Formes et mouvements gravitropiques des tiges végétales: Modèle universel et phénotypage

Renaud Bastien

▶ **To cite this version:**

Renaud Bastien. Formes et mouvements gravitropiques des tiges végétales: Modèle universel et phénotypage. Biomécanique [physics.med-ph]. Université Paris-Diderot - Paris VII, 2010. Français. NNT : 2010PA077241 . tel-00764999

HAL Id: tel-00764999

https://theses.hal.science/tel-00764999

Submitted on 13 Dec 2012

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

UNIVERSITÉ PARIS DIDEROT (Paris 7)
École Doctorale Frontières Du Vivant

Laboratoire Matière et Systèmes Complexes
Laboratoire de Physique et Physiologie Intégratives
de l'Arbre Fruitier et Forestier

THÈSE DE DOCTORAT
Sciences du Vivant

Présentée par
Renaud BASTIEN

Formes et mouvements gravitropiques des tiges végétales:
Modèle universel et phénotypage

Soutenue le 14 octobre 2010 devant le jury composé de

Tancrède Alméras	Examinateur
Arezki Boudaoud	Rapporteur
Stéphane Douady	Directeur de thèse
Yoël Forterre	Examinateur
Meriem Fournier	Invitée
Olivier Hamant	Examinateur
Herman Höfte	Rapporteur
Bruno Moulia	Directeur de thèse

La beauté appartient à la forme, et toute forme a son origine dans un mouvement qui la trace : la forme n'est que du mouvement enregistré.

Henri Bergson

Résumé

La plupart des plantes maintiennent activement une posture érigée (principalement verticale et rectiligne) de tout ou partie de leur système aérien. Pour réaliser cela, les tiges développent des mouvements complexes. Lorsqu'une plante est penchée par rapport à la verticale en l'absence de la lumière, elle va se courber de sorte à se redresser. Des formes transitoires sont alors observées, différentes suivant les espèces, certaines ne dépassant jamais localement la verticale, lorsque d'autres présentent des formes en C, voire en S. Nous avons développé un modèle dynamique minimal qui ne dépend que de deux termes. Le premier terme, graviceptif, amène la tige à se courber vers le haut, tant qu'elle n'est pas verticale, et le deuxième, proprioceptif, tend au contraire à réduire la courbure pour maintenir la tige rectiligne. Un équilibre gravipropriocceptif, entre la verticalité et la courbure de la plante, est alors atteint.

Un nombre sans dimension, B, rapport des sensibilités relatives, permet de décrire à la fois la dynamique et la forme d'équilibre et ainsi de comparer des espèces présentant des échelles très différentes, en taille ou en temps. Une estimation de B à partir de la mesure de la longueur en croissance et de la longueur de la zone courbée sur la forme finale, et de caractérisations simples des formes transitoires montrent que le modèle gravipropriocceptif capture bien les différentes transitions possibles. Cela permet de proposer un protocole simple de phénotypage des plantes.

Une analyse cinématique fine de la croissance élongationelle et des courbures liées à la croissance différentielle met en évidence d'autres effets plus subtils, comme un comportement oscillatoire propagatif couplé entre vitesse de croissance élongationelle et courbure-décourbure active. Cela suggère une régulation plus fine, probablement en lien avec le transport polarisé d'auxine et une croissance cellulaire rythmique.

Abstract

Most of the plants are mostly vertical and straight on all or a part of their aerial systems. To reach this postural shape, stems display complex movements related to environmental perceptions, gravity for instance, or internal perceptions, the own deformation of the organ. When a stem is tilted from the vertical, without light, it starts to curve locally in order to align each part of its axis vertically. During this movement, different transitory shapes can be observed, depending on the species. Some stems never overshoot the vertical whereas others display C-shape or even S-shape. A minimal dynamical modelling of the gravitropic movement has been developed. This modelling only depends on two parameters. A first parameter describes the way the plants curve in order to reach the vertical, the graviceptive term. The second term describes the proprioception, tending to reduce the curvature of the organ. A gravipropriotropic steady state, between straightening and curvature of the stem, is then reached.

An adimensionless number, B, can then be defined as the ratio between the graviceptive and propioceptive sensitivities. This unique number describes at the same time, the steady state shape and the transient movements displayed. It allows comparing several species even if their characteristic time and length are quite different. An experimental estimation of B is proposed as the rate of the length of the curved zone on the final shape on the effective length of the stem. The comparison of the estimation of B with a simple description of the transitory shapes of the movement was in accordance with the gravirpopiceptive model. Moreover, this sets a phenotyping protocol for plant gravitropism.

More advanced analysis of deviations between the model and the experiments demonstrate that elongation and apical influences are second order. We also found a non-trivial relation between oscillating propagative behaviour of elongation rate and curvature rate. This suggests a better regulation than expected probably linked to auxin polarised transport and cell elongating motor cycle.

Remerciements

J'ai eu la chance durant ces 3 dernières années de travailler dans de très bonnes conditions. Le résultat de ce travail est ainsi le manuscrit que vous tenez dans la main, si tant est que vous ayez eu la chance de ne pas vous contenter de la version électronique. Je suis tombé par hasard sur l'étude des plantes lors d'un stage chez José Bico et Benoit Roman au moment où je ne savais sur quels sujets travailler. J'ai ainsi découvert une approche macroscopique de la physique et une possibilité d'appliquer cette approche à l'étude des végétaux. Du point de vue du physicien, peu d'endroits permettaient alors d'aborder ce sujet, je suis donc allé trouver Stéphane Douady, qui avec ces travaux sur la phyllotaxie et ceux amorcés à l'époque avec Etienne sur la forme des feuilles, m'a donné une opportunité de travailler sur le sujet. Une collaboration avec Bruno Moulia a alors été lancée, qui représentait, et représente d'ailleurs toujours, un bon interlocuteur entre les communautés de physiciens et de biologistes. J'ai ainsi pu profiter de deux directeurs aux méthodes différentes, mais complémentaires et proches dans leurs sensibilités.

Je tiens donc à remercier mes deux directeurs de thèse de m'avoir suivi quand je ramais, mais aussi de m'avoir toujours laissé la liberté de faire ce que je voulais. J'espère ainsi ne pas avoir trop usé leur patience durant cette thèse, lorsque j'usais de ma mauvaise foi pour ne pas faire les choses qu'ils souhaitaient, mais qui ne me convainquaient pas. Dans toutes les discussions que nous avons pu avoir, ils ont aussi su pointer les contradictions dans mon raisonnement, ce qui m'a poussé à clarifier mes idées. De plus, leur prévenance, toujours, dans les relations humaines a certainement beaucoup aidé à des moments parfois délicats. De par sa formation et la manière dont Bruno est arrivé à la mécanique, il a toujours eu une réflexion pertinente sur le rôle des modèles, dont la présentation dans cette thèse a été grandement nourrie. Il m'a aussi fait comprendre l'intérêt que l'on pouvait prendre à faire une bonne bibliographie et m'a toujours conseillé des lectures pertinentes. De son coté, Stéphane a toujours été présent pour partager son amour de l'observation et pour me retenir de trop partir dans la théorie, afin de trouver des explications plus naturelles aux phénomènes. Je me rends ainsi compte que leurs parcours atypiques m'ont beaucoup apporté dans des domaines où je ne les aurais pas forcément attendus. Mais surtout, j'ai pris énormément de plaisir à travailler avec eux. J'espère que leur collaboration va pouvoir continuer, car elle devrait réellement permettre d'aboutir à de belles choses.

Pour commencer ma thèse, j'ai dû partir à Clermont-Ferrand, où j'ai découvert le PIAF et un fonctionnement parfois différent des habitudes des laboratoires de physique parisienne. L'accueil y a été très chaleureux et je me rappellerais de la pause café et des nombreux gâteaux qui y circulaient. Je vous remercie tous pour la bonne ambiance qui est installée dans ce laboratoire, je remercie particulièrement Stéphane Ploquin. Bien qu'il se soit souvent interrogé sur notre santé mentale lorsque nous passions nos journées à observer Matlab avec Matthieu, il a toujours été présent pour m'apporter son aide expérimentale. Mais je ne m'en serais jamais sorti sans Dominique Tiziani et Sylvie Vayssie et leur aide dans des problèmes qui n'auraient certainement pas été aussi évidents sans elles. Merci encore, Dominique pour toute cette biblio que je n'aurai su trouver sans ton talent. Je finirais par mes camarades de bureau, Guillaume tout d'abord, qui m'aura même offert le gîte lorsque je rentrais de Paris, et Mathieu qui nous a ensuite rejoints, et qui m'a gentiment covoituré.

Et puis il a fallu retourner sur Paris, à MSC, où j'ai pu retrouver Stéphane mais aussi mes camarades de thèse Raphaël, Etienne et Simon ainsi que Sylvain notre camarade d'équipe. Nous avons ainsi partagé une certaine vision de la biologie et du dub avec Raphaël et avec Etienne l'étude des plantes. Ce qui nous a valu avec Mathieu et Etienne de voir les plantes dans leur milieu naturel, la forêt amazonienne guyanaise. Simon qui étudiait le sable du désert, ne m'en a jamais trop voulu de vouloir rendre le laboratoire tropical mais égayait le labo avec ses fortes basses. J'ai aussi "co-encadré" le stage de M2 de Rafik durant mes derniers mois de thèse en espérant que mon aide lui sera profitable. Profitons en pour remercier Matthieu Receveur qui nous a construit un klinostat — potentiellement le plus grand du monde — qui devrait bientôt permettre d'aboutir à de beaux résultats. Malgré le laboratoire plus grand qu'à Clermont, je remercie l'ensemble du laboratoire pour le contact qui a toujours été des plus sympathiques. Et ici aussi Carole Barache, Danielle Champeau, Claudine Hénaux et Nadine Beyer ont toujours été disponibles pour m'apporter des solutions à tant de problèmes.

Je tiens aussi à remercier Herman Höfte de m'avoir accueilli dans son laboratoire à l'INRA de Versailles, avec mon approche assez différente de celle qui se faisait dans ce laboratoire. J'ai eu alors plaisir de travailler avec Alexis Peaucelle et de faire les manips qui semblaient les plus cohérentes à ce moment. Bien que les résultats soient loin de ce que nous avions imaginé, le cœur de cette thèse doit beaucoup à la confusion que ces expériences ont amenée sur des phénomènes que nous pensions comprendre. De plus le cadre expérimental décrit ici doit lui aussi aux contraintes expérimentales de leur discipline. Maintenant que la thèse est écrite et le cadre expérimental mise en place, j'espère que nous pourrons nous réattaquer aux problèmes des mécanismes biologiques au travers des mutants d'Arabidopsis Thaliana.

Il me faut aussi mentionner Thomas Bohr, qui après avoir vu une de mes présentations, en français de surcroît, m'a le lendemain apporté la solution analytique du modèle graviceptif sans croissance. Cette aide providentielle m'a énormément débloqué dans la suite de mes calculs, mais je le remercie aussi pour ces discussions très intéressantes que nous avons pu avoir sur les mouvements des plantes et les modèles associés.

Je remercie aussi mes rapporteurs, Herman Höfte et Arezki Boudaoud, d'avoir pris le temps de relire mon manuscrit. Je remercie aussi les autres membres de jury Meriem Fournier, Tancrède Alméras, Olivier Hamant et Yoël Forterre, d'avoir accepté si vite de prendre part à mon jury et ainsi, grâce à leurs compétences variées, de prendre du temps pour fortifier la discussion lors de ma soutenance.

Je remercie Marie-Béatrice Bogeat-Triboulot, Catherine Coutand et Benoit Roman qui ont accepté de suivre une partie de mon travail en participant à mon comité de thèse. Ces discussions m'ont ainsi permis de confronter mes idées à de nombreuses communautés différentes. Je remercie particulièrement Catherine pour les données expérimentales de base sur le redressement du peuplier en croissance secondaire.

Je remercie tous les gens avec qui j'ai pu partager un café, l'apéro ou un peu de temps, ici ou ailleurs, pour discuter parfois de science, mais aussi souvent d'autres choses.

Merci à ma famille qui a toujours été présente et qui, durant 3 ans, a eu une idée plus ou moins précise de mon travail, mais m'a toujours soutenu. Merci aussi à mes amiEs, qui m'ont gentiment écouté raconter mon sujet, même s'ils n'ont pas forcément tout compris, qui se demandaient ce que je pouvais bien faire de mes journées, qui m'ont malheureu-

sement fait confiance pour leur expliquer comment leurs plantes allaient pousser, mais surtout pour tout le reste. Et puis Elsa, pour ces années passées.

Mais je ne saurai finir sans une dernière pensée pour toutes ces plantes que nous avons torturées, en leur coupant leurs feuilles, en les penchant, en les faisant tourner, en les empêchant de se redresser, en les décapitant, en les maquillant comme des voitures volées, en les plongeant dans l'obscurité, en les éblouissant, en oubliant de les arroser, en les faisant croupir dans leur eau, en les déracinant dans la forêt ou en les déplaçant constamment entre l'intérieur — chaud et sec — et l'extérieur — du vent, du gel et la canicule — tout ça pour parfois finir à la poubelle. Mais celles qui restent sont là pour témoigner que nous sommes tout de même capables de prendre la patience de les soigner.

Et surtout à Manu, qui aura finalement décidé de nous quitter si tôt.

Table des matières

1 Introduction **1**

1.1 Postures et mouvements 1

1.1.1 Le problème de la posture végétale 1

1.1.2 La croissance comme moteur du mouvement 4

1.1.3 Des mouvements variés aux fonctionnalités diverses 7

1.1.4 Les champs d'application 10

1.2 Architecture des plantes et géométrie 13

1.2.1 L'architecture d'une plante 13

1.2.2 Une géométrie de la ligne 16

1.3 Le gravitropisme 19

1.3.1 Gravitropisme et cinématique 20

1.3.2 La perception et la traduction en mouvement 26

1.3.3 Les mouvements de redressement 31

1.3.4 La proprioception 31

1.4 Conclusion 33

2 La modélisation **35**

2.1 Universalité des comportements 36

2.1.1 Protocole expérimental 36

2.1.2 Analyse des cinématiques 37

2.2 La modélisation des mouvements actifs dans la littérature 39

2.3 Construire un modèle théorique 40

2.4 Le modèle Graviceptif 45

2.5 Le modèle Gravipropriocepti f 49

2.6 Discussion 55

3 La croissance **59**

3.1 La croissance comme moteur du modèle 59

3.1.1 La variation de courbure en croissance 59

3.1.2 La distribution de la croissance 61

3.1.3 La courbure passive ou l'influence de la géométrie sur les mouvements en croissance . . . 64
3.2 La croissance homogène . . . 66
3.3 La croissance subapicale . . . 72
3.4 De l'influence de la croissance sur la construction du modèle . . . 76

4 Expérience morphométrique 79
4.1 Mise en oeuvre de l'expérience . . . 79
4.2 Les expériences . . . 86
4.2.1 Protocole . . . 86
4.2.2 Résultats et discussion . . . 88
4.3 Confirmation cinématique . . . 92

5 L'Influence de l'apex 95
5.1 Le rôle de l'apex . . . 96
5.2 Mesure cinématique du redressement d'un coléoptile de blé . . . 102
5.2.1 Protocole expérimental . . . 102
5.2.2 Résultats . . . 104
5.3 Discussion de l'expérience . . . 109
5.4 Deux scénarii hypothétiques . . . 113
5.4.1 Les différences de sensibilité spatiales . . . 113
5.4.2 L'influence de la propagation . . . 118
5.5 Conclusions . . . 122

6 Conclusions et perspectives 123

A Calculs 131
A.1 le modèle graviceptif . . . 131
A.1.1 Solution analytique . . . 131
A.2 Le modèle gravipropriceptif . . . 133
A.2.1 Résultats analytiques . . . 133
A.2.2 Solution stationnaire . . . 134
A.3 Elongation . . . 134
A.3.1 Variation de courbure . . . 134
A.3.2 Solution stationnaire lors de la croissance homogène . . . 136

B Un aperçu de la diversité du développement des plantes 141
B.1 Les monocotylédones . . . 141

B.1.1 Le coléoptile 141
B.1.2 Le mésocotyle, un organe méconnu 143
B.2 Les dicotylédones 144
B.2.1 L'hypocotyle 144
B.2.2 L'épicotyle 144
B.2.3 Les tiges 148

C La Rod-PIV **149**
C.1 Préparation des plantes 149
C.2 Le squelette 150
C.3 L'orientation et la Courbure 150
C.4 L'élongation 152
C.5 La variation de courbure 154

D Notations **155**

Chapitre 1

Introduction

Mais cette immobilité, au moins apparente, pour nous qui sommes mobiles, est de nature à nous faire douter que les plantes soient réellement vivantes

Francis Hallé

1.1 Postures et mouvements

1.1.1 Le problème de la posture végétale

Une distinction importante est souvent faite entre les animaux et les végétaux. Ces derniers nous apparaissent comme parfaitement statiques, quasiment immuables, et de ce fait inanimés. Le mouvement créant l'illusion de la vie, ils semblent relever de la matière inerte et partager moins de caractères avec les animaux que des automates articulés (Figure 1.1). A contrario lorsque nous regardons les animaux, nous sommes fascinés par leurs mouvements, leur rythme et leur évolution. Les animaux peuvent déployer des mouvements d'une grande fluidité grâce à des membres articulés possédant de nombreux degrés de liberté (Figure 1.2).

