



Comment les arbres tiennent-ils debout longtemps, dans un environnement fluctuant ?

Catherine Lenne

► To cite this version:

Catherine Lenne. Comment les arbres tiennent-ils debout longtemps, dans un environnement fluctuant ?. Digitalis, 2014, 10, pp.23-33. hal-01269085

HAL Id: hal-01269085

<https://hal.science/hal-01269085>

Submitted on 27 May 2020

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.

Comment les arbres tiennent-ils debout longtemps, dans un environnement fluctuant ?

PAR CATHERINE LENNE

Mots clés : arbre, bois, verticalité, gravité, vent, croissance, thigmomorphogenèse, redressement, mouvements, bois de tension.

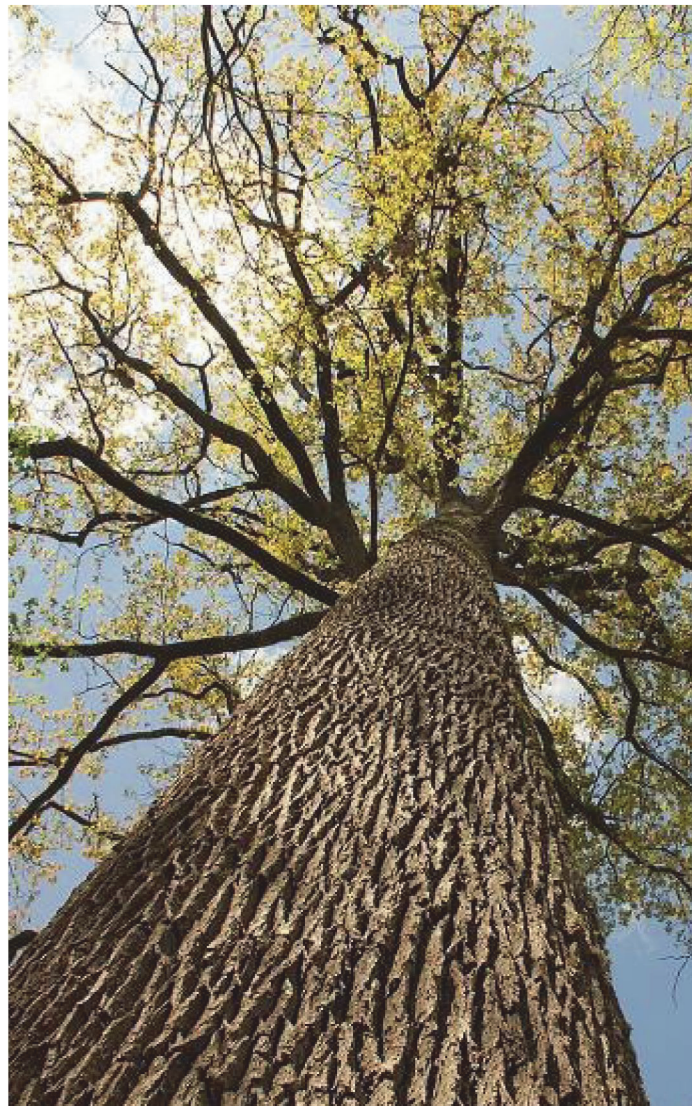


Fig. 1 - Droit comme un « i » pour le tronc de ce chêne pluricentenaire.

Etre un arbre, un défi mécanique permanent

Les arbres sont des êtres vivants terrestres, dressés dans le milieu aérien (Fig. 1), sessiles (c'est-à-dire

fixés au sol, par leurs racines) et pérennes. Ce sont en effet des plantes vivaces, dont l'appareil végétatif (le « corps » de la plante, en dehors des fleurs et des fruits) persiste pendant la mauvaise saison. Celle-ci, sous nos latitudes, est l'hiver et son cortège de froid, de gel, de manque d'eau et de lumière. Leur fonctionnement pendant cette période est ralenti.

Leurs troncs et branches, mais aussi leurs racines, sont protégés d'épaisses écorces de liège qui les protègent du gel et de la déshydratation. La chute des feuilles à l'automne pour les feuillus, ainsi que le processus de dormance pour les bourgeons et les tissus juvéniles de l'arbre, complètent cette adaptation des arbres à l'hiver. L'arbre affiche donc sa présence à travers les saisons, par son tronc et ses branches, immuable, droit et résistant aux vents, aux agressions climatiques et au temps. De par sa pérennité à travers les saisons et à cause de sa longévité souvent supérieure à la nôtre (de 30 ans

nouvelles couches de bois (nous en détaillerons les mécanismes plus loin). Cette croissance perpétuelle, dite indéfinie, représente pour l'individu une augmentation permanente de biomasse et une expansion continue de ses mensurations. L'environnement *interne* de l'arbre est donc lui aussi fluctuant. Soulignons ici que la croissance de l'arbre, que ce soit l'allongement et la ramification des branches par le fonctionnement des bourgeons ou que ce soit l'épaississement des axes par dépôt de bois, est une croissance additive : les nouvelles structures (jeunes branches, nouveau cerne annuel)

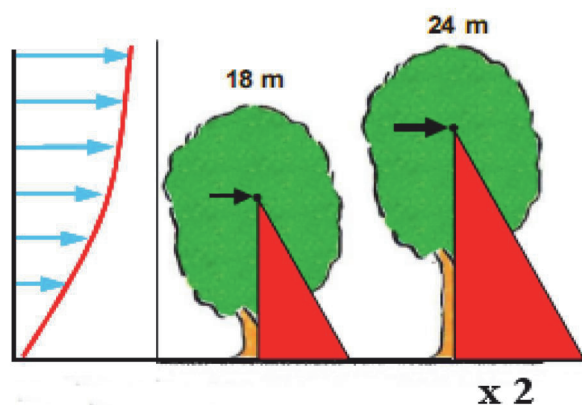


Fig. 2 - Intensité de la force exercée par le vent sur le tronc des arbres.

A gauche, les flèches bleues montrent l'intensité du vent à différentes hauteurs du tronc. Les triangles rouges sur les arbres illustrent l'intensité de l'effet bras de levier au pied de l'arbre (plus le côté horizontal du triangle est long, plus cet effet est fort).

pour le bouleau à près de 5000 ans pour des pins de Californie, en passant par le chêne pluricentenaire ou les oliviers de plus de 2000 ans du jardin de Gethsémani...), l'arbre semble éternel.

