161

Milieu de Culture 165

Bibliographie 167

Pli et forme des feuilles

Nous sommes partis d'une analogie inédite entre la configuration de certaines feuilles dans le bourgeon et les ribambelles de papier. Quand on plie du papier et qu'on le coupe avec des ciseaux, à chaque pli va correspondre une pointe ou un creux de la ribambelle déployée. De nombreuses feuilles adoptent la même géométrie dans le bourgeon. Le bord de la feuille est replié sur un plan comme si il avait été découpé avec des ciseaux. Pour cette raison purement géométrique, les lobes et creux de la feuille déployée correspondront exactement aux plis initiaux. Nous avons nommé ces feuilles « kirigami », ce qui veut dire plié et découpé en japonais.

La première partie de cette thèse, purement géométrique, montre à quel point les géométries des feuilles sont contraintes par leur développement plié. Nous montrons aussi que la richesse des géométries que permet le kirigami se retrouve au sein des feuilles. La deuxième partie, plus biologique, propose à la fois un mécanisme pour le développement des plis et un candidat pour les mystérieux ciseaux. Nous concluons sur l'intérêt évolutif d'une telle organisation des feuilles dans le bourgeon.

Fold and leaf shape

We have noticed an original analogy between the leaf configuration in the bud and the paper dolls. If you fold a paper sheet and cut it with scissors, each fold will give either a sinus either a lobe when you unfold it. A lot of leaves follow this geometry in the bud. The leaf margin is folded on a plane as if it had been cut with scissor For this purely geometric reason, lobes and sinuses of the unfolded leaf exactly correspond to the initial folds. We have called these leaves “kirigami”, which means fold and cut.

The purely geometric first part of this thesis shows how much the leaves geometries are constrained by their folded development. We also show that these geometries are very diverse and create very different leaves shapes. The second more biologic part proposes a mecanism for the fold development and a candidate to play the scissor role. We conclude by giving an original insight on leaf shape evolution.