Par ailleurs, nous sommes habitués à voir le mouvement chez les animaux comme un moyen de s'adapter à un environnement fluctuant. Passer d'une marche à quatre pattes, à un redressement pour regarder au loin, requiert chez l'animal à la fois une perception de la gravité afin de savoir dans quelle direction se redresser, mais aussi de mouvements de régulation de la posture pour ne pas tomber. Rester debout demande une correction de la posture continuelle. Tous ces mouvements se déroulent sur des temps proches de celles de notre perception, de la seconde à la minute, ce qui explique pourquoi ils nous

Figure *1.1* – *Un arbre repose un tronc et ses branches sont ensuite déployées dans l'espace environnant pour permettre aux feuilles d'augmenter la surface de réception de la lumière. Dans le cas d'un arbre isolé, l'enveloppe foliaire a approximativement la forme d'une sphère.*

frappent tant. Il semble ainsi que nous soyons perdus au-delà de quelques minutes, la grande aiguille d'une horloge nous apparaissant statique si on l'observe.

Mais un examen attentif des plantes montre de nombreux mouvements à des échelles de temps qui ne nous sont pas directement accessibles. Si nous regardons un arbre (Figure 1.1), nous pouvons voir que la plante est constituée d'un tronc sur lequel les branches se déploient ensuite dans l'espace environnant. De nombreuses plantes, mais aussi des champignons, des coraux ainsi que quelques colonies de bactéries partagent une telle organisation (Hallé [1999]). Chez les plantes, cette architecture permet d'améliorer les échanges gazeux avec l'extérieur et d'optimiser la surface éclairée. La lumière est le moteur énergétique des plantes, qui, sur Terre, vient principalement de l'astre solaire, le soleil. Le redressement des plantes leur permet ainsi d'essayer de se retrouver au dessus des autres, et procure aux plus élevées un avantage sélectif certain dans la lutte pour la vie. Les plantes les plus hautes ombrageant les suivantes qui devront se débrouiller avec la luminosité restante.

Figure *1.2* – *Chronophotographie d'un homme qui marche par E.J. Marey. Une photographie est prise sur la même image à intervalles réguliers. En bas un homme qui marche, les deux autres frises sont obtenues en accentuant une silhouette avec des bandes et des points blancs. Le temps total du mouvement est de l'ordre de quelques secondes. Le mouvement des jambes et des bras est périodique tandis que la posture générale de la personne reste droite tout au long de la marche.*

Ensuite, le déploiement des branches permet d'investir l'espace environnant et d'augmenter la surface foliaire éclairée qui capturera la lumière. Au cours du temps, la plante

va devoir réorganiser sa structure pour capter plus de lumière, résister aux intempéries comme le vent et s'adapter aux conditions extérieures. Le développement continuel de cette structure représente son seul moyen d'exécuter les mouvements qui lui permettront de se tourner vers la lumière ou encore de récupérer la verticale face à de petites perturbations internes et externes, voire si la plante est tombée (Moulia et al. [2006]). Si son développement s'apparentait à la construction d'une tour purement verticale, où les nouveaux étages sont montés les uns sur les autres, les plantes auraient bien des difficultés à survivre dans un environnement fluctuant. Mais le développement est ici actif, la matière est redistribuée de sorte à permettre à la fois à la structure de rester stable, mais aussi de répondre aux stimuli de l'extérieur.

Nous arrivons alors à ce qui apparaîtra dans le cadre de cette étude comme l'une des différences fondamentales entre les animaux et les végétaux. Si les premiers, une fois atteint l'âge adulte, ne subissent que de faibles modifications structurelles et s'adaptent à leur environnement par des mouvements rapides, les plantes quant à elles, doivent à chaque instant être capables de réorganiser leur structure et leur organisation spatiale par leur croissance. Une régulation doit donc leur permettre d'effectuer des mouvements complexes d'orientation et de correction. Ce sont ces mouvements qui sculpteront la forme de la plante au cours du temps.

1.1.2 La croissance comme moteur du mouvement

Comme nous l'avons vu, pour se déplacer, interagir avec leur environnement, les animaux doivent réguler leur posture, pour se faire ils ont besoin de muscles et de tendons, le moteur, et du squelette[1], la structure (Figure 1.3). L'alliance des deux leur permet à la fois de se soutenir et d'organiser leurs mouvements. Dans le royaume végétal, les individus restent le plus souvent fixés dans le sol ce qui ne les empêche nullement de se mouvoir (Moulia et al. [2006]). Mais ici, moteurs et structure se confondent dans le même tissu.

La cellule végétale est une cellule eucaryote qui ne diffère des cellules animales que de quelques éléments (Figure 1.4). Outre la présence de chloroplastes, récepteur de la lumière, qui sera de peu d'utilité dans notre démonstration, elles possèdent deux caractéristiques qui nous intéressent. Tout d'abord, ces cellules produisent une paroi rigide constituée de fibres de cellulose[2], principal composant organique sur Terre. Ces fibres sont aussi les principales responsables de la résistance et de la rigidité du matériel végétal. Leur orientation conditionne grandement la possibilité d'expansion de la paroi et donc les

1. Ce squelette peut être interne à l'organisme, chez les vertébrés principalement. A l'inverse, chez les insectes entre autres, le squelette est externe et forme une carapace autour de l'organisme.

2. La cellulose constitue d'ailleurs la matière organique la plus abondante sur Terre

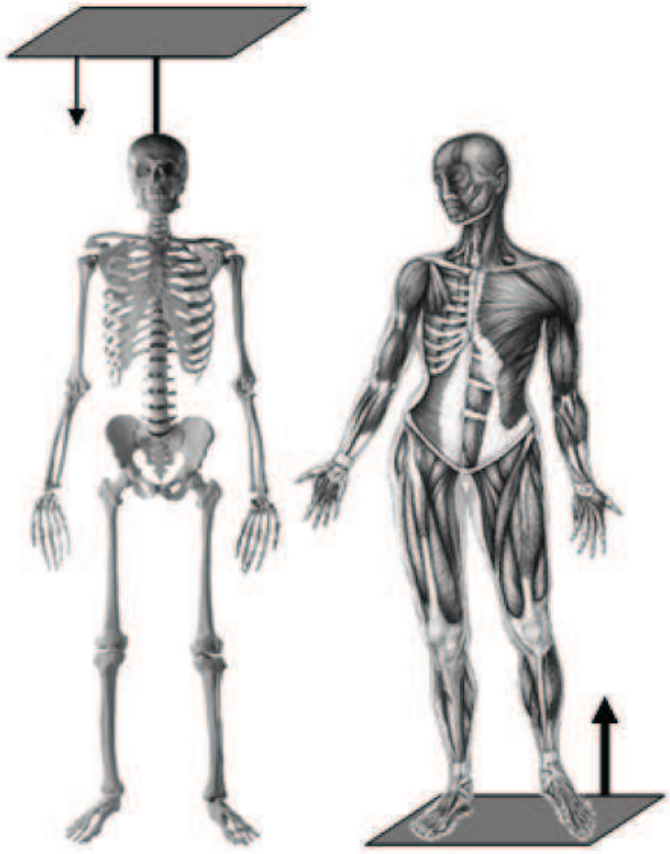

Figure *1.3* – *De Moulia et al. [2006]. Chez les animaux, ici l'être humain, la structure constituée par le squelette, à gauche, est séparée du moteur, les muscles à droite. Le couplage de ces deux systèmes est indispensable pour obtenir une posture stable.*

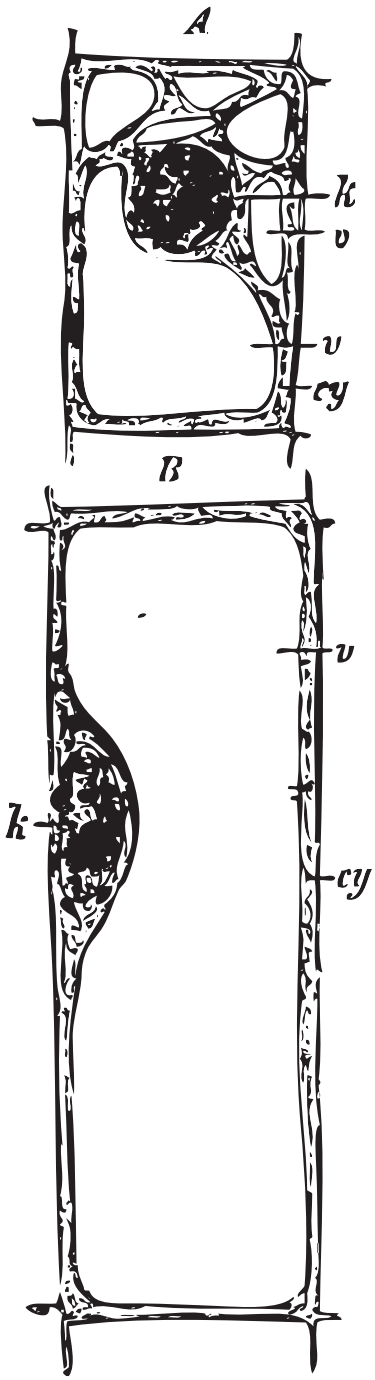

Figure *1.4* – *Une représentation de la cellule végétale d'après Strasburger et al. [1898]. A et B sont des cellules prises à deux endroits différents de la tige. A l'intérieur de la cellule, k le noyau, cy le cytoplasme et v les vacuoles. La présence d'une paroi rigide constituée de cellulose leur permet des formes différentes de celles que forment les cellules animales, où le tissu est proche d'une mousse du fait de la capillarité (Corson et al. [2009]). Le gonflement des vacuoles et l'allongement des parois permettent à la cellule de s'agrandir.*

directions de croissance (Baskin [2001]). La deuxième caractéristique des cellules végétales est, elle aussi, directement reliée à la croissance. Des vacuoles sont présentes à l'intérieur de la cellule, ils agissent comme des sacs qui peuvent se gonfler d'eau, par pression osmotique et ainsi faire croître la cellule. Le même tissu joue donc à la fois un rôle de structure, grâce à la cellulose, mais aussi de moteur au travers de la croissance, grâce à la présence des vacuoles et des fibres de cellulose.

La croissance peut donc ainsi être contrôlée en intensité, en modifiant la viscosité des parois, et en direction, en agissant sur l'orientation des fibres de cellulose. Ces mouvements sont par ailleurs fondamentalement irréversibles. Lorsque la plante se meut, elle n'a d'autres choix que de modifier sa structure, sans espoir de revenir à sa position antérieure, la croissance figeant les formes au fur et à mesure de leur apparition. Mouvement et développement sont donc ici deux notions intrinsèquement liées.

Nous distinguons d'ailleurs deux types de croissance différents chez les plantes qui peuvent chacune jouer le rôle de moteur. La croissance primaire, croissance élongationelle, qui se situe dans une zone localisée près du méristème apical, et donc dénommée subapicale, et qu'on retrouve chez tous les végétaux. Et la croissance secondaire, croissance en diamètre, qu'on retrouve chez la plupart des dicotylédones herbacées et chez tous les ligneux, intervient sur les zones en maturation proches de la base, mais nous y reviendrons un peu plus loin.

1.1.3 Des mouvements variés aux fonctionnalités diverses

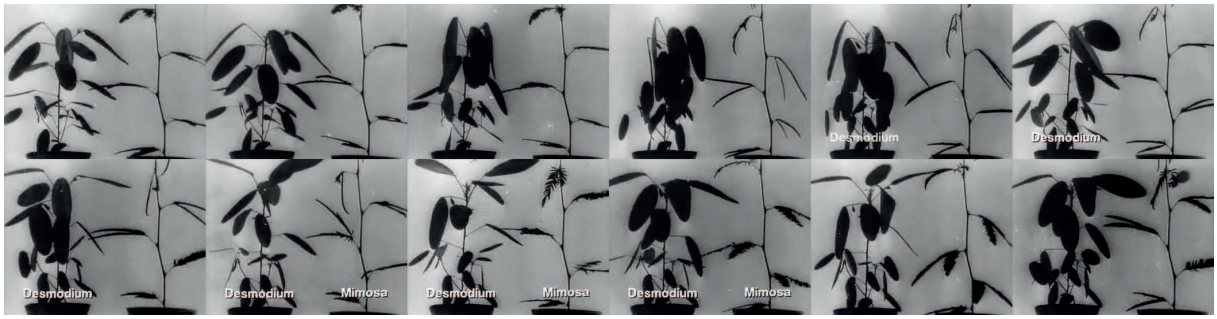

Figure *1.5* – *Pfeffer, en 1898, a réalisé les premiers films image par image (timelapse movie) de mouvement des végétaux. Ici, un desmodium, à gauche, et un mimosa, à droite, sont filmés durant plusieurs jours. Nous pouvons voir différents mouvements. Les feuilles battent comme des ailes, tandis que les tiges nutent, elles ont un mouvement de rotation autour de leur axe. Ce sont des nasties.*

L'observation d'une plante en croissance révèle de nombreux mouvements (Figure 1.5).

La définition classique des mouvements des plantes les différencie entre deux groupes principaux, les tropismes et les nasties. Certains mouvements actifs sont indépendants de l'orientation d'une direction de stimulation ou de l'orientation de la plante, mais sont déterminés par la structure de l'organe, tels le mouvement de battement des feuilles ou la rotation des tiges, appelées nutation. Ce sont les mouvements nastiques[3]. Le mouvement de battement des feuilles, la nyctinastie, est ainsi connu depuis longtemps et est directement corrélé au passage du jour et de la nuit. Les feuilles se baissent la nuit, et se relèvent le jour venant. D'autres sont orientés dans une direction, la lumière ou la gravité, ce sont les mouvements tropiques[4] (Figure 1.6). Tous ces mouvements peuvent être liés à des rythmes, tel le rythme circadien[5] par exemple. Ces rythmes sont de plus endogènes, ils persistent même en supprimant l'alternance des jours et des nuits, en plongeant les plantes dans l'obscurité par exemple.