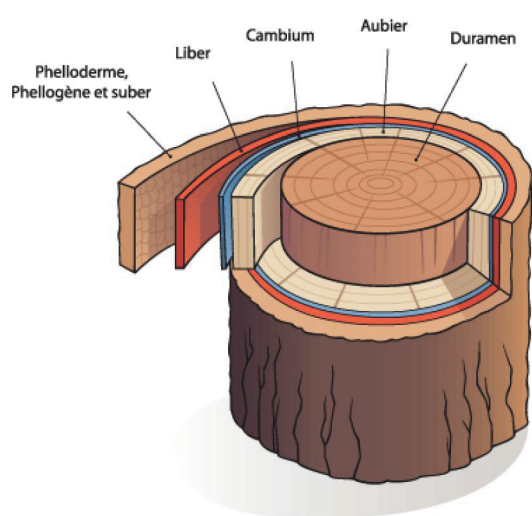
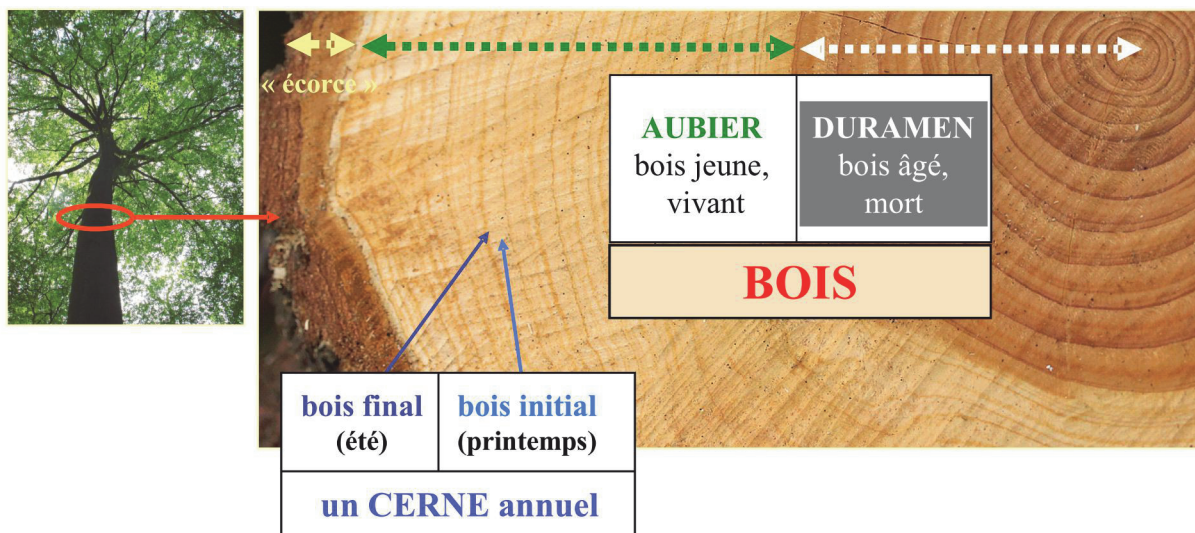
Pourtant, étant fixé au sol et ne pouvant se soustraire à son environnement, il est soumis à toutes les agressions extérieures. L'environnement *extérieur* fluctuant est un premier facteur menaçant son intégrité et son port érigé. Que le vent souffle trop fort, en rafale, et c'est la casse inattendue. Les tempêtes mémorables de 1999, ou plus récemment la tempête Xynthia sur la façade ouest du pays, ont couché au sol des hectares entiers de forêts, à la consternation générale : les arbres, par leur stabilité mécanique et leur longévité, sont en effet porteurs dans l'imagerie populaire d'une valeur patrimoniale, économique, paysagère et affective très forte.

L'architecture érigée de l'arbre en fait une structure d'élévation des capteurs solaires que sont les feuilles. De plus, il croît et se développe pendant toute sa vie, sans jamais s'arrêter : ses branches s'allongent et se ramifient à chaque printemps par fonctionnement des bourgeons, ses tronc, branches et racines s'épaississent chaque année par fabrication de

s'ajoutent aux structures existantes, ce qui permet un incrément annuel des structures participant à la construction de l'arbre et à l'acquisition de son architecture.

De plus en plus grand, de plus en plus large, de plus en plus ramifié, l'arbre est un véritable défi à la gravité et au vent : structure élancée, il offre par son houppier (l'ensemble de sa ramure) une grande prise au vent. A cause de cette voilure élargie par la croissance au fil des années et à cause de l'augmentation de la hauteur de l'arbre, la force exercée par le vent au niveau du houppier se traduit par un effet « bras de levier » très intense à la base du tronc, d'autant plus fort que le tronc est haut : pour une élévation de 30 % d'un arbre (de 18 m à 24 m), l'intensité de la force exercée à la base du tronc est doublée ! (Fig. 2). De même, le poids propre des branches, en épaississement continu avec l'âge, accentue petit à petit leur effet « bras de levier » sur le tronc.

L'arbre est donc confronté à un double problème : celui de croître et se construire en se maintenant debout malgré le poids fluctuant de sa structure et



Le cambium (bleu), générateur du bois vers l'intérieur du tronc, est situé sous l'écorce (formée du liber et du liège (ou suber)). Le bois est formé du duramen au coeur de l'arbre et de l'aubier en périphérie.

Fig. 3 - Coupe d'une souche de tronc d'arbre.

http://www.afd-ld.org/~fdp_bio/content.php?page=tissus_vegetaux&skin=modiia

malgré la gravité, et celui de résister aux caprices climatiques, le vent en particulier qui menace son port érigé en exerçant des forces colossales sur son tronc et ses branches. Pour résoudre cette équation, chacun sait intuitivement que l'arbre en prenant de l'âge élargit son tronc et ses branches principales en fabriquant du bois, et assure son assise en enfonçant ses racines dans le sol. Il adapte donc son diamètre (et donc sa croissance) à son environnement mécanique intérieur et extérieur. Il perçoit donc les efforts subis liés au vent et à sa masse croissante et il y répond activement, en adaptant sa réponse à l'intensité des stimuli, selon le site où il se développe (force du vent, pente, instabilité du terrain...). Croître sous le vent, se tenir et se maintenir debout tout en se

dimensionnant en fonction de la situation, c'est un défi mécanique permanent relevé par les arbres !

Se tenir debout en se dotant d'un squelette porteur

L'air est un milieu peu dense, non porteur. Tout être érigé dans l'air doit donc posséder un squelette porteur, suffisamment résistant pour lutter contre la gravité et la faible densité de l'air et suffisamment léger pour atteindre de grandes tailles. Or le bois est

le tissu majoritaire emplissant les axes de l'arbre, tronc, branches, grosses racines. Pourquoi le bois est-il le matériau mécaniquement idéal pour se tenir debout dans le milieu aérien ?

Le bois est un tissu vivant, se déposant annuellement dans les axes sous forme de cernes concentriques (Fig. 3). Chaque cerne de bois est formé d'une épaisseur de bois initial, mis en place au printemps, et d'une épaisseur de bois final, mis en place en été, avant l'entrée de l'arbre en dormance. Le cœur du tronc ou de la branche est formé des cernes les plus âgés, les premiers mis en place par l'arbre dans sa jeunesse, tandis que les cernes les plus récents se trouvent à la périphérie. En effet, le bois est fabriqué par une fine couche de cellules juvéniles, aux divisions nombreuses, un méristème appelé cambium. Il se trouve à la périphérie du tronc, coïncé entre la pellicule de l'écorce (qui contient les tissus conducteurs de la sève sucrée, le liber, et du liège protecteur à l'extérieur) et le bois. Ce cylindre de cellules en division fabrique sur sa face extérieure des cellules qui se différencient en liber et sur sa face intérieure en bois. Son fonctionnement est rythmé par les années : la production d'une saison de croissance (du printemps à l'été) constitue les cernes bien visibles dans le bois. Plus tard, avec le temps, le bois ancien se transforme : il meurt et durcit au cœur du tronc, c'est le bois de cœur ou duramen. Le bois jeune encore vivant qui recouvre le duramen est l'aubier. D'un point de vue mécanique, le duramen fortement induré forme le cœur du squelette de l'arbre, un axe central particulièrement rigide.

A l'échelle microscopique, le bois apparaît comme un matériau cellulaire complexe (Fig. 4). Trois types

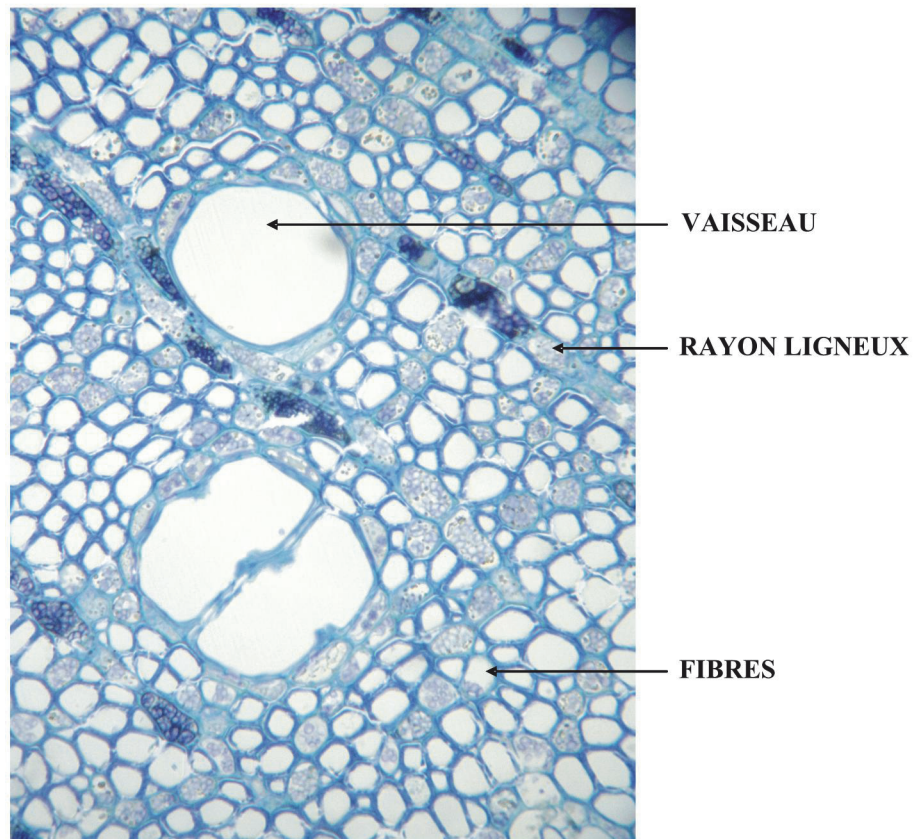


Fig. 4 - Coupe transversale de bois de noyer (*Juglans regia*, Juglandacées), x 400.

cellulaires s'assemblent dans le bois des feuillus :
 - des *vaisseaux*, conduits cellulaires vidés de leur contenu, morts, qui assurent la conduction de l'eau dans l'arbre, des racines où elle est puisée dans le sol jusqu'aux feuilles où elle est vaporisée, le flux circulant rapidement sous tension ;
 - des *fibres*, cellules aux formes élancées, fusiformes (en forme de fuseau), mortes et aux parois épaissies ;
 - des *rayons ligneux*, seules cellules vivantes du bois d'aubier, se remplissant des sucres fabriqués par les feuilles lors de la photosynthèse. Les rayons sont les "greniers à blé" de l'arbre, dans lesquels les réserves carbonées sont stockées sous forme de grains d'amidon. Elles sont mobilisées ponctuellement au cours de l'hiver pour limiter les risques de gel des branches et troncs, et massivement au printemps lors du débourrement synchronisé des bourgeons et la reprise de la croissance.

Mécaniquement parlant, le bois est « le matériau idéal », formidable invention de l'évolution, apparue il y a environ 400 millions d'années avec les premiers arbres du Dévonien. C'est en effet un matériau *rigide, résistant et léger*. Pourquoi ?