Certains mouvements nastiques ont été abondamment étudiés. La nutation en est un exemple parmi d'autres et se retrouvent chez la plupart des organes en croissance primaire (Yoshihara and Iino [2005, 2006]). Suivant les contextes, différentes fonctions lui ont ainsi été associées. Pour des organes germinatifs par exemple, on associe la nutation à un effort pour creuser le sol, et chez des plantes plus vieilles, cette exploration permet de trouver de la lumière dans des zones ombragées ou encore de mieux réguler leur posture. Par ailleurs comme l'ajout d'un bruit permet souvent d'améliorer la perception, au même titre que chez l'animal (Wiesenfeld and Moss [1995], Hanggi [2002]), la nutation pourrait jouer un rôle analogue à la fois dans la perception de la lumière et de la gravité.

Un dernier mouvement est appelé autotropisme, ou parfois automorphogenèse (Stankovic et al. [1998]), les tiges, en l'absence de gravité et de lumière, peuvent présenter une courbure spontanée ou encore redresser une courbure présente le long de la tige (Chapman et al. [1994], Stankovic et al. [2001]). De par sa modification d'orientation par rapport à la tige même, ce mouvement est appelé autotropisme. Mais par rapport à la distinction classique, entre nasties et tropismes, son statut reste mal défini. Effectivement, car si le mouvement est ici orienté par rapport à la tige, d'où le terme d'autotropisme, son action reste très proche des nasties, où les variations d'orientation se font aussi par rapport à l'organe même. Ceci nous montre les limites de la classification classique, et nous parlerons plus volontiers de réponse à une perception que de tropisme ou de nasties.

L'objet de notre thèse portera avant tout à l'étude des mouvements orientés par rapport à la gravité, le gravitropisme (Figure 1.6). Lors d'une perturbation par rapport à la

3. Du grec nastos, compact, resserré évoquant l'idée de fermeture
4. Du grec donner une direction
5. terme inventé par Franz Halberg, vient du latin circa, environ, et diem, jour, qui signifie littéralement : environ une journée.

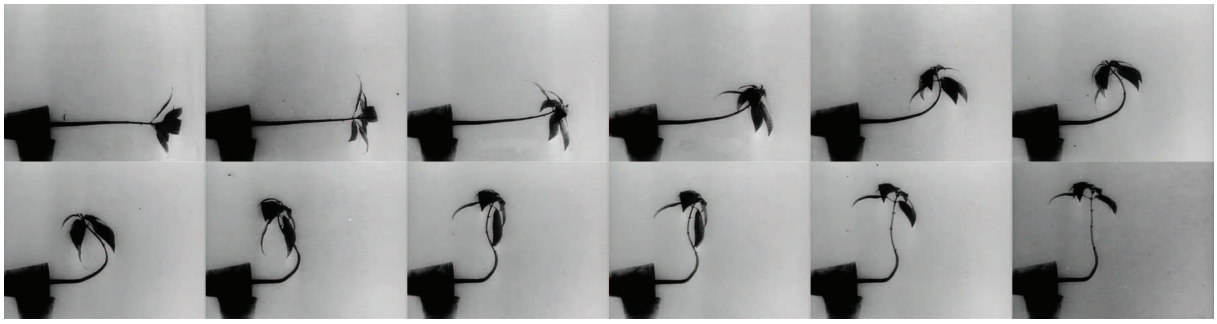

Figure *1.6* – *Le film représente ici le redressement d'une Balsamine de l'Himalaya (Impatiens glandulifera) due à une modification de l'orientation par rapport à la gravité. La balsamine qui autrefois poussait verticalement, a été penché à* 90° *par rapport à la verticale. Nous remarquons qu'alors que l'apex approche la verticale, la base continue à se courber et donc l'apex dépasse la verticale. Des oscillations apparaissent alors le long de la tige, la plante a une forme en S, troisième image du bas, sur la fin du mouvement. C'est un mouvement gravitropique.*

verticale, un mouvement important de redressement se met en marche. La tige se courbe tandis que les feuilles se réorientent. Alors que l'apex[6] cherche à gagner la verticale[7], la base se courbe entraînant, dans notre exemple, le dépassement de la verticale. Des oscillations sont donc visibles le long de la tige avant que la courbure ne se concentre à la base. Percevoir la gravité et y répondre semble être le premier moyen de contrôler sa posture et de ne pas tomber. Les mouvements gravitropiques doivent donc être à la base du contrôle postural[8].

Pour comprendre le mouvement, nous avons besoin d'acquérir un cadre théorique. Ce dernier doit ainsi nous permettre de faire ressortir les paramètres pertinents du problème et d'apprécier leur influence ainsi que d'obtenir une description pertinente du mouvement. Ceci nous évitera de partir dans des voies peu concluantes et nous aidera à mettre au point les expériences qui permettront de mettre en évidence les mécanismes sous-jacents.

6. Du latin sommet ou pointe

7. Ces organes sont dits orthotropes. Il existe néanmoins des organes plagiotropes — les branches par exemple — , dont l'orientation de consigne de la régulation gravitropique est inclinée. plagio signifie inclinée en grec.

8. Tout du moins pour les grandes perturbations, car Iino [2006] discute ce point sur la base d'un angle seuil de perception, lui faisant penser que le gravitropisme jouerait un rôle dans le contrôle postural moins important aux angles faibles.

1.1.4 Les champs d'application

Les plantes sont capables de réguler activement leur posture, mais il peut arriver qu'elles ne puissent le faire, par exemple lors d'une tempête des arbres peuvent se retrouver tellement penchés qu'ils soient incapables de se redresser. Ainsi la verse suite à un épisode de vent fort — problème crucial en agronomie, foresterie et arboriculture urbaine comme l'ont montrées les tempêtes de 1999 et 2010 (de Langre [2008]) — se définit comme la conjonction d'une verse mécanique passive sous l'effet du vent et d'une incapacité à se redresser activement. Ainsi il existe sur les cultures, par exemple les céréales, de nombreuses verses mécaniques dites "en végétation" qui n'ont que peu de conséquences sur les plantes et sur le rendement, car celles-ci peuvent développer un redressement actif rapide [9]. Au contraire, les verses à maturité posent des problèmes, car les plantes, du moins les génotypes utilisés en culture, ont perdu cette capacité à ces stades, la tige est sèche.

Dans certains domaines d'application, la gestion des espaces verts, l'agriculture ou la foresterie, il est intéressant de pouvoir aider des plantes à réguler leur posture. En arboriculture urbaine et horticulture il est usuel depuis longtemps, de tuteurer [10] les jeunes arbres qui sont encore fragiles au début de leur développement. Si la plante est trop bien attachée, elle ne se développera pas assez en diamètre et risque de flamber [11] lors de la croissance (Moulia et al. [2010]). Ainsi pour aider des arbres à se maintenir, il convient de prendre en compte la régulation propre de l'arbre.

Par exemple, dans un parc, un arbre dont la structure commence à être fragilisée peut être soutenu par des béquilles métalliques (Figure 1.7). Mais à quelle position les poser pour que sa régulation propre finisse par lui permettre de retrouver sa posture ? Une partie de la réponse provient directement de la mécanique, mais il faut aussi prendre en compte les mouvements et leur régulation que va déployer la plante.

En foresterie, le contrôle postural a aussi de fortes conséquences. En effet pour l'usinage des bois, on recherche des troncs à la fois rectiligne et dont le bois est homogène en terme de propriétés mécaniques (Sierra-De-Grado et al. [2008]). Ce problème est particulièrement aigu chez certaines espèces comme le pin maritime (Sierra-De-Grado et al. [2008]) ou le hêtre (Barbacci et al. [2009]). Or chez les arbres le moteur des mouvements actifs est la production de bois de réaction, présentant des propriétés physiques, densité, et mécaniques, pré-contraintes de maturations, très différentes (Barbacci et al. [2009]). Un arbre présentant une mauvaise régulation de son mouvement pourra présenter une forme

9. Communication personnelle de Bruno Moulia
10. Un poteau rigide, le tuteur, est attaché à l'arbre qui l'empêche de trop se mouvoir
11. Le flambage est une instabilité d'une structure qui a tendance à fléchir dans une direction perpendiculaire à l'axe de compression.

Figure *1.7* – *Un arbre du jardin des plantes n'arrive plus à maintenir sa posture seule. Des béquilles métalliques ont été posées pour l'aider à se tenir.*

déficiente et beaucoup de bois de réactions, même en l'absence d'accidents mécaniques. Or si nous connaissons bien la biomécanique de la motricité liée au bois de réaction, nous ne comprenons pas bien la régulation qui détermine sa quantité et sa position (Moulia and Fournier [2009]). Imaginer des sylvicultures, conduisant à une production de bois de réaction efficace et évitant de gros secteurs de bois de réaction, nécessite donc de comprendre la régulation du mouvement tropique chez les arbres. Par ailleurs, un enjeu important est de trouer des méthodes de phénotypage sur plants juvéniles permettant une amélioration génétique rapide de ces problèmes. Là encore, la connaissance et la modélisation de la régulation du mouvement tropique semblent cruciales (Sierra-De-Grado et al. [2008]).

Un dernier exemple, plus marginal en termes économiques, est celui d'une forêt sur une surface pentue. Un glissement de terrain peut survenir qui modifie l'orientation des arbres. Ces derniers doivent alors se débrouiller pour retrouver une posture verticale (Figure 1.8). Connaître les mouvements des plantes permettrait de savoir quelles espèces sont capables de se redresser dans des conditions délicates, et ainsi de ne semer que des plantes capables de survenir aux besoins du milieu.

Une connaissance fine des mécanismes de régulation du mouvement doit ainsi per-

Figure *1.8* – *Dans une forêt un glissement de terrain a eu lieu qui a changé l'orientation des arbres. Ces derniers ont dû se redresser. Photo de Mathieu Rodriguez.*

mettre de comprendre comment aider les plantes à maintenir leur structure, déterminer quelles espèces sont aptes à survivre dans des environnements fluctuants et quelles qualités sélectionner.

1.2 Architecture des plantes et géométrie

Avant d'aller plus loin dans l'étude de notre sujet, il semble que le moment soit venu d'aborder les concepts de base à la fois en botanique (Hallé [1999]) et en géométrie qui serviront tout au long de ce récit.

1.2.1 L'architecture d'une plante

En botanique, la classification des organes est bien moins diversifiée que chez l'animal. Dès les premiers stades de la plantule au sein des graines, on peut distinguer deux zones contenant des cellules souches, les méristèmes apicaux, définissant la polarité de la plante, axe radical-caulinaire. Un méristème produira la tige feuillée, les organes aériens, l'autre le système racinaire. Les organes aériens vont être différenciés entre des éléments qui porteront les bourgeons et les feuilles, les tiges, et des éléments qui sont dépourvus de bourgeons, les feuilles. Les feuilles sont les acteurs principaux de la photosynthèse, et les tiges assurent leur positionnement spatial, et leur accès à la lumière, leur soutien mécanique, ainsi que le transport de sèves en provenance ou à destination des racines. Ensuite, les racines sont le plus souvent les parties souterraines de la plante, qui poussent vers le bas. Elles ne portent ni bourgeon, ni feuille, mais ramifient, contrairement aux feuilles. Les racines servent à la fois à fixer la plante, mais aussi à obtenir les ressources du sol, l'eau et les éléments nutritifs. Nous avons donc un total de trois organes différents, ce qui pourra sembler bien peu aux anatomistes, mais la diversité de forme de ces organes n'a rien à envier au règne animal.

Les tiges sont le plus souvent des organes cylindriques, comme le tronc ou les branches, tandis que les feuilles maximisent leur surface pour absorber la lumière. Bien évidemment, de nombreuses plantes ne ressemblent pas tout à fait, voire pas du tout, à cette description. Le pin par exemple dont les épines constituent les feuilles a une organisation cylindrique. Mais notre distinction simpliste s'avérera efficace pour cette thèse, même si nous n'avons pu nous extraire de quelques cas particuliers.

Dans cette thèse, nous avons limité notre analyse à l'étude des plantes angiospermes [12],

12. Signifie graine dans un récipient en grec

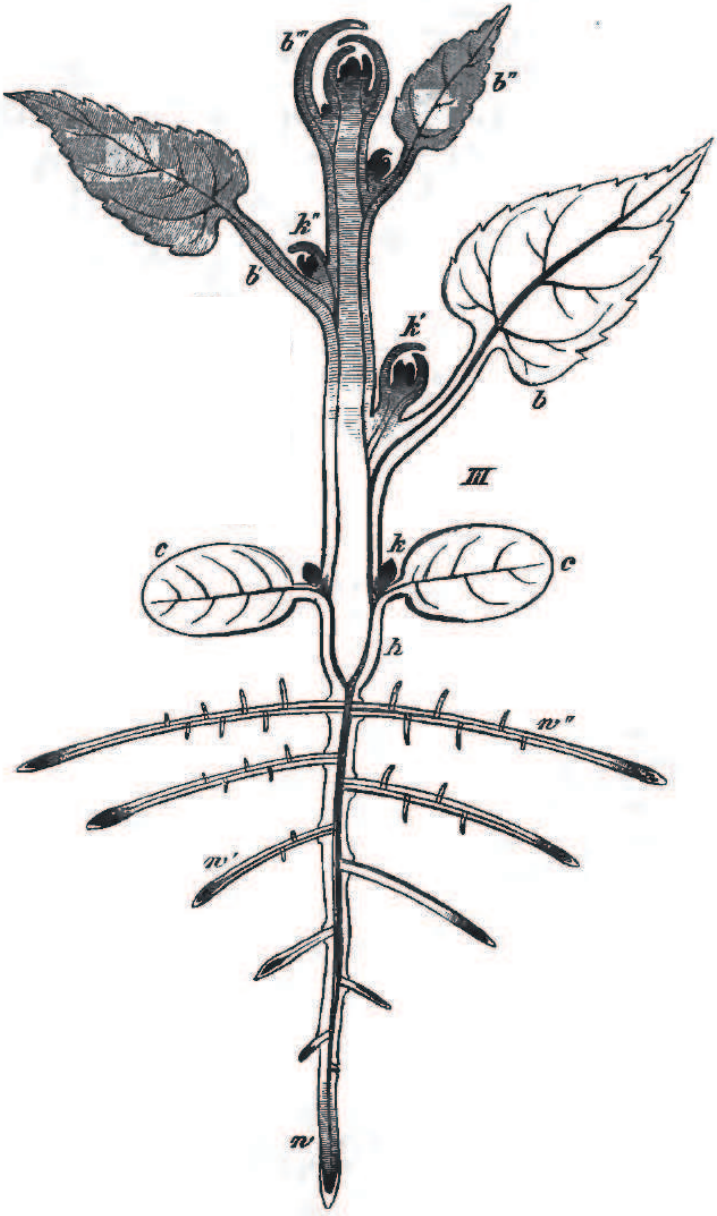

Figure *1.9* – *D'après Sachs [1888], ce schéma est une idéalisation de l'architecture d'une plante dicotylédone. Sous le point h, apparaissent les racines (w,w′,w″). Au-dessus la tige principale se brandit avec le bourgeon terminal au niveau de l'apex. Nous voyons les nouvelles feuilles en formation à ce niveau (b″) et les autres feuilles (b,b′) se répartissent le long de la tige, les plus anciennes étant le plus loin du bourgeon. Les feuilles c sont les cotylédons, parties originales de la plante qui lui ont permis de germer. A l'aisselle de chaque feuille apparaît un bourgeon (k) qui constituera les nouvelles tiges, chaque bourgeon ayant le même comportement que le bourgeon principal.*