- La *rigidité* d'un matériau exprime son **comportement de déformation** face à un effort : plus un matériau est rigide, plus il peut subir d'efforts de traction ou de compression avant de se déformer. La rigidité du bois est liée à l'architecture moléculaire

solidité qui permet de supporter les charges, les poids. Le bois est résistant grâce à l'assemblage de ses cellules. Les vaisseaux et les fibres, cellules allongées longitudinalement (le long de l'axe de la branche), forment le système dit vertical. Les cellules des rayons ligneux au contraire sont courtes dans

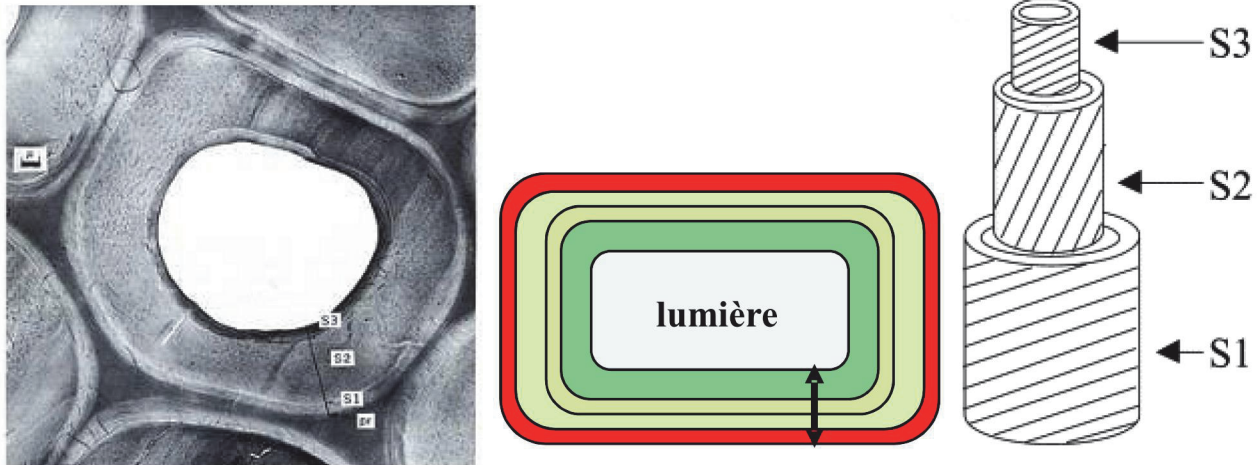


Fig. 5 - Constitution de la paroi d'une fibre de bois, microscopie électronique x 1000.

En rouge, paroi primaire (la première formée et la plus fine), en vert, paroi secondaire, la plus épaisse. S1, S2, S3 forment des sous-couches dans lesquelles l'angle des microfibrilles de cellulose change (hachures).

des parois des cellules. La paroi cellulaire végétale est une sorte de « mur » en béton armé dont la cellule s'entoure lorsqu'elle est vivante : des câbles de cellulose sont étroitement assemblés en microfibrilles, lesquelles sont noyées dans un ciment, une gelée plus ou moins hydratée selon l'âge de la cellule et contenant polysaccharides et protéines. Lorsque la cellule de bois se met en place (Fig. 5), elle construit sa paroi qui s'épaissit très vite par dépôts successifs de couches de cellulose + gel (sous-couches nommées S1, S2, S3). Or l'orientation des microfibrilles de cellulose par rapport à l'axe allongé de la cellule change d'une sous-couche à l'autre, l'ensemble constituant une sorte de contreplaqué rigide naturel. De plus, toutes les parois des cellules du bois sont incrustées d'une substance supplémentaire, la lignine, un polymère hautement complexe de polyphénols qui augmente encore la rigidité pariétale. La lignification du bois associée à l'assemblage des sous-couches pariétales explique la rigidité du bois.

- La *résistance* d'un matériau en mécanique définit la **limite à la rupture**. Plus un matériau est résistant, plus on peut exercer une forte traction sur lui avant qu'il ne rompe. Cette résistance traduit une certaine

l'axe de la branche et allongées transversalement, parallèlement au diamètre de la branche. Elles forment un deuxième système cellulaire, dit système horizontal (Fig. 6). Les deux systèmes, vertical et horizontal, s'entrecroisent intimement dans le bois, selon le principe du tenon et de la mortaise, ou encore selon celui des fils de chaîne et des fils de trame sur un métier à tisser. Le système entrecroisé du bois explique la bonne résistance du matériau.

- Enfin, la *légèreté* du matériau est illustrée aisément par les nombreuses lumières qui emplissent le bois, gros trous des vaisseaux et petits trous des fibres. Cette porosité élevée induit la légèreté du matériau.

L'arbre se tient donc debout longtemps grâce à son squelette en bois. Rigidité, résistance et légèreté sont trois caractéristiques mécaniques de ce matériau, adaptées à la réalisation de hautes et fines colonnes de bois élancées vers le ciel.

Se tenir debout tout en se dimensionnant : une croissance « intelligente ».

Selon sa situation, le site où il vit et les contraintes qu'il subit, l'arbre adapte sa corpulence (sa hauteur,

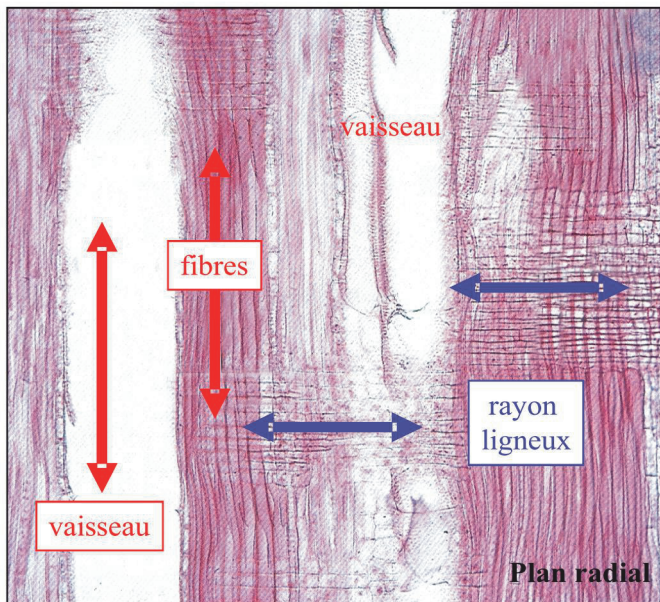


Fig. 6 - Coupe longitudinale radiale de bois de frêne (*Fraxinus excelsior*, Oléacées), x 400.