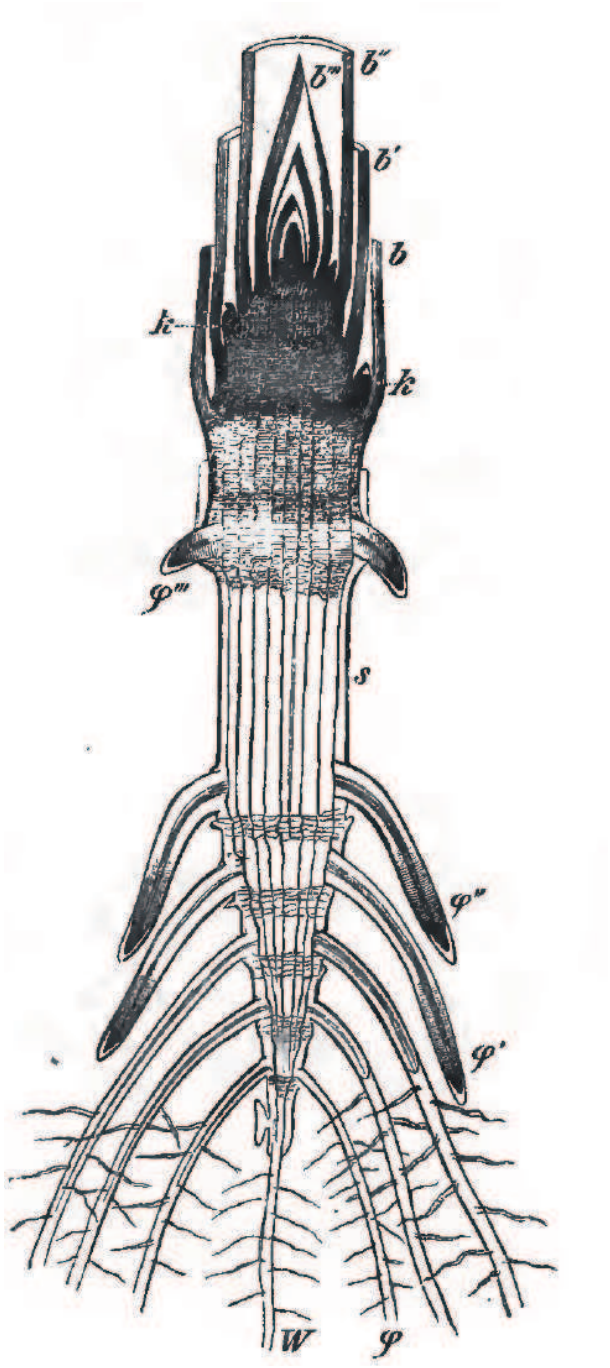

Figure *1.10* – *D'après Sachs [1888], ce schéma est une idéalisation de l'architecture d'une plante monocotylédone. L'organisation est très proche de celle décrite pour les dicotylédones (Figure 1.9), mais l'axe principal grandit souvent peu et les feuilles sont emboîtées les unes dans les autres. φ' et φ'' sont des racines adventives qui ont poussé au dessus du sol.*

ou Magnolyphita[13]. Ce sont les plantes à fleurs, en opposition aux gymnospermes[14], les Pins, les Mélèzes ou les Cycas par exemple. Chez les angiospermes on distingue deux grandes classes : les dicotylédones, ou Magnolipsidia[15], et les monocotylédones, ou Liliopsodia[16]. La base de la distinction vient du nombre de cotylédons, les feuilles primordiales sur la graine, mais nous pouvons noter d'autres différences structurales.

Les dicotylédones, comme les immenses baobabs ou Arabidopsis la plante modèle de la génétique, ont souvent une structure basée sur une tige principale où les branches latérales sont déployées dans l'espace environnant (Figure 1.9). Dans la division des angiospermes, elles peuvent produire de la croissance secondaire et donner ainsi naissance aux arbres dont le diamètre croit au fil des saisons, comme le peuplier ou l'érable.

Les monocotylédones, comme le maïs, les herbes ou les orchidées (Figure 1.10), ont souvent des feuilles imbriquées les unes à l'intérieur des autres ce qui leur donne cet air élancé. Elles ne peuvent croître en croissance secondaire, les monocots les plus hautes, comme les palmiers ou le bambou, doivent ainsi d'abord faire croître leur méristème en diamètre avant d'aller explorer les hauteurs.

1.2.2 Une géométrie de la ligne

Orientation et Courbure

Nous introduisons maintenant le lecteur aux concepts géométriques qui seront au coeur de cet ouvrage (Figure 1.11). Nous nous intéressons donc aux tiges, organe majoritairement cylindrique, et donc les propriétés que nous donnons seront facilement transposables au cas des racines, qui possèdent les mêmes règles de symétrie morphologiques. Nous allons nous placer sur la ligne médiane définie comme la ligne constituée des points à égale distance du contour. Ainsi cette ligne passe par le centre de chaque section du cylindre. Nous invitons le lecteur à lire l'annexe qui explique comment le déterminer expérimentalement. Chaque point de cette ligne est donc repéré par rapport à la distance s sur cette ligne par rapport à l'apex. s représente l'abscisse curviligne. Nous pouvons déterminer une orientation locale, qui est l'angle $A(s)$ que fait la tangente au point s avec la verticale. La courbure, concept central du mouvement des plantes (Silk [1984], Moulia and Fournier [2009]), est définie par le taux linéique de variation d'angle le long de l'abscisse curviligne

13. Du magnolia
14. Signifie graine nue en grec
15. Du magnolia encore
16. Du lys

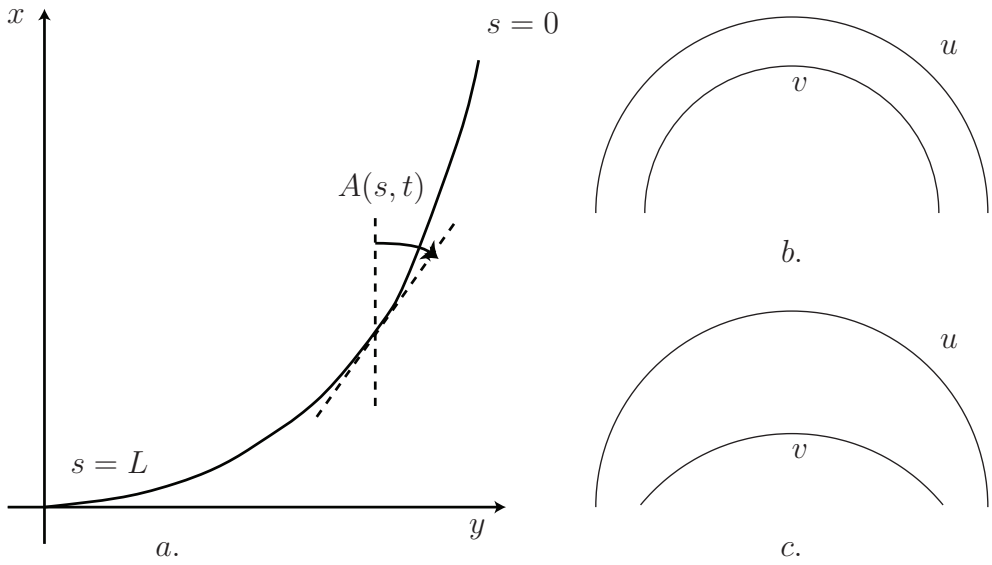

Figure *1.11* – *a. Une ligne de longueur L est défini dans l'espace (x, y). Sa base est fixée au point $(0, 0)$. Nous définissons une abscisse curviligne le long de cette ligne de l'apex $s = 0$ à la base $s = L$. En chaque point s l'orientation locale $A(s)$ est définie par rapport à la verticale. b. et c. d'après Silk [1984], il faut être vigilant lorsqu'on parle de courbure, notre système de perception n'est pas à l'aise pour distinguer les courbures. b. Les deux éléments u et v ont une courbure constante mais différentes. Ce sont des bouts d'arc de cercle concentrique et ont donc des courbures différentes. c. Les deux éléments u et v de courbure constante ont même courbure, mais ne le même centre ni la même longueur.*

$$C(s) = \frac{dA(s)}{ds} \tag{1.1}$$

Plus la courbure sera grande, plus l'orientation locale changera vite. A contrario, une courbure nulle donnera une tige droite. Nous avons aussi la relation inverse pour retrouver $A(s)$

$$A(s) = A_0 + \int_L^s dlC(l) \tag{1.2}$$

où $A(L) = A_0$ est l'angle que fait la base de la tige avec la verticale. L'orientation d'une section de la tige est influencée par la courbure de tous les éléments entre elle et la base. Ainsi pour des raisons de géométrie des lignes, la courbure joue donc un rôle d'interaction longue portée sur l'orientation, interaction orientée de la base vers l'apex. Nous reviendrons sur ce point qui joue un rôle très important dans la régulation du mouvement de redressement gravitropique.

Dérivée matérielle

De plus lors de la croissance, la distance entre des éléments de la tige va évoluer au cours du temps. Une dérivée directe de la position ne nous fournira pas une information physique sur le comportement des éléments. Nous devons alors, comme en mécanique des fluides, suivre la position des éléments matériels pour les dériver. Ce résultat, introduit pour l'étude des plantes par Silk [1984] [17], entraîne que nous devons considérer la dérivée d'un élément matériel au cours du temps qui s'écrit

$$\frac{D}{Dt} = \frac{\partial}{\partial t} + v(s,t).\nabla \tag{1.3}$$

Cette équation est composée de deux termes. Le premier terme $\frac{\partial}{\partial t}$ donne la variation de courbure locale à un point de l'espace, donc indépendamment du passage des éléments matériels. Dans le deuxième terme $v(s,t).\nabla$, ∇ est l'opérateur de gradient, que nous pouvons réécrire à une dimension $\frac{\partial}{\partial s}$, et $v(s,t)$ qui correspond à la vitesse de déplacement des points matériels le long de l'axe à la position s et au temps t. Il rend compte de la convection, le déplacement des éléments le long de la tige. Dans le cas qui nous intéresse,

17. Pour une introduction à ce problème dans le cas des tropismes nous renvoyons à Moulia and Fournier [2009]

la croissance des végétaux, ce déplacement est dû à l'élongation. Pour obtenir la vitesse de déplacement $v(s,t)$ d'un point à la distance s de l'apex, il faut sommer les taux d'élongation $\dot{E}(s,t)$ de chaque élément depuis l'apex $s = 0$.

$$v(s,t) = \int_0^s dl\dot{E}(l,t) \tag{1.4}$$

Nous pouvons alors réécrire l'équation 1.3

$$\frac{D}{Dt} = \frac{\partial}{\partial t} + \int_0^s dl\dot{E}(l,t)\frac{\partial}{\partial s} \tag{1.5}$$

Par exemple la dérivée matérielle de la courbure au cours du temps $\frac{DC}{Dt}$ s'écrira

$$\frac{DC}{Dt} = \frac{\partial C}{\partial t} + \int_0^s dl\dot{E}(l,t)\frac{\partial C}{\partial s} \tag{1.6}$$

1.3 Le gravitropisme

Lorsqu'on perturbe les plantes par rapport au champ de gravité, par exemple en les penchant, ces dernières cherchent à récupérer une orientation particulière, ce mouvement est appelé gravitropisme. Nous nous attacherons tout d'abord à faire ressortir notre position au sein de l'histoire de la thématique. Le sujet ayant été maintes fois traitées — nous renvoyons plus particulièrement vers les revues de Audus [1964] et Moulia and Fournier [2009] — , il nous sera alors donné l'occasion de comprendre l'approche nouvelle que nous pouvons apporter à ces questions. Ensuite nous donnerons un exposé de l'état actuel de l'art. Ceci pour comprendre quelles sont les questions qui motivent actuellement et quelle manière d'y répondre leur est donné. Ceci nous amènera en parallèle à faire un bilan des techniques expérimentales utilisées pour l'étude du mouvement des végétaux.

Je m'appliquerai donc à répondre aux questions suivantes. Qu'est-ce que le gravitropisme ? Et comment l'évolution des techniques expérimentales et théoriques a modifié notre regard sur le sujet ? Nous tacherons ensuite de faire ressortir les questions qui nous semblent pertinentes et l'approche adoptée pour y répondre.

1.3.1 Gravitropisme et cinématique

La capacité des plantes à s'orienter par rapport à la Terre est une question qui n'est apparue que relativement tard dans la science moderne. Serait-ce comme le dit J. Astruc : «*Il semble que les faits les plus communs et les plus ordinaires sont les plus difficiles à expliquer. Serait-ce que l'occasion de les voir fréquemment et que l'esprit en étant frappé moins vivement, en recherche les causes avec plus de négligence ?*»(Astruc [1709]). Vaste question à laquelle nous nous garderons bien de donner une réponse trop explicite dans cet ouvrage.

Denis Dodart [1703] fut ainsi le premier à rendre compte que l'orientation des plantes devait avoir une explication scientifique. Son travail a consisté à la fois en des observations de plantes ayant eu besoin de rattraper leur orientation et d'expériences de modification d'orientation de tiges de fèves. La croissance différentielle apparaît déjà, et est exposée par équivalence à une tige composée de fibres. Pour se courber, il faut qu'une partie se compresse ou une autre s'étende, ce qu'il imagine arriver par l'humidité comme pour une corde par exemple. Le concept de gravité n'avait pas l'air d'être très bien assimilé par ce dernier[18] et toute une série de relations à partir des émanations chimiques de la terre, la vapeur d'eau par exemple, doit être mise en place pour expliquer le redressement à la verticale.

Quelques années plus tard, Astruc (Astruc [1709]) remet l'influence de la gravité au centre du problème, en considérant des tuyaux à l'intérieur la plante, qui circulent de la racine au bout de la tige. Dans ces derniers coulerait un liquide, le suc nourricier. La gravité aidant, le suc va se retrouver dans les parties les plus basses de la tige. La nourriture est alors considérée comme le moteur de la croissance, plus il y aura de suc, plus la tige pourra s'allonger. Si la répartition est rendue asymétrique, la croissance différentielle va courber la tige. Ce modèle reste, même 300 années plus tard, corrigé sur le point des sucs nourriciers, et complété sur de nombreux mécanismes, l'archétype des modèles du gravitropisme. Et reste, comme nous le verrons plus tard, très proche de l'hypothèse dominante sur les mécanismes de croissance différentielle, l'hypothèse de Cholodny-Went.

La démonstration expérimentale de la perception de la gravité ne sera apportée qu'un siècle plus tard par Tomas Knight (Knight [1806]) qui, à l'aide d'une centrifugeuse, montra le rôle de l'accélération sur le redressement des végétaux. La gravité, même si son origine reste fondamentalement inconnue, ne se manifeste à notre échelle que sous forme d'une accélération dirigée vers le bas[19]. Ainsi en faisant tourner des plantes autour d'un

18. Malgré les connaissances de Galilée, on l'excusera bien aisément si l'on sait que les fameux Principa de Newton sont parus moins de 30 ans auparavant.

19. Même si la définition propre du bas fait intervenir la direction de la gravité. On me pardonnera de laisser ici cette tautologie

axe, l'accélération centrifuge joue alors un rôle équivalent à la gravité. La direction de redressement est alors la composante résultante des forces centrifuge et gravitationnelle.

Ensuite, la littérature, jusqu'au début du XXème siècle, est rédigé principalement en langue allemande avec laquelle je suis malheureusement assez peu familier. Quelques traductions existent et permettent de voir l'avancée prise par la discipline à cette époque. Les lectures de Jost (Jost and Gibson [1907]) fournissent cependant un bon aperçu des connaissances acquises à cette période.

En stimulant des plantes pendant un temps court ($\sim$ 15 minutes, de manière à ce que les plantes n'aient pas le temps de commencer à se courber) puis en les remettant verticales, Czapek [1898] a montré que les plantes finissaient par se courber même après être revenu à la verticale. La réaction gravitropique intervient donc en réponse à un stimulus et n'est donc pas purement mécanique. Cette question est dès lors définitivement réglée (Jost and Gibson [1907]), les mouvements sont actifs en réponse à une perturbation, la réponse est physiologique. La recherche dans ce domaine doit donc permettre de déterminer comment la réponse en courbure dépend de l'intensité, de la direction et de la durée de la stimulation. Les temps caractéristiques de stimulation sont ainsi déterminés proprement. La plante est penchée et le temps auquel la tige commence à se courber est mesuré. Le temps de stimulation correspond au temps qu'il faut attendre pour observer une réponse de la plante.

On perçoit aussi un foisonnement expérimental tant dans la variété que dans la maîtrise des procédés (Sachs [1888], Jost and Gibson [1907], Darwin and Acton [1894]). Nous citons ici l'apport du Klinostat, inventé par Sachs (Sachs [1879]), dont plusieurs modèles seront développés. Cet appareil permet de faire tourner une plante, parfois plusieurs, autour d'un axe. Si le temps caractéristique de rotation est inférieur au temps de stimulation, la tige va se retrouver dans un état de perception de pseudoapesanteur, et ne sera plus à même de répondre à la gravité.

Mais surtout dès cette époque, l'étude du mouvement par la cinématique va commencer à prendre forme. De nombreuses méthodes de suivi se développent (Figure 1.13). Darwin, par exemple, réalisait des mesures de suivi de la position de l'apex (Darwin [1880] et Figure 1.12) . A l'aide d'une plaque de verre, il notait la position de l'apex à intervalles réguliers. Des méthodes plus complètes nécessitaient de dessiner la plante entière à différents instants (Figure 1.13). Même si très rapidement un film de mouvements de plantes fut réalisé (Pfeffer 1898-1900, Figure 1.6) qui constitue à la fois l'un des premiers films scientifiques —après ceux de Etienne Jules Marey et sa chronophotographie (Figure 1.2) — ainsi que l'un des premiers films en image par image — après ceux de Mélies. Mais ces méthodes ne donnaient pas encore accès à la courbure, du fait

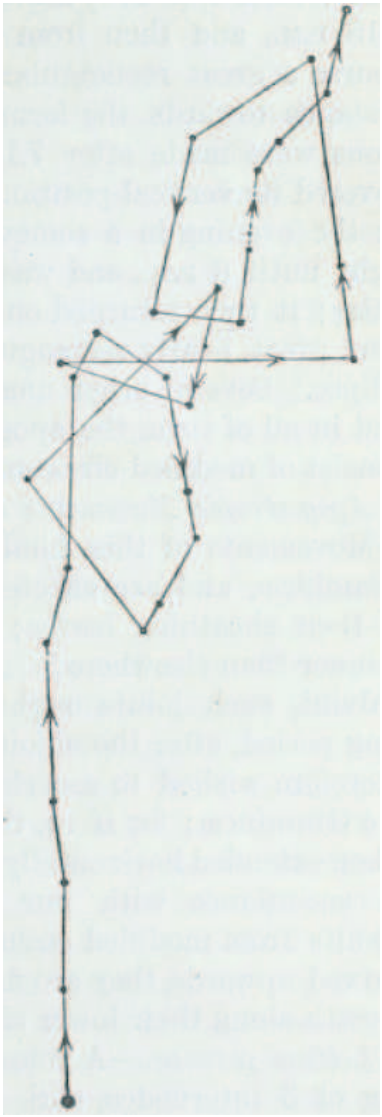

Figure *1.12* – *Cinématique de redressement de l'apex d'un hypocotyle de brasica oleracea (chou commun) d'après (Darwin [1880]). L'expérience a duré 25 heures et les points ont été tracés à intervalles réguliers, toutes les heures. En l'absence de suivi de cinématiques complètes, les expériences de Darwin sont difficiles à interpréter.*

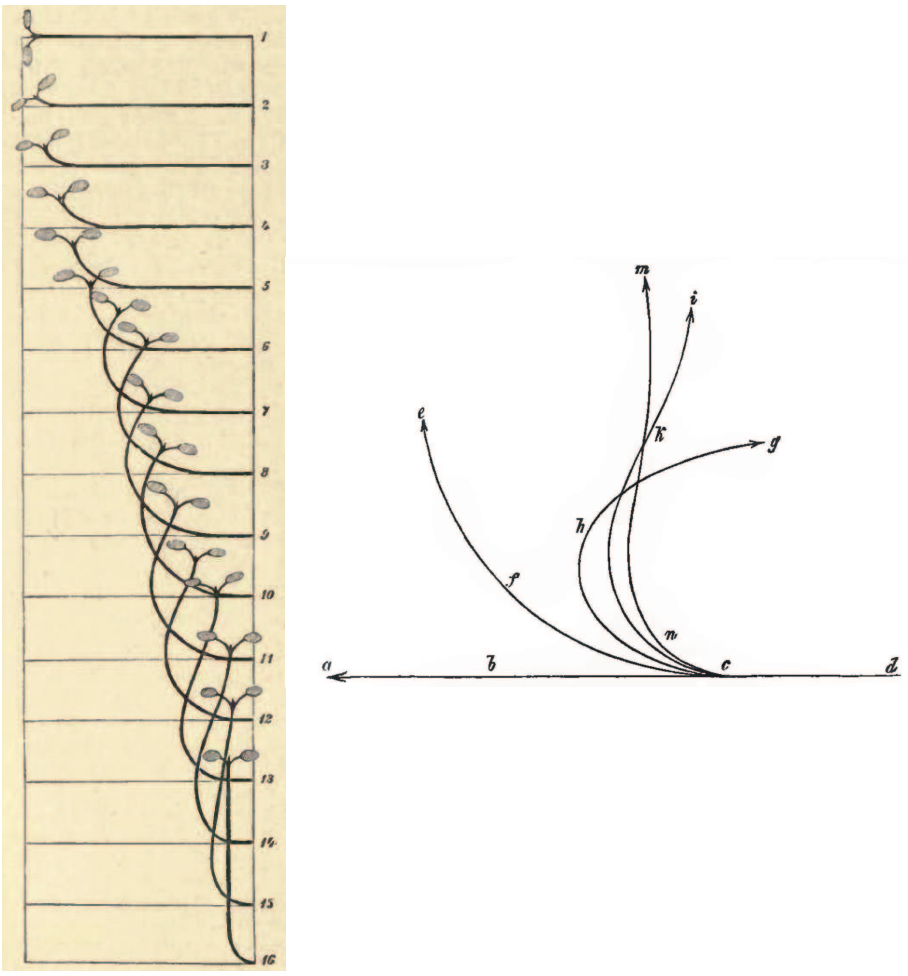

Figure *1.13* – *Cinématique de redressement de deux plantes, organes aériens d'après Strasburger et al. [1898] (à gauche) et Sachs [1888] (à droite).*

du problème de calculer une dérivée seconde. Dolk [1930] fut l'un des premiers a donné une représentation claire de la courbure des premiers instants du mouvement lors de la stimulation gravitropique.

Jusque dans les années 70, la cinématique fut relativement peu étudiée (Audus [1964]), les mesures se limitant principalement à l'orientation de l'apex au cours du temps. Cette mesure constitue toujours d'ailleurs une des bases de l'étude du gravitropisme (Galland [2002], Galland et al. [2002], Stockus and Moore [1996], Iino et al. [1996], Tarui and Iino [1997]) et est la source d'une erreur fréquente dans les papiers de physiologie végétale. Comme la fonction spatiale a été oubliée par cette mesure, la "courbure" est mesurée en degré. Or comme nous l'avons défini à la section 1.2.2, sa dimension est l'inverse d'une longueur. Il est alors possible que des tiges de longueur différentes exhibent des variations d'angle alors même que cette différence ne sera pas dû à leur courbure, mais seulement à leurs différentes longueurs.

Mais durant cette époque, l'effort initié au début du siècle s'est focalisé sur les mécanismes de démarrage de la réaction ainsi que sur la biochimie, puis la biologie moléculaire du problème. Tout d'abord par la mesure du temps de présentation, ne devant pas être confondu avec le temps de stimulation. La mesure principale consiste à stimuler des organes pour différentes orientations et différents temps avant de remettre les organes verticaux, puis de mesurer le temps au bout duquel 50% de l'organe s'est courbé. Les temps varient alors entre 0 et 30 minutes en fonction des plantes et organes.

Une autre relation très importante qui a guidé une partie des recherches sur les mécanismes est la loi en sinus (Figure 1.14) (Audus [1964], Larsen [1965, 1969]). Lorsque l'organe étudié est penché, on mesure la variation d'orientation apicale après un temps court ($\sim 3h$). Cette relation semble suivre un sinus pour lequel le maximum devrait se trouver à 90°. Mais le maximum est observé pour des valeurs supérieures de l'ordre de $120° - 135°$. Bien que plusieurs hypothèses aient été testées, la mesure du mouvement gravitropique par le seul angle apical ne prend pas en compte les zones où se déroule la courbure. La loi en sinus est en fait une loi de comportement global de redressement de la tige, et ne renseigne donc pas explicitement sur les mécanismes de régulation locaux. Il est donc difficile d'analyser les hypothèses proposées sur la base de cette simple mesure.

De nombreux travaux ont ensuite réalisé des mesures cinématiques plus ou moins précises, de la courbure ou de la croissance. Mais ces études se sont focalisées sur des durées le plus souvent assez courtes (Myers et al. [1995], Firn and Digby [1979], Cosgrove [1990]). Au tournant des années 80, les travaux de Wendy Silk (Silk and Erickson [1978], Silk [1984]) ont remis l'accent sur la cinématique et la nécessité de suivre les éléments matériels

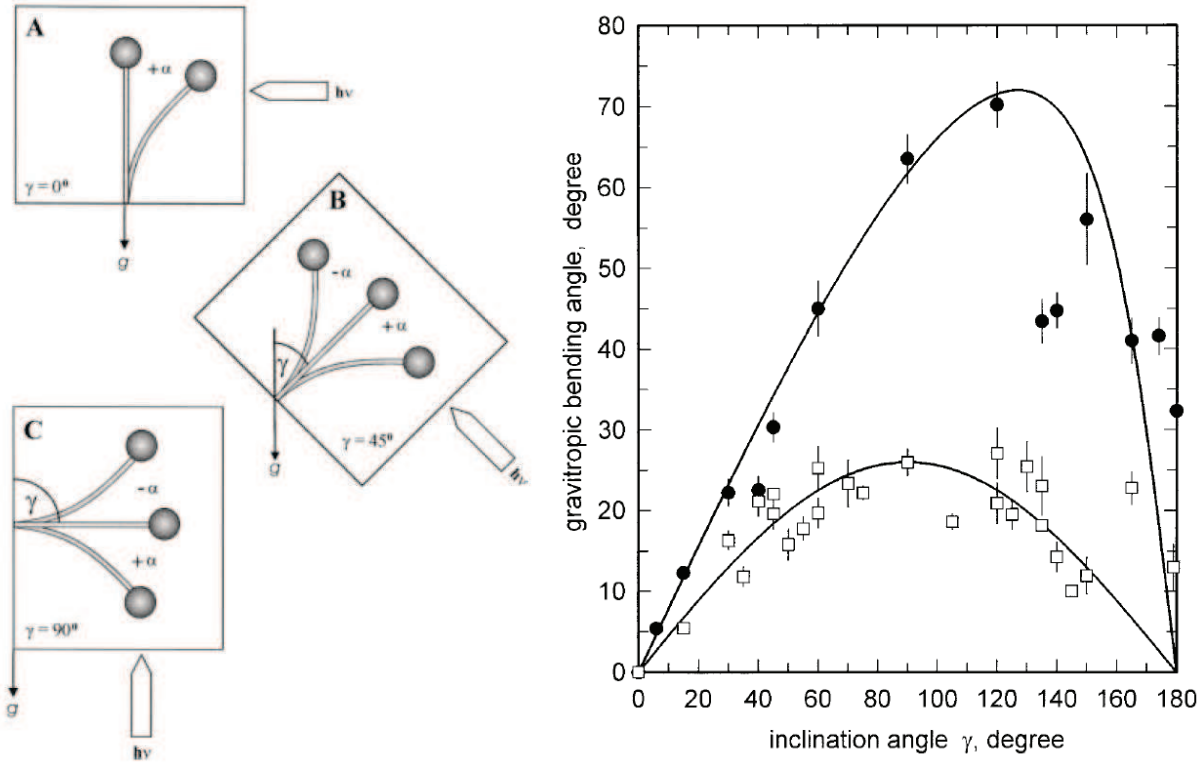

Figure *1.14* – *Détermination de loi en sinus. Des sporangiphores de Phycomices sont inclinés d'un angle γ par rapport à la verticale. La variation d'orientation apicale α est ensuite mesuré après un temps de 3 heures (carré blanc) et 7 heures (points noirs). α semble varier comme le sinus de γ à temps court, mais un maximum apparaît à* 120° *aux temps longs. Nous pensons que l'interprétation ne peut être donnée sans une cinématique complète du mouvement. Il est à noter que dans cet article, les auteurs ont aussi étudié un équilibre photogravitropique entre influences de la gravité et de la lumière. (Galland et al. [2002])*

A partir de ces travaux, de nombreuses méthodes de suivi des éléments ont été développées (Walter et al. [2009]). Plusieurs méthodes optiques ont été mises au point, mais principalement pour des racines. Certains nécessitant un dispositif très lourd et une très bonne résolution spatiale (Walter et al. [2002]), et sont donc difficile à transposer sur d'autres systèmes. D'autres méthodes par contre, sont plus faciles à mettre en oeuvre (Basu et al. [2007]), mais introduisent une interpolation qui peut avoir une incidence lors de la localisation des zones courbées. Nous avons donc mis au point notre outil propre, la Rod-Piv, afin de nous abstraire au maximum des problèmes d'interpolation tout en conservant une très bonne portabilité de la méthode (Annexe C).

Nous citons aussi des mesures de cinématique plus récentes sur des arbres en croissance secondaire. Du fait de l'échelle de temps, plusieurs semaines, et de l'absence d'élongation, des mesures très précises ont pu être réalisés par digitalisation (Coutand et al. [2007], Almeras and Fournier [2009]). A l'aide d'un champ magnétique, la position d'un stylet peut être repérée dans l'espace tridimensionnel (Moulia and Sinoquet [1993]). Ceci permet de récupérer des points le long de la tige. En recommençant l'opération durant plusieurs jours, la cinématique du redressement peut être obtenue.