La coupe est un fin « copeau » de bois réalisé parallèlement au diamètre d'une branche.

Le système cellulaire vertical (en rouge : vaisseaux et fibres) et le système cellulaire horizontal (en bleu : rayons ligneux) s'entrecroisent perpendiculairement dans le bois.



Fig. 7 - La thigmomorphogenèse en images. Au-dessus, un champ de luzerne dans lequel un carré métallique entravant la course des tiges au vent a été placé. Au-dessous, de jeunes plants fruitiers (merisiers) fléchis une fois par heure (bac de gauche) ou pas (bac de droite), pendant 3 semaines. La plante soumise à une contrainte mécanique externe forte (le vent dans le champ de luzerne ou la flexion répétée de la tige dans la serre) pousse moins haut que les témoins non sollicités. Les tiges fléchies sont aussi plus larges (plus épaisses) et le port général de la plante sollicitée est plus trapu.

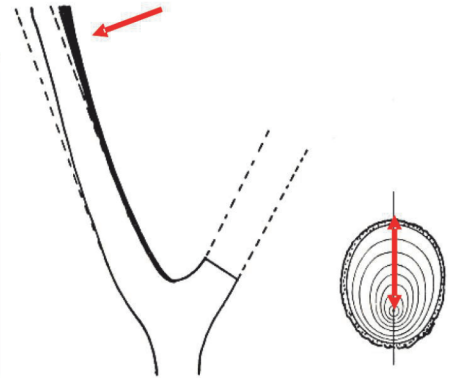
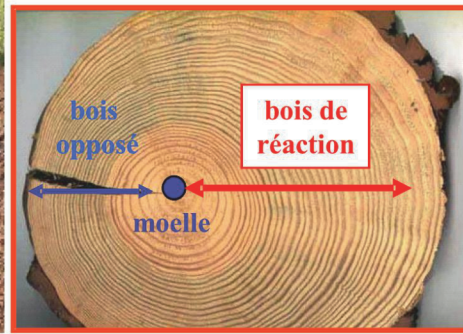


l'envergure de son houppier, l'épaisseur de ses axes) aux contraintes mécaniques qu'il subit, qu'elles soient extérieures ou intérieures. En effet, la forme étalée d'un arbre isolé en plein pré ou celle de la même essence plantée en futaie et élancée n'est évidemment pas la même. La croissance n'est donc pas régulière et indépendante, uniquement gouvernée par les gènes de l'arbre, elle est aussi modulée par de nombreux facteurs. La *thigmomorphogenèse* (du grec *thigmo-* = « toucher » et *-morphogenèse* « acquisition de la forme ») désigne chez les plantes l'art de pousser et d'acquiescer une forme en prenant en compte son environnement mécanique. Elle s'observe facilement en image (Fig. 7) : une plante module sa forme grâce à sa croissance, en réponse à tout ce qui la « touche » mécaniquement : flexion par le vent mais aussi gravité, poids propre des branches, impact de la pluie...

L'arbre ressent les sollicitations mécaniques et y répond en adaptant sa croissance primaire (par le fonctionnement de ses bourgeons) et secondaire (par le fonctionnement du cambium). L'arbre a donc le sens mécanique. Il se « mesure » au vent et adapte son développement en conséquence, en régulant son dimensionnement par une répartition adaptée de sa biomasse (par exemple faire plus de racines et améliorer l'ancrage au sol, augmenter le diamètre du tronc à la base pour résister au vent et lutter contre l'effet bras de levier, adopter une forme plus trapue pour opposer moins de résistance au vent...). Au bilan, l'arbre grandit en adaptant continuellement sa corpulence.



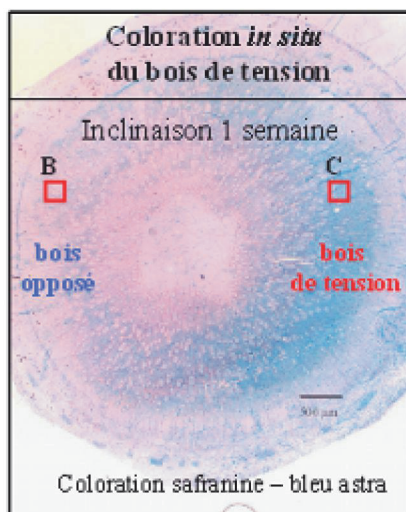
Fig. 8 - Le redressement des troncs. Le bois de réaction dans un tronc incliné de feuillu se dépose sur le dessus du tronc (sur la face concave de la courbure) et le tire vers le haut. C'est un bois dit de tension.



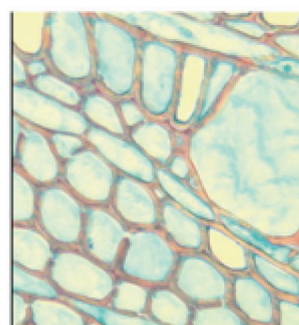
Se maintenir debout longtemps en se redressant

On a vu que la croissance d'un arbre est un processus additif, qui ajoute aux structures existantes des structures nouvelles. Ainsi, le nouveau cerne de bois vient épouser étroitement les anciens, les recouvrant d'une « peau » supplémentaire. Or, la croissance ajoute de la charge (du poids) à la branche et augmente sa portée et son effet bras de levier sur le

tronc. Ceci conduit à une flexion de la branche, qui s'accroît avec la croissance. L'apport de nouvelles couches de matériau rigide tendant à fixer toute flexion, la croissance devrait figer petit à petit la forme de la branche et celle-ci se courber inexorablement vers le sol. En d'autres termes, tous les arbres devraient être « pleureurs », ce qui n'est évidemment pas le cas, et la forme dressée des troncs ne serait pas spontanée. Un tronc poussant dans une pente parvient pourtant, au prix d'une courbure élégante à la base du tronc, à se redresser et à pousser à la verticale, « droit comme un i » (Fig. 8). Force est de constater qu'un processus interne lui permet de corriger ses flexions et sa posture et de tendre vers la



A



B



C

Fig. 9 - Visualisation du bois de tension dans un tronc incliné. A - Coupe transversale dans une tige de jeune peuplier incliné à 45° pendant 1 semaine (x 20). B - Détail dans le bois opposé. C - Détail dans le bois de tension.