1.3.2 La perception et la traduction en mouvement

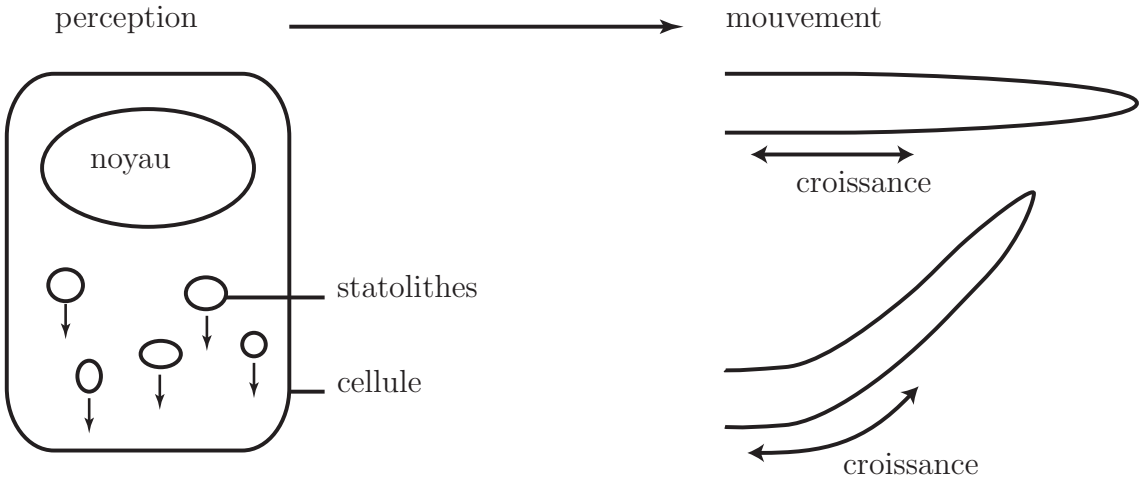

Figure *1.15* – *Un signal est perçu à l'intérieur par le biais des statolithes. Ce signal est ensuite transcrit en mouvement grâce à la croissance différentielle. La face inférieure de l'organe croit plus vite que sa face supérieure, ce qui entraîne une modification de courbure locale.*

La manière dont la gravité est perçue par les plantes est une question qui reste en débat à l'heure actuelle. Il a été rapidement postulé l'existence de corps, les statolithes,

qui sédimentent dans la cellule et permet à la cellule de connaître son orientation (Jost and Gibson [1907]. Cette hypothèse a été inspirée en premier lieu du mécanisme présent chez les écrevisses. La présence d'un corps apparenté à une pierre, qui sédimente dans un organe sensible à sa position, permet à l'écrevisse d'apprécier son accélération longitudinale et donc de connaître la direction de la gravité. Chez les plantes, bien qu'il n'y ait pas un organe spécifique de la perception de la gravité, celle-ci semble ainsi passer par la présence d'organites présents à l'intérieur des cellules (Larsen [1969], Iversen and Larsen [1971]). Ces statolithes, remplis d'amidon, sont plus denses que le cytoplasme et sédimentent. Ils appliqueraient ensuite une pression sur la membrane. Ce premier signal permettrait alors de donner l'orientation de chaque cellule.

Bien qu'il ne soit pas nécessaire de détailler plus en amont cette hypothèse pour le travail présenté dans ce manuscrit, nous nous permettons d'en donner quelques précisions, comme il semble que le sujet interpelle un public assez large. Tout d'abord il a très vite été montré qu'il existe une corrélation presque parfaite entre les sites de perception de la gravité et la présence de grains d'amidon (Morita and Tasaka [2004]). Des considérations hydrodynamiques montrent que seuls les grains d'amidon possèdent les caractéristiques nécessaires, taille et temps caractéristiques de sédimentation, au rôle de statolithes. D'un autre côté, il semble que leur absence modifie la réponse gravitropique, mais qu'un passage en centrifugeuse permet de retrouver les fonctions perdues (Pickard and Thimann [1966]). Une autre théorie (Czapek [1898], Blancaflor [2002]) impliquerait que la cellule soit capable de sentir son propre cytoplasme. Mais la différence de pression entre chaque face est trop faible, et un mécanisme cellulaire pour percevoir des différences aussi faibles n'a pas encore été mis à jour. Une théorie plus récente fait quant à elle intervenir à la fois le cytosquelette et des moteurs moléculaires. Les lecteurs intéressés par cette question peuvent mettre à profit la lecture de plusieurs revues publiées sur le sujet (Blancaflor [2002], Haswell [2003], Morita and Tasaka [2004], Perbal and Driss-Ecole [2003], Moulia and Fournier [2009])

Même si le rôle des statolithes dans la perception de la gravité n'est pas forcément établi, la corrélation de leur présence avec les sites de perception semble par contre bien établie. La présence de statolithes est un indicateur des zones de perception de la gravité (Figure 1.16). Si dans la racine cette zone de perception est limitée à la coiffe apicale, dans les organes aériens nous en trouvons tout le long de la zone de croissance, et donc dans les zones motrices. La perception se ferait ainsi en chaque point de la partie motrice (Morita and Tasaka [2004]).

Des expériences de magnétotropisme confirment que la perception locale dans la zone de croissance entraîne elle aussi une réponse locale (Kuznetsov and Hasenstein [1997], Weise et al. [2000]). A l'aide d'une pointe magnétique permettant d'exciter localement le

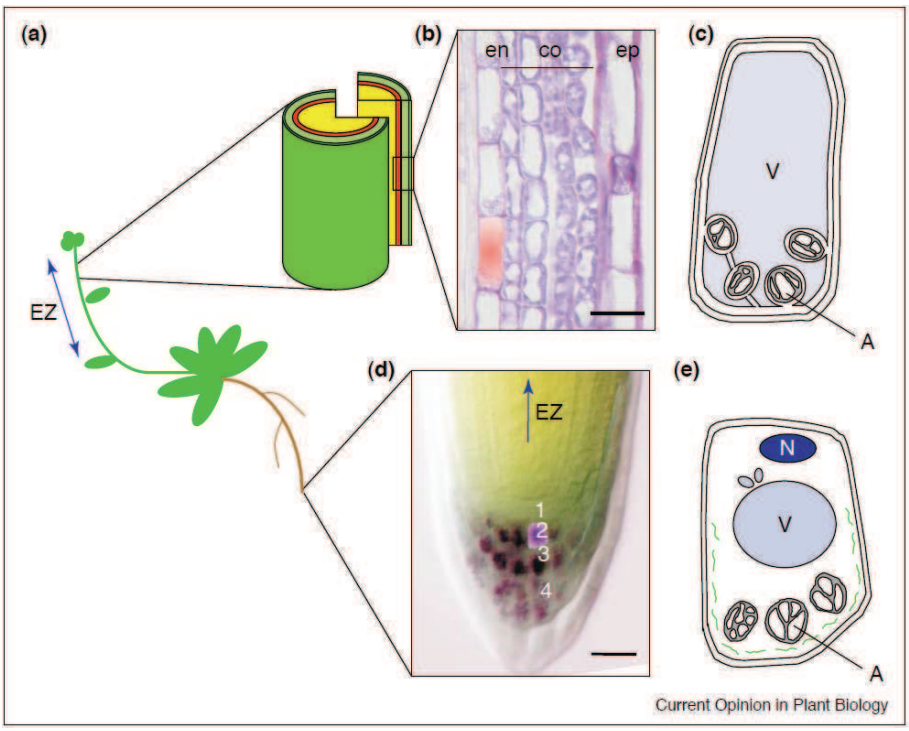

Figure *1.16* – *D'après Morita and Tasaka [2004]. Schéma d'Arabidopsis thaliana montrant les zones connues de perception. Dans les organes aériens, les statolithes se trouvent dans l'endoderme (b) tout le long de la zone motrice de la tige (EZ : élongation zone). (c) représente une version schématique de la cellule colorée en (b). Nous remarquons que les grains d'amidon ont sédimenté et se trouvent en bas de la cellule. Dans le cas des racines, la perception se fait uniquement au niveau de la coiffe racinaire (d).*

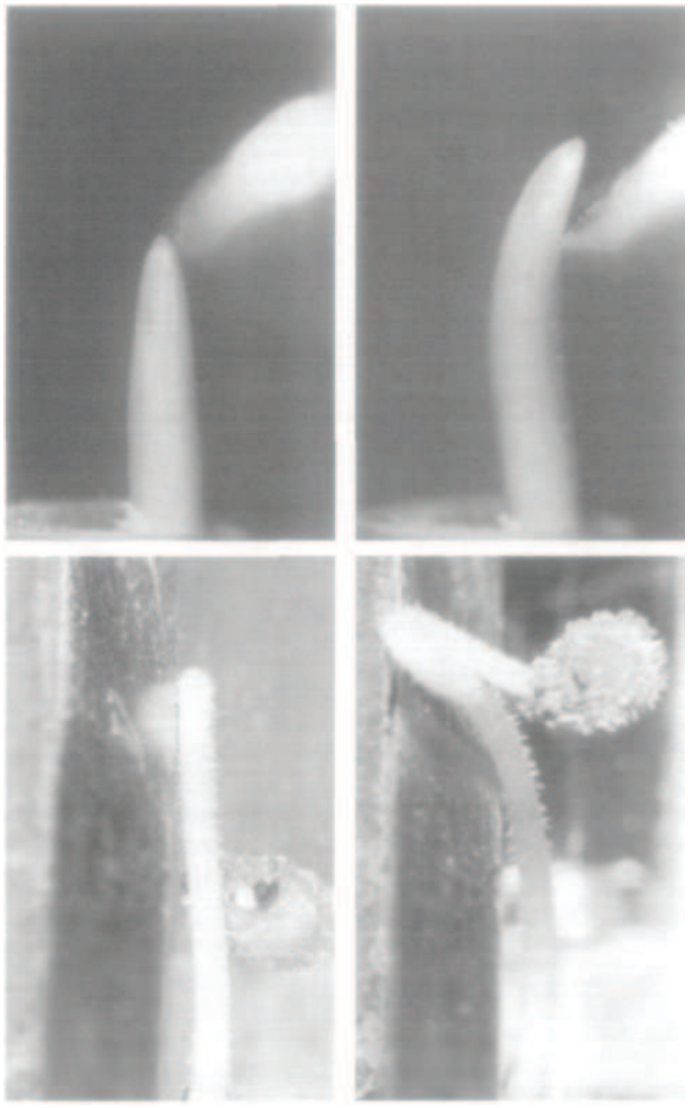

Figure *1.17* – *D'après Kuznetsov and Hasenstein [1997]. A l'aide d'une pointe magnétique, un champ magnétique très localisé permet le déplacement des statolithes. La plante se courbe uniquement dans la zone d'influence du champ magnétique. Coléoptiles d'orge (en haut) et hypocotyle de tomate (en bas)*

champ électrique et de déplacer les statolithes. La courbure n'intervient que dans la zone de déplacement des grains.

Une fois le signal capté par les cellules, il est ensuite intégré sur la section de l'organe pour obtenir l'orientation de ce dernier. L'hypothèse de Cholodny-Went la plus classique implique que ce signal permet la redistribution d'une phytohormone, l'auxine (Firn et al. [2000], Perbal et al. [2002], Philippar et al. [1999]). Cette redistribution est rendue asymétrique par la perception de l'orientation de la tige.

L'auxine est une molécule dont l'implication dans la croissance est connue, mais le rôle mal précisé. Il semble qu'il aide à fluidifier les parois, ce qui baisserait leur viscosité et permettrait ainsi à la cellule de croître plus vite. La redistribution asymétrique sur les deux faces entraîne donc une modification de rhéologie sur chaque face (Moulia and Fournier [2009]). La croissance est alors différente entre les faces supérieures et inférieures de la tige, ce qui entraîne la courbure de l'organe.

La redistribution de l'auxine fait intervenir différents transporteurs PIN. Les transporteurs PIN1 assurent le déplacement de l'auxine longitudinalement à l'axe de la tige, tandis que les transporteurs PIN3 assurent le déplacement transverse. Ainsi leur localisation spécifique sur la membrane entraîne et dirige le flux d'auxine. Lors de la gravistimulation, le transporteur PIN3 est déplacé ou activé et permet de construire un gradient d'auxine qui entraînera la croissance différentielle. Cette hypothèse constitue ce qui est actuellement admis comme la théorie de Cholodny-Went (Firn et al. [2000], Tanaka et al. [2006]).

Un mécanisme équivalent entre en jeu dans le cas de la croissance secondaire, mais la différence de croissance élongationelle est alors remplacée par une différence de maturation entre chaque face. Du bois, dit de réaction, ayant des propriétés soit de contraction, chez les angiospermes, soit d'expansion, chez les gymnospermes. Prenons l'exemple des angiospermes, du bois est créé sur une face de la tige, qui va se contracter et entraîner une déformation du bois de la partie opposée. Ce moment interne ainsi créé entraîne la courbure de la plante. Ce bois est appelé bois de tension du fait de son état. De manière équivalente dans le cas des gymnospermes, nous parlerons de bois de compression (Moulia and Fournier [2009]).

Pour obtenir une description complète du mouvement, il faut donc obtenir à la fois l'élongation, qui donne l'intensité du moteur, mais aussi la courbure, qui donnera l'intensité de la réaction. Il apparaît clairement que la simple étude de l'angle apical ne permet pas d'obtenir une vision très précise du mouvement. Dans le cas de la plante de Pfeffer par exemple (Figure 1.6), nous voyons clairement que les mouvements d'oscillation de la partie apicale sont dus en grande partie au redressement de la partie basale et donc, à

l'effet longue portée de la courbure basale sur l'orientation apicale.

1.3.3 Les mouvements de redressement

Bien que la cinématique du mouvement de redressement soit rarement présente dans la littérature, de nombreux cas ont tout de même été décrits. Ces images du redressement vont nous permettre de faire ressortir des différences qualitatives entre mouvements. Si nous reprenons les exemples déjà présents dans cette thèse, nous pouvons voir que toutes les plantes discutées jusqu'à maintenant montrent à un moment du redressement une forme en S (Figure 1.6 et 1.13). Mais la littérature plus récente montre des comportements où l'apex ne dépasse jamais la verticale et ce sur des organes ou plantes très différents, un tronc de peuplier, un champignon ou un coléoptile de blé (Moulia et al. [2006]). Ces derniers laisseraient suspecter l'existence d'un système de régulation performant permettant de ne jamais dépasser la verticale.

Des cas intermédiaires ont aussi été décrits, où la tige ne présente qu'une forme C et pas en S. Nous pouvons d'ailleurs noter que ces organes commencent à décourber avant d'atteindre la verticale. Ce comportement a été appelé autotropisme.

1.3.4 La proprioception

Comme nous l'avons vu précédemment, l'autotropisme regroupe l'ensemble des mouvements de réorientation des plantes en l'absence de stimuli extérieurs. Ces mouvements peuvent être divisés en deux groupes principaux, des mouvements de décourbure pour rendre l'organe droit ou l'apparition d'une courbure spontanée.

Pour le cas où la plante décourbe, l'exemple le plus classique est celui décrit plus haut où l'organe qui se redresse commence à se décourber avant d'atteindre la verticale (Figure 1.18) (Firn and Digby [1979], Myers et al. [1995], Tarui and Iino [1997], Coutand et al. [2007]). Une onde de décourbure part ainsi de l'apex pour se diriger vers la base. Une autre caractérisation expérimentale de ce phénomène de décourbure consiste à induire une courbure par gravitropisme ou phototropisme puis à enlever toute stimulation soit en micro-gravité (Chapman et al. [1994]) ou encore sur un klinostat (Brown et al. [1996]). Dans ces conditions, une décourbure va se produire.

Dans le cas de la courbure spontanée, l'expérience consiste ici à enlever toute stimulation à un organe droit par klinostat ou microgravité (Stankovic et al. [2001]), une courbure spontanée est parfois observée.