La coloration safranine-bleu astra colore en bleu la cellulose, en rose la lignine.

verticale. Pour se redresser, une action motrice est nécessaire, comme nous le faisons avec nos muscles commandés par nos nerfs, sous le contrôle général de notre cerveau. Mais dans un arbre, pas de muscles donc pas de motricité possible ? Quoi que ...

Si l'on coupe à la base un arbre incliné dans une pente, on observe que la moelle est excentrée et que les cernes de bois du côté concave de la courbure du tronc sont plus larges que de l'autre côté (Fig. 8).

Ce bois est appelé bois de réaction car il est fabriqué en réponse à l'inclinaison du tronc. Au microscope, dans des tiges de jeunes peupliers qu'on a inclinées pendant 1 semaine, on met en évidence grâce à une coloration spécifique des constituants pariétaux, un croissant bleu de cellulose mis en place par le nouveau bois, en réponse à l'inclinaison (Fig. 9A).

En faisant un zoom sur le croissant bleu (Fig. 9C), on constate que ce sont les fibres de ce nouveau bois formé pendant la semaine de stimulation mécanique, qui sont emplies, dans la lumière cellulaire, d'une couche de matériau colorée en bleu, purement cellulosique. Cette couche, à cause de son aspect, est appelée couche gélatineuse ou « couche G ». La particularité structurale de la couche G est l'orientation des microfibrilles de cellulose qui la composent. Elles sont quasi parallèles à l'axe longitudinal des cellules (Fig. 10). Dans le bois opposé, les microfibrilles, elles, sont obliques par

rapport à l'axe longitudinal des fibres.

Lors de la maturation du bois, les microfibrilles de cellulose se rétractent longitudinalement dans toutes les fibres, et plus fortement dans les fibres G où elles sont parallèles à l'axe d'allongement des cellules. De plus, comme les cellules dans le bois se trouvent dans un environnement mécanique contraint (les fibres de bois ne sont pas isolées mais « collées » fortement à leurs voisines), elles ne peuvent physiquement se raccourcir et engendrent alors une formidable tension mécanique, plus forte du côté bois de tension que du côté opposé. Les fibres G agissent comme de multiples petits haubans à l'intérieur du bois de tension. La conséquence est le redressement progressif par courbure du tronc, un mouvement lent qui est donc lié à de la croissance secondaire par dépôt de bois et dont le moteur est le retrait longitudinal des fibres (Fig. 10).

Cependant, si l'arbre se courbe au cours de son redressement, on constate pourtant qu'avec le temps, son tronc courbé redevient rectiligne. C'est parce qu'il y a dépôt de bois de tension plus haut, sur la face opposée à la première, qui engendre une décourbure progressive. Celle-ci se propage vers la base du tronc, ce qui rectifie la ligne du tronc. Au final, grâce à la courbure et la décourbure de l'axe par dépôts opposés de bois de tension, le tronc incliné retrouve la verticalité et la rectitude.

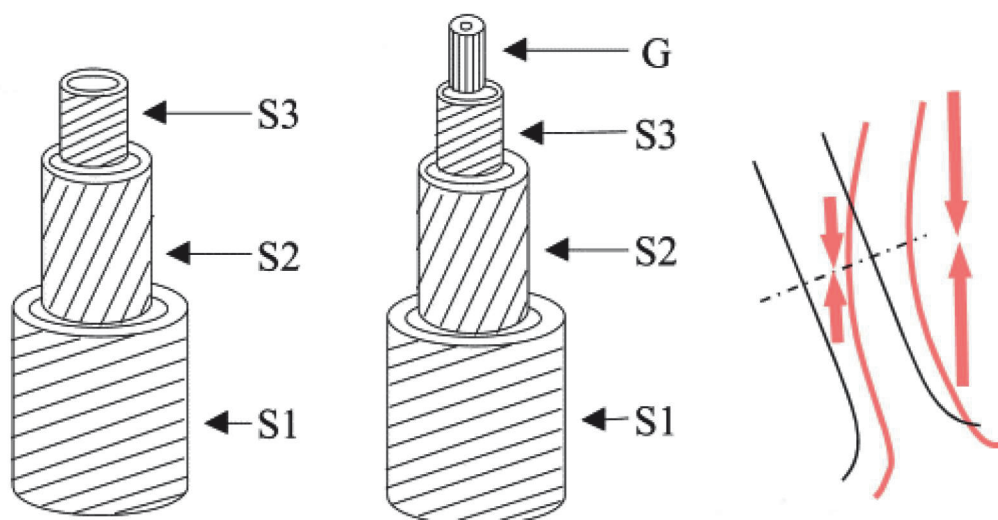


Fig. 10 - Orientation des microfibrilles de cellulose (figurées en hachurés) dans les parois des fibres de bois opposé (gauche) ou de bois de tension (droite). Le redressement du tronc est lié à une plus forte tension générée dans le bois de tension que dans le bois opposé (les forces de tension générées sont visualisées par les flèches rouges).

Le bois est donc à la fois le système porteur de l'arbre (son squelette) et le système moteur pour les mouvements de redressement de l'arbre (ses muscles) : deux fonctions en un seul tissu, un « système deux en un » qui témoigne de la parcimonie de la stratégie végétale lors de la conquête du milieu terrestre.