Le point commun entre ces différents comportements est l'existence d'une réorientation indépendante des stimulations extérieures. Les mécanismes responsables sont loin d'être

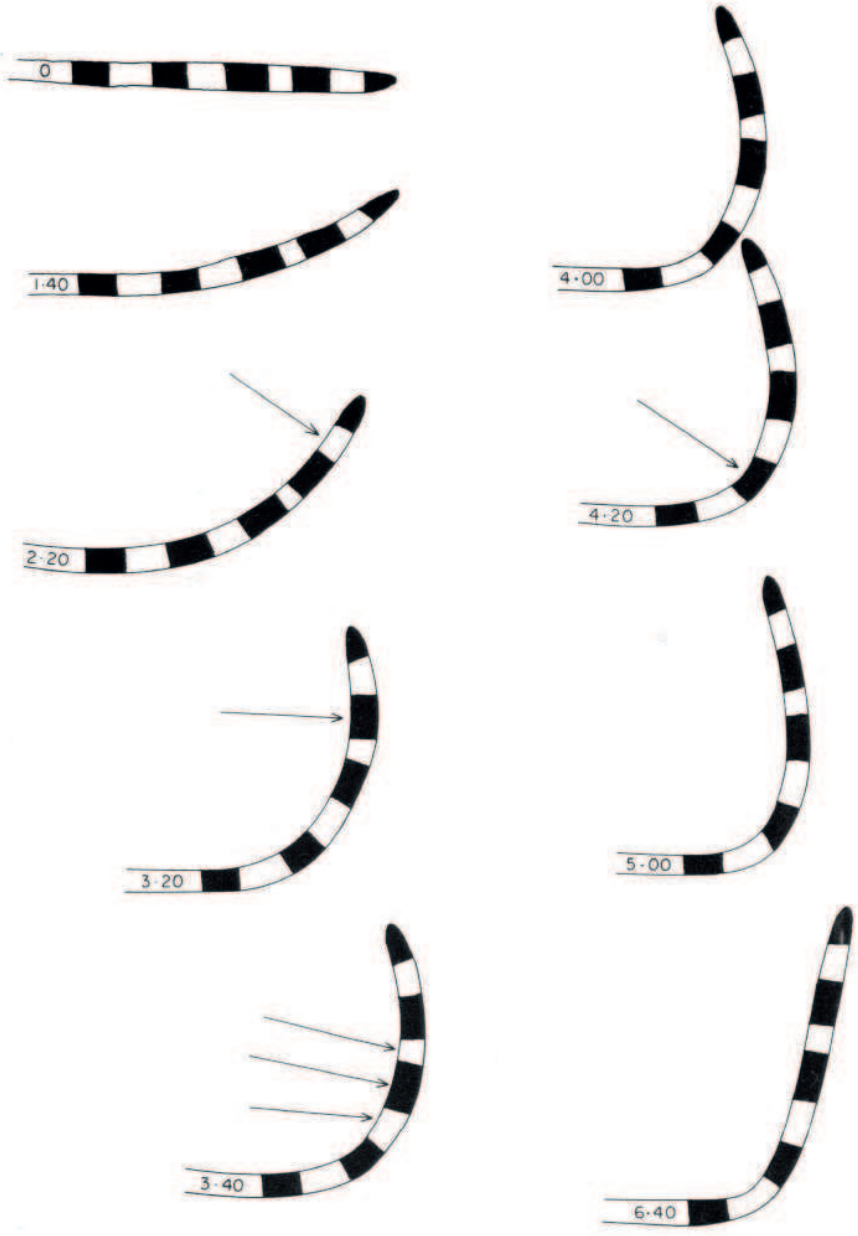

Figure *1.18* – *D'après Firn and Digby [1979]. Redressement d'un coléoptile/mésocotyle de maïs, le temps depuis lequel l'organe est placé horizontalement est indiqué en heure sur chaque dessin. Les flèches indiquent l'endroit où le coléoptile commence à se décourber.*

clairs, mais nous postulons que la perception de la déformation locale doit permettre cette réorientation.

Il a été en effet été montré que les plantes étaient capables de percevoir leur déformation et d'y répondre en conséquence (Coutand and Moulia [2000], Moulia et al. [2010]). Le cadre était par contre quelque peu différent. Dans les premières expériences, une tige de plant de tomates a été fixée en son milieu et l'élongation totale est mesurée au cours du temps. La partie basale qui n'est plus en croissance est déformée, et l'élongation s'arrête dans la zone de croissance sur une durée qui est proportionnelle à la somme des déformations basales et non à la contrainte. Ainsi un signal basal peut être propagé vers l'apex suite à la perception locale de déformations. Ce mécanisme de perception de la déformation consécutive à une courbure a été ensuite confirmé chez d'autres plantes et modélisé (Moulia et al. [2010]).

Nous pensons que les phénomènes d'autotropisme décrits ici peuvent être regroupés sous la perception de la déformation. Cette dernière serait alors analogue à la proprioception décrite chez les animaux. C'est pourquoi nous proposons d'utiliser cette terminologie qui est déjà usitée chez l'animal et présente moins d'ambiguïtés que les divers termes qu'on trouve chez les plantes.

1.4 Conclusion

Le gravitropisme a été décrit depuis de nombreuses années. Si les temps caractéristiques de démarrage de la réaction ainsi que la biologie du problème sont bien compris pour ce qui concerne les premiers instants, le reste du mouvement n'a pas fait l'objet d'une analyse très poussée. Nous pensons que pour comprendre le gravitropisme une étude de la totalité du mouvement doit être entreprise. Une conséquence de cette restriction aux premiers instants est que la compréhension des phénomènes proprioceptifs lors du mouvement n'a pas été pleinement éclaircie. De plus aucun cadre général n'a, à l'heure actuelle, été dégagé.

Notre approche va donc s'articuler en plusieurs temps. Tout d'abord, nous allons tâcher de définir des caractéristiques universelles dans tous les mouvements actifs des plantes en réponse à une perturbation gravitropique ainsi que d'obtenir un cadre théorique général qui nous donnera une modélisation complète du mouvement. Nous pourrons ainsi caractériser l'influence de chaque terme. Dans le deuxième chapitre de cette thèse, nous construirons un modèle à partir d'hypothèses simples, sur la perception et la réponse, qui nous donnera une description générale du mouvement. Ce dernier nous permettra de comprendre l'importance d'avoir une solution stationnaire et le rôle d'un terme proprioceptif dans la régulation du mouvement.

Dans le troisième chapitre, nous verrons comment la croissance modifie le comporte-

ment et dans quelle mesure les caractéristiques décrites au chapitre précédent continuent à s'appliquer.

Puis, dans le quatrième chapitre, nous proposerons une technique expérimentale de phénotypage du gravitropisme dérivée de notre cadre théorique. Ceci nous permettra de confronter notre modèle général aux mouvements observés pour une large variété de plantes. Nous verrons le bon accord du modèle au premier ordre ainsi que sa généricité. Les limites du modèle seront aussi discutées.

Nous discuterons ensuite plusieurs hypothèses qui permettent d'expliquer les déviations observées par rapport à la théorie. Regroupée sous l'influence générale du rôle de l'apex, cette étude fera l'objet du cinquième chapitre.

Pour finir dans un dernier chapitre, nous discuterons des réponses apportées par notre étude et des perspectives apportées sur les autres mouvements des végétaux ainsi que l'apport que nous pensons pouvoir donner dans d'autres domaines tels que l'étude génétique.

Chapitre 2

La modélisation

Il faut avoir des idées "à priori" sur la manière dont se passent les choses, il faut avoir des modèles.

René Thom

Nous nous proposons ici de décrire la méthode utilisée pour construire notre modèle. Il semble que le premier critère qui influence la construction de modèles en biologie — et ailleurs — soit le bon accord entre l'ajustement des données expérimentales avec la théorie. Malheureusement, ce critère prédomine parfois à l'intelligibilité du modèle. Un modèle ne pouvant reproduire parfaitement toute la réalité, sauf à être le catalogue des observations, nous proposons d'orienter notre démarche avec d'autres critères.

Tout d'abord, ce modèle doit être simple et parcimonieux. La simplicité est ici envisagée dans un souci d'intelligibilité. Si nous voulons comprendre l'influence de chaque terme, chacun doit pouvoir être interrogé sur son rôle dans le comportement. Donc ces paramètres doivent être peu nombreux et de nouveaux termes ne doivent être ajoutés que lorsque l'influence des précédents est bien assimilée.

Il faut bien évidemment que ce modèle soit capable, au moins qualitativement,de reproduire les comportements observés. Mais plutôt que de rechercher un trop bon accord avec les données, les cinématiques de courbure doivent pouvoir être reproduites dans leurs caractères les plus frappants tout en présentant les différences observées dans le mouvement. Pour cela, la géométrie du système doit être clairement explicitée.

Le dernier critère est souvent présent en biologie, c'est celui de la robustesse du modèle qui, à notre avis, rejoint celui de l'universalité du modèle. Nous nous devons de définir le sens que nous donnons à la robustesse et à l'universalité, car ces deux mots recouvrent plusieurs interprétations suivant les domaines d'étude. En physique, par exemple, l'uni-

versalité implique que la description d'un système reste la même à toutes les échelles. Ici, l'universalité va surtout porter sur des systèmes qui peuvent être différents, en termes d'organes ou d'espèces par exemple.

Revenons en à la robustesse, le modèle doit montrer un comportement adéquat dans une très large gamme de paramètres. Ce qui a une implication sur la physiologie du problème. Si la biologie du système doit être trop finement réglée, il sera difficile d'en tirer un caractère universel, car tous les organismes devraient se débrouiller pour se retrouver dans des plages de paramètre équivalentes. De plus, la moindre déviation des paramètres aurait alors un effet dramatique, en modifiant complètement les comportements. L'existence d'organismes serait alors très volatile.

2.1 Universalité des comportements

Figure *2.1* – *Redressement d'un coléoptile de blé dans le sens naturel de lecture. L'intervalle entre deux images successives est de 1h30, la barre blanche représente* 1cm. *Le coléoptile ne dépasse jamais la verticale et termine à une position où l'apex n'est pas parfaitement aligné avec la verticale.*

2.1.1 Protocole expérimental

Pour nous assurer d'un caractère générique sous-jacent, nous avons réalisé des expériences sur le coléoptile de blé (Figure 2.1) et sur l'inflorescence d'Arabidopsis (Figure 2.2). Les

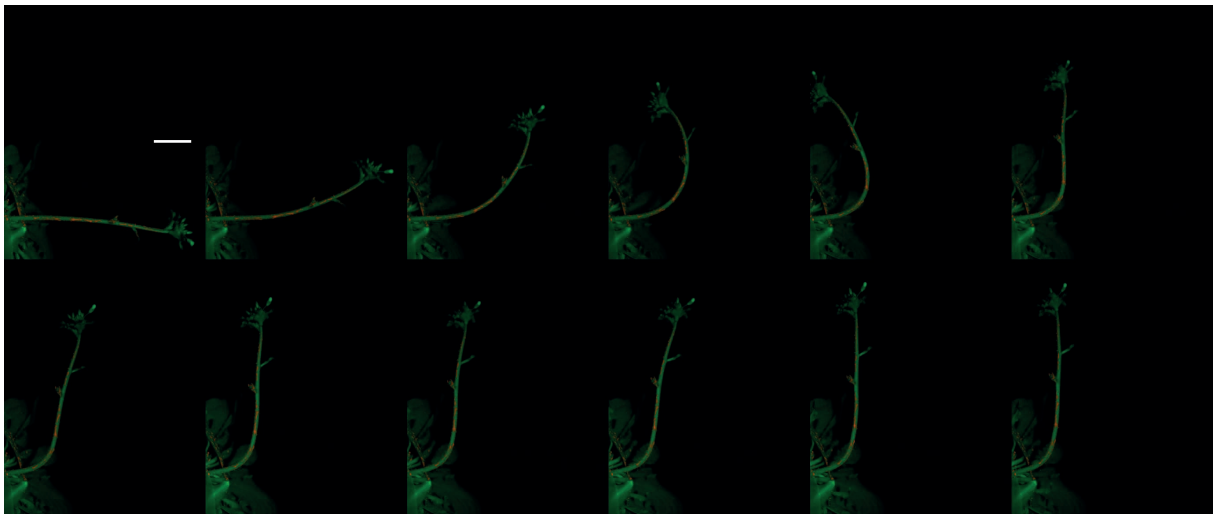

Figure *2.2* – *Redressement d'une inflorescence d'arabidopsis thaliana dans le sens naturel de lecture. L'intervalle entre deux images successives est de 1h30, la barre blanche représente* 1*cm. L'inflorescence dépasse rapidement la verticale.*

plantes ont d'abord été libres de pousser verticalement puis, afin d'éviter les effets phototropiques, l'expérience a été réalisée dans l'obscurité. La plante, ou plus précisément l'organe étudie est penché à 90° par rapport à la verticale, de telle manière à l'aligner avec l'horizontale. Des photos sont ensuite prises à intervalles réguliers (entre 15 et 30 minutes). Lors de la prise de vue, la plante est illuminée par le flash de l'appareil muni d'un filtre vert (Lee 139 Primary Green). Le vert est en effet une couleur très peu perçue par les plantes. Lors de l'expérience nous pouvons de plus vérifier l'absence d'effets phototropiques, car les plantes ne s'orientent jamais vers l'appareil. Nous avons ensuite récupéré la ligne médiane de l'organe pour obtenir la courbure au cours du temps (Annexe C).

2.1.2 Analyse des cinématiques

Contrairement au cas montré dans le chapitre précédent, le coléoptile de blé (Figure 2.1) ne dépasse jamais la verticale lors de son redressement, ce qui pourrait laisser suspecter une régulation plus importante qu'ailleurs (Moulia et al. [2006]). Un tel comportement a d'ailleurs été décrit pour d'autres organes, plantes ou espèces. Le peuplier en croissance secondaire ne dépasse jamais la verticale (Coutand et al. [2007]).

Par contre, l'inflorescence d'Arabidopsis (Figure 2.2) présente une situation intermédiaire entre le coléoptile de blé et l'impatience, si nous observons bien un dépassement de la verticale, les oscillations sont beaucoup moins importantes que chez l'impatience. Nous

observons une forme en C et non en S.

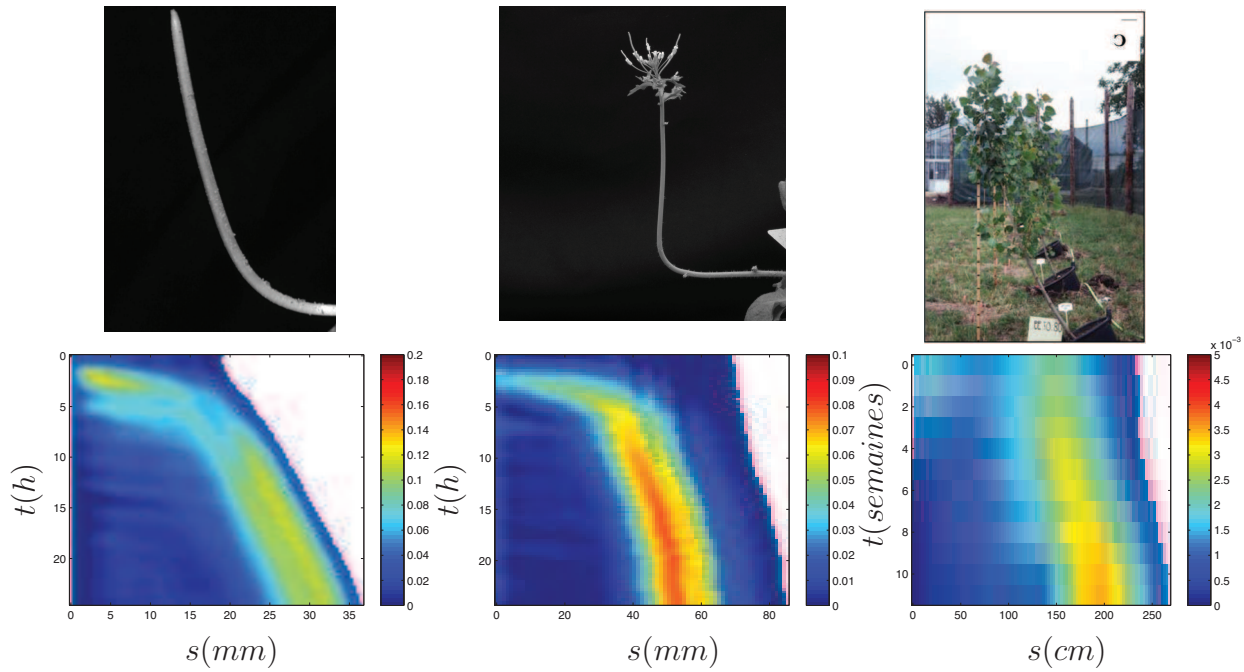

Figure ***2.3*** – *De gauche à droite, Cinématique de courbure d'un coléoptile de blé, d'une inflorescence d'arabidopsis et d'un peuplier (Coutand et al. [2007]). En abscisses, l'abscisse curviligne s sur la ligne médiane de l'apex, à gauche, à la base, à droite. En ordonnées, le temps t depuis le début de la stimulation de haut en bas. La couleur représente la valeur en chaque point de la tige. Les tiges peuvent être en croissance, la surface couverte augmente donc avec le temps, la couleur blanche correspond à s plus grand que la longueur totale de la tige. Cette représentation est la même pour tous les graphes sous forme de surface colorée de cette thèse.*

La comparaison des cinématiques de redressement est autrement révélatrice (Figure 2.3). Les cinématiques de deux individus des plantes précédentes sont ainsi comparées à un tronc de peuplier en croissance secondaire., à partir de l'expérience réalisée par Coutand et al. [2007]. Nous observons assez rapidement que bien que les mouvements soient qualitativement différents, leurs cinématiques sont très semblables. Au début, la totalité de la tige se courbe puis alors que l'apex approche de la verticale, il commence à se décourber vers l'apex tandis que la courbure se concentre vers la base. Nous pouvons donc imaginer que bien que les mécanismes en jeu soient sensiblement différents, différentes espèces et organes ou des mécanismes de croissance différents, il soit possible de trouver un modèle générique qui reproduit les cinématiques tout en décrivant les différences qualitatives observées dans le mouvement.