Se maintenir debout longtemps en contrôlant sa posture

Reste à comprendre comment l'arbre perçoit qu'il est incliné et comment il contrôle son redressement à la verticale et son retour à la rectitude. Pour cela, faisons un détour par l'homme, animal érigé lui aussi. Nous nous tenons debout grâce au fonctionnement permanent des muscles antagonistes de nos jambes. Ceux-ci se relâchent ou se contractent en alternance afin de corriger imperceptiblement notre position debout et nous maintenir à la verticale. Pour contrôler ce processus, nous possédons un système de perception de la posture très performant, intégrant au niveau du cervelet deux fonctions complémentaires : la *graviperception* (perception du sens de la verticale) et la *proprioception* (étymologiquement « perception de la configuration géométrique du corps », c'est-à-dire perception de la position de nos membres dans l'espace). Pour le premier, de petits « cailloux », les otolithes, situés dans le canal vestibulaire de l'oreille interne et baignant dans une gelée de lymphe, pèsent sur des cellules sensorielles ciliées. Celles-ci, excitées par la

pression exercée par les otolithes, envoient des signaux électriques au cerveau. Pour le deuxième, des mécanosenseurs situés dans nos muscles et nos tendons ainsi que sous la voûte plantaire, captent et transmettent au cervelet la position dans l'espace de nos membres, ce qui nous permet de boire un verre les yeux fermés en trouvant naturellement notre bouche.

Il est connu depuis les travaux de Darwin au XIX^{ème} siècle qu'une plante placée à l'horizontale se courbe et se redresse rapidement grâce à des mouvements de croissance différentielle : les cellules de la face inférieure de la tige horizontale s'allongent plus vite que les cellules de la face opposée. Elle est donc capable de « sentir » le sens de la gravité, faisant comme l'homme de la *graviperception*, et d'y répondre par une croissance cellulaire adaptée. Elle fait du gravitropisme négatif (à l'inverse de l'orientation du champ gravitationnel ; les racines, elles, font l'inverse, du gravitropisme positif, en s'enfonçant à la verticale dans le sol).

On a trouvé dans certaines cellules des tiges herbacées ou ligneuses de gros grains d'amidon qui pèsent sur le fond de cellules vivantes situées dans l'écorce (Fig. 11). Ces amyloplastes se comportent comme les otolithes de notre oreille interne. Leur pression sur la membrane des cellules (la fine « peau » qui limite la cellule vivante à l'intérieur du cadre pariétal) provoquerait une tension membranaire qui induirait l'ouverture de petits canaux ioniques, sortes de portes protéiques qui laissent passer de petits composés chargés (des ions), créant ainsi des micro-courants électriques. Ces

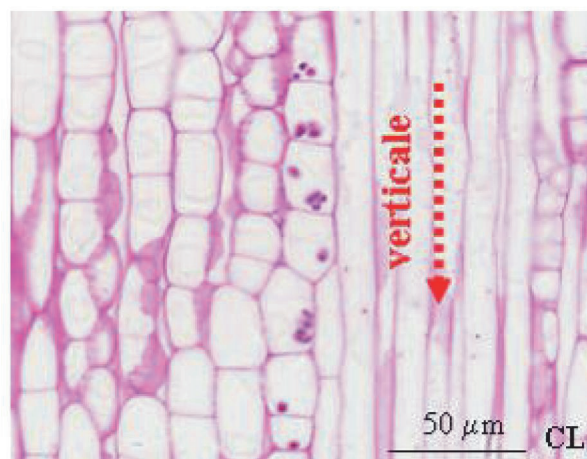


Fig. 11 - Position des amyloplastes « otolithes » dans les cellules de l'écorce d'un jeune peuplier vertical, observée en coupe longitudinale au microscope.

canaux mécanosensibles existent dans tout le vivant, hérités du passé bactérien de tous les animaux et végétaux. Bien que la transmission de l'information ne soit pas encore complètement élucidée chez les plantes, les courants électriques générés se propagent aux cellules voisines, véhiculant vraisemblablement l'information « graviperception » jusqu'aux cellules impliquées dans la réponse de croissance.

Jusqu'en 2013, les modèles de redressement des tiges à la verticale (comme ceux des racines d'ailleurs) ne prenaient en compte que la graviperception pour expliquer le mécanisme. A Clermont-Ferrand, au laboratoire PIAF qui associe des chercheurs de l'INRA (Institut National de Recherche Agronomique) et des enseignants-chercheurs de l'Université Blaise Pascal, l'équipe MECA étudie les réponses des arbres aux signaux mécaniques de l'environnement. En collaboration avec des mathématiciens de l'Ecole Polytechnique à Paris, ils ont modélisé le redressement d'un arbre sur un ordinateur afin de comprendre quels facteurs entraient dans le contrôle de la posture (Fig. 12).

Ils sont partis de la bibliographie existante qui ne prenait en compte que la graviperception (la perception par le tronc de son angle d'inclinaison par rapport à la verticale) et ont produit un premier modèle dit modèle « A » (A pour Angle). Le modèle engendre un axe qui se redresse par courbure de sa

base puis décourbure un peu plus haut mais courbures et décourbures se succèdent le long de l'axe, produisant un arbre qui ondule indéfiniment autour de la verticale sans jamais s'y fixer (Fig. 12A). Le modèle A n'est donc pas suffisant pour décrire le redressement à la verticale d'un tronc.

Pour obtenir le redressement vertical rectiligne observé dans la nature, il faut supposer que la courbure est rectifiée en continu en tout point de la tige et qu'un mécanisme correcteur permet à la plante de contrôler sa posture. Il s'agit du phénomène de proprioception, comparable à celui rencontré chez les animaux et les humains, même s'il est fondé sur des mécanismes locaux et non sur un traitement nerveux central. Après avoir incorporé une telle proprioception à leur modèle, appelé alors modèle « AC » (A pour angle, C pour courbure), les chercheurs ont simulé le redressement de 11 espèces de plantes à fleurs terrestres, qu'ils ont filmé et quantifié par ailleurs. Leur simulation a reproduit fidèlement le redressement de toutes les tiges, de la minuscule germination du blé aux troncs de peupliers.

Ainsi, la coordination de millions de cellules motrices est possible par la combinaison d'une perception locale de l'inclinaison et de la courbure de l'axe. Les plantes réajustent leur posture en permanence, en réponse à la gravité et à leur propre déformation

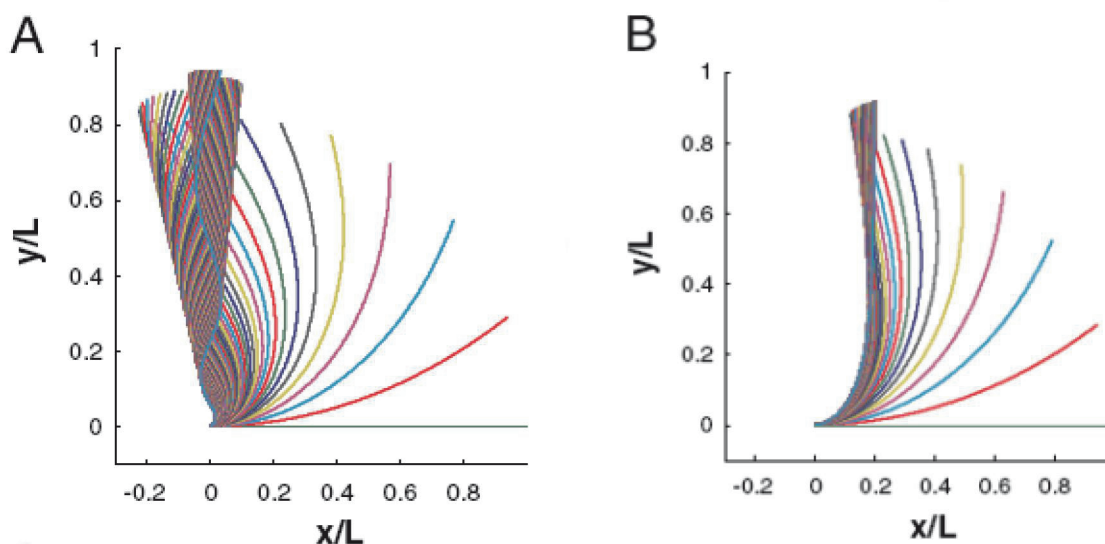


Fig. 12 - Modélisation du redressement à la verticale d'un axe horizontal. Les traits de couleur indiquent les positions successives de l'axe et sa courbure au cours du redressement. **A - Modèle A :** seule la graviperception est prise en compte. En se courbant et se décourbant successivement, l'axe oscille indéfiniment autour de la verticale sans jamais s'y fixer. **B - Modèle AC :** graviperception et proprioception sont prises en compte. L'axe se courbe par sa base et se décourbe par son sommet jusqu'à retrouver une position verticale et rectiligne.

(courbure), montrant qu'elles sont capables d'intégrer plusieurs signaux pour conduire à une véritable coordination de leurs mouvements. Ces découvertes récentes laissent loin derrière l'idée préconçue héritée du passé que les plantes, « ça ne bouge pas » !

Références

PUBLICATIONS EN FRANÇAIS :

Muller X. 2007. Les arbres possèdent un vrai sens de l'équilibre. *Science & Vie* 1077 : 82-86.

Mouliat B., Brunel N., Coutand C., Fournier-Leblanc N., Franchel J., Lenne C., Roedel-Drevet P., Julien J.L.

2009. Des arbres qui tiennent debout longtemps dans un environnement de plus en plus fluctuant. *Revue d'Auvergne*.

Larousserie D. 2012. Arbres, des formes et des forces. *Cahiers du Monde* 21031 (1er septembre).

Mouliat B. (interviewé), Mangin L. (interviewer). 2012. Les plantes sont sensibles aussi bien aux informations extérieures qu'à celles, intérieures, qui les renseignent sur leur état. *Pour la Science* 77 (octobre-décembre) : 22-23.

Lenne C., Bodeau O., Mouliat B. 2014. Percevoir et bouger : les plantes aussi ! *Pour la Science* 438 (avril) : 40-47.

PUBLICATIONS SCIENTIFIQUES EN ANGLAIS :

Mouliat B., Coutand C., Lenne C. 2006. Posture control and skeletal mechanical acclimation in terrestrial plants. Implications for mechanical modelling of plant architecture. *Am. J. Bot.* : 93 (10) 1477-1489.

Bastien R., Bohr T., Mouliat B., Douady S. 2013. Unifying model of shoot gravitropism reveals proprioception as a central feature of posture control in plants. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 110 (2) : 755-760.

Bon de commande des publications de Digitalis

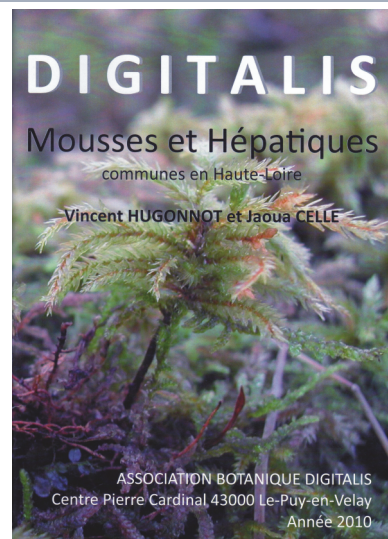
A envoyer à :

Hélène MUHLHOFF, 3 rue des Vignots 63119 CHATEAUGAY

Chèque (revues + frais de port) à l'ordre de DIGITALIS

REVUE DIGITALIS	PRIX (€)	QUANTITE	TOTAL
N° 1 (2002)	8		
N° 2 (2003)	8		
N° 3 (2004)	8		
N° 4 (2005)	8		
N° 5 (2006)	8		
N° 6 (2007)	8		
N° 7 (2008)	8		
N° 8 (2009)	8		
N° 9 (2012)	10		
Carex d'Auvergne (spécial 2013) par R. Portal et M. Tort. 196 p.	25 € + 5,50 € de port		
Des plantes et des hommes en Auvergne (spécial 2011)	10		
Mousses et Hépatiques communes de Haute-Loire (spécial 2010) par V. Hugonnot et J. Celle	18		
Astéracées liguliflores	10		
Hommage à Ernest Grenier (Brochure 2011)	10		
Bernard VIGIER	épuisé		
Les Fruits	épuisé		
Frais de port (France métropolitaine) : 1 revue CAREX équivaut à 2 numéros. 1 numéro : 3,50€ ; 2 numéros : 5,50€ ; 3 numéros : 6,50€ ; 4 à 6 numéros : 11,00€ ; autres cas : contacter la trésorière.			
		TOTAL :	
Adresse de livraison : Nom, n°, rue, code postal, ville, pays			

mail :@.....



ASTÉRACÉES LIGULIFLORES

Robert PORTAL



DIGITALIS
2006

Sommaires sur le blog de la revue <http://bulletindigitalis43.blogspot.com>