2.2 La modélisation des mouvements actifs dans la littérature

Avant de commencer à construire notre modèle, nous allons, en vue des critères que nous nous sommes fixés, interroger la bibliographie de la modélisation des mouvements de végétaux. Nous donnerons d'abord une brève description des tentatives de modélisation des mouvements en général avant de se concentrer sur les modèles qui relient la perception de l'environnement à la réponse en mouvement.

Un premier type de modèle s'est intéressé à la mécanique du phénomène. Certains de ces modèles permettent d'avoir une description des mouvements rapides pour lesquels, la mécanique et les instabilités jouent un rôle primordial (Forterre et al. [2005], Skotheim and Mahadevan [2005]). Mais ils ne permettent pas d'obtenir une description précise des mouvements lents, du fait de leur absence de prise en compte d'éléments actifs. Nous laisserons donc de côté l'étude de ces modèles.

La description des organes en croissance secondaire, troncs ou branches, a fait l'objet de nombreuses études pour tenter de comprendre comment la production de bois de tension, ou de compression, permettait de rendre compte du mouvement des plantes (Fournier et al. [2006], Almeras and Fournier [2009], Moulia and Fournier [2009]). La mécanique ainsi que les mécanismes moteurs sont clairement explicités. De fait, ils permettent de clairement obtenir les limites mécaniques du redressement. Par contre la localisation des sites de perception ainsi que celle de la réponse en courbure ne sont pas explicitées et il n'est alors pas possible de rendre compte de la régulation du mouvement.

Nous arrivons maintenant aux modèles dont le rôle a été de comprendre comment la perception est transcrite en mouvement. Les premiers à tenter l'aventure se sont intéressés à la circumnutation. La plupart des tiges en croissance primaire présentent une rotation de la tige parfois très régulière (Darwin [1880]). Israelsson and Johnsson [1967] ont considéré, dans leur modèle, les variations de l'orientation apicale. L'équation de comportement s'applique alors directement à cet angle apical. Le modèle développé est intrinsèquement lié au gravitropisme. Gradmann [1928] a soutenu l'hypothèse que la nutation apparaissait par dépassement successif de la verticale qui intervient du fait d'un décalage temporel entre la perception et la réponse. Le modèle s'écrit sous la forme

$$\dot{A}(t) = -kA(t - t_0) \tag{2.1}$$

où A est l'orientation de l'apex par rapport à la verticale, t le temps et t_0 est le délai

entre la perception et la réponse. Malgré le fait qu'ils arrivent effectivement à ajuster une partie des données expérimentales, le principal défaut de ce modèle est de négliger complètement l'organisation spatiale de l'organe. De même que pour la loi en sinus, l'absence de la géométrie de la tige ne permet pas de savoir explicitement comment s'organise ce mouvement. Ce modèle a été raffiné au cours du temps (Johnsson et al. [1999]), mais a conservé ces défauts par rapport à l'absence de géométrie.

Des modélisations plus récentes se sont concentrées sur l'étude du gravitropisme. Stockus and Moore [1996] s'attache à reproduire la dynamique des angles apicaux lors du redressement gravitropique. Se focalisant sur l'angle à l'apex, les défauts sont les mêmes que ceux évoqués précédemment sur l'absence de géométrie. Leur approche est néanmoins intéressante. Leur fonction est décomposée en quatre termes successifs, la susception, la perception, la transduction et la réponse. Le signal va ainsi passer par chaque terme avant d'être transcrit en un mouvement. Des jeux de fonctions sont testés pour chaque terme, mais leur justification n'est pas toujours évidente. Il est alors difficile de comprendre l'influence de chacun des termes indépendamment des autres alors même que leur origine reste obscure. Quatre modèles différents sont formés pour ajuster les données, mais seuls les premiers instants sont bien ajustés. La complexité du modèle et l'absence de géométrie le rendent difficilement discriminatoire envers les modèles qui marchent mal.

La dernière tentative (Meskauskas et al. [1998, 1999a,b]) reste à l'heure actuelle ce qui se fait de mieux dans le domaine. La tige est enfin considérée dans son intégralité et le modèle porte sur la variation de courbure de chaque élément local. Chaque élément pouvant se courber en réponse à différents éléments de perception. Malheureusement, de nombreux termes dans l'équation n'ont qu'une faible justification théorique, certains provenant d'ajustement de données expérimentales dont le sens n'est jamais explicité. De plus, l'abondance de termes, 7 paramètres ajustables, noie la compréhension du modèle au milieu de la complexité.

Ainsi les modèles perceptifs chez les plantes présentent de nombreux défauts. La géométrie est le plus souvent négligée ce qui ne permet pas d'apprécier clairement les mécanismes sous-jacents exacts du mouvement. Ensuite, la parcimonie n'est souvent pas le fort de ces descriptions ce qui rend difficile la connaissance précise du rôle exact porté par chaque terme.

2.3 Construire un modèle théorique

Les organes que nous considérons sont des organes aériens allongés à symétrie axiale. Ce sont les coléoptiles, les hypocotyles, les tiges, les inflorescences... Si la variation de

diamètre le long de ces organes est faible, ils vont être équivalents à des poutres. Leur description peut donc passer par la ligne médiane. Le mécanisme de mouvement — la croissance différentielle par exemple, bien que la description soit indépendante du mécanisme — va entraîner une modification de la courbure locale. Nous pouvons donc écrire le modèle sous la forme d'une variation de la courbure locale au cours du temps

$$\frac{\partial C(s,t)}{\partial t} = \phi \tag{2.2}$$

où ϕ est une fonction dépendante des différents paramètres entrant en jeu dans le problème. Elle doit contenir la géométrie, la mécanique, et la perception ainsi que sa voie de transformation en mouvement. La géométrie représente la forme de la tige, une tige symétrique ou asymétrique devrait présenter des comportements différents par exemple. La rhéologie décrit les propriétés du matériau, sa rigidité, la viscosité des parois, la mécanique contient l'intégration de la rhéologie sur la géométrie. La perception rend compte des éléments que la tige pourra percevoir au cours, son inclinaison par exemple. Pour finir, la manière de transformer cette perception en mouvement pourra faire intervenir de nombreuses cinétiques, chimique ou génétique, impliquant l'auxine par exemple. La transformation de la perception en mouvement le long de la tige ainsi que la rhéologie seront considérées homogènes spatialement, le long de la tige, et temporellement, durant le mouvement. Nous considérons donc ici que la perception est le facteur principal du mouvement et que, de plus, le rôle de la mécanique pourra être négligé au premier ordre.

En l'absence de torsion la description de notre ligne se limite à son orientation locale par rapport à la verticale $A(s,t)$ et à sa courbure locale $C(s,t)$. Les effets spatiaux, les morceaux de la tige ont des comportements clairement différents suivant leurs positions sur la tige, et temporaux, le comportement change au cours du temps, seront négligés, car la tige sera considérée comme homogène. Les seuls paramètres qui peuvent alors être perçus par la tige sont $A(s,t)$ et $C(s,t)$ ou des compositions de ces deux paramètres. La perception considérée comme locale donne une réponse locale. La fonction ϕ n'est alors qu'une fonction de $A(s,t)$ et de $C(s,t)$. Ce qui se réécrit

$$\frac{\partial C(s,t)}{\partial t} = \phi(A,C) \tag{2.3}$$

Nous pouvons développé cette fonction en polynômes de A et C autour de la solution d'une tige droite, $C(s,t) = 0$, et verticale, $A(s,t) = 0$.

$$\frac{\partial C(s,t)}{\partial t} = \alpha + \beta_1 A + \beta_2 A^2 + ... + \gamma_1 C + \gamma_2 C^2 + ... + \\ +\delta_1 AC + \delta_2 A^2 C + \delta_3 A C^2 + ... \tag{2.4}$$

Si la tige est complètement verticale $A(s,t) = 0$ et droite $C(s,t) = 0$, la réaction gravitropique doit être nulle. $\phi(0,0)$ doit donc être une solution stable de l'équation.

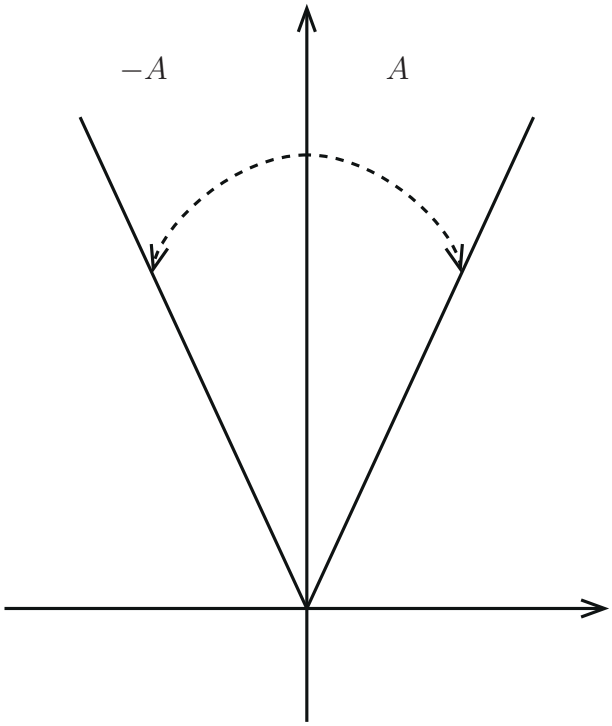

Figure *2.4* – *Le comportement doit être le même quelle que soit la direction dans laquelle la tige est penchée. Cette symétrie va contraindre une partie des solutions acceptables par le système.*

Lorsque l'on cherche à modéliser un système physique, l'étude des symétries du système est un des critères les plus contraignants sur les solutions acceptables par le système. Le principe de Curie[1] nous indique que les symétries données par le système initial doivent se retrouver dans l'évolution de ce dernier. Ainsi l'équation décrivant le système doit

1. L'énoncé exact donné par Pierre Curie (Curie [1894]) est

Lorsque certaines causes produisent certains effets, les éléments de symétrie des causes doivent se retrouver dans les effets produits.

Lorsque certains effets révèlent une certaine dissymétrie, cette dissymétrie doit se retrouver dans les causes qui lui ont donné naissance.

Il faut noter d'ailleurs que la réciproque n'est pas strictement vraie dans le sens où les effets peuvent être plus symétriques que les causes.

satisfaire aux mêmes conditions de symétrie que le système étudié.

Ici, l'angle est orienté par rapport à la verticale, mais le comportement doit être indépendant de la direction dans laquelle nous avons penché la tige (Figure 2.4). Le système doit donc rester inchangé par une transformation $A \rightarrow -A$. qui implique l'invariance par les symétries suivantes

$$A \rightarrow -A \qquad C \rightarrow -C \tag{2.5}$$

que nous remplaçons dans l'équation 2.4

$$\begin{aligned} -\frac{\partial C(s,t)}{\partial t} &= \alpha - \beta_1 A + \beta_2 A^2 + ... - \gamma_1 A + \gamma_2 A^2 + ... + \\ &\quad +\delta_1 AC - \delta_2 A^2 C - \delta_3 A C^2 + ... \qquad (2.6) \\ \frac{\partial C(s,t)}{\partial t} &= -\alpha + \beta_1 A - \beta_2 A^2 + ... + \gamma_1 C - \gamma_2 C^2 + ... + \\ &\quad -\delta_1 AC + \delta_2 A^2 C + \delta_3 A C^2 + ... \qquad (2.7) \end{aligned}$$

Cette équation d'évolution doit être équivalente à l'équation 2.4. Par comparaison de ces deux équations, nous pouvons identifier certains termes

$$\alpha = -\alpha = 0 \qquad \beta_1 = \beta_1 \qquad \beta_2 = -\beta_2 = 0 \tag{2.8}$$

et ainsi de suite pour l'ensemble des termes. Au final, il apparaît que tous les termes d'ordre pair vont s'annuler, ne laissant que les termes d'ordre impair

$$\frac{\partial C(s,t)}{\partial t} = \beta_1 A + \beta_3 A^3 + ... + \gamma_1 C + \gamma_3 C^3 + ... + \delta_2 A^2 C + \delta_3 A C^2 + ... \tag{2.9}$$

Les hypothèses faites étant assez faibles, cette équation constitue la base du gravitropisme. Nous pouvons par exemple tester la validité de certaines fonctions. Comme nous l'avons vu au chapitre précédent, il est souvent accepté que les mouvements gravitropiques suivent une loi en sinus. Ce que nous pouvons réécrire

$$\frac{\partial C(s,t)}{\partial t} = \alpha sin\left(A(s,t)\right) \tag{2.10}$$

où α est un simple paramètre. Pour tester la validité de notre fonction nous réalisons le développement en série de Taylor, développement limité, de la fonction $sin(A)$ au voisinage de $A = 0$. Ce dernier est donné par

$$sin(A) \sim A - \frac{A^3}{3!} + \frac{A^5}{5!} - ... \tag{2.11}$$

Qui ne possède pas de termes d'ordre pair et respecte donc bien les symétries imposées dans l'équation 2.9. Comme autre exemple nous étudierons un terme présent dans le modèle de Meskauskas et al. [1999b]. Il est classique dans la modélisation en biologie de considérer un comportement exponentiel. Ici, ce terme est donné par

$$\frac{\partial C(s,t)}{\partial t} = \alpha e^{\frac{A-\pi/2}{A_1}} = \alpha e^{\frac{A}{A_1}} e^{-\frac{\pi}{2A_1}} \tag{2.12}$$

L'idée étant que ce terme n'agit que lorsque l'angle est supérieur à $\pi/2$ et s'évanouit sur une variation d'angle A_1. Outre la faible justification théorique de ce terme, nous pouvons voir que des problèmes vont se poser par exemple si l'orientation est trop forte, ce terme peut rapidement diverger. Mais limitons nous pour l'instant à l'étude des symétries, le développement en série de Taylor de l'exponentielle e^{A/A_1} au voisinage de $A = 0$ est donné par

$$e^{A/A_1} = 1 + \frac{A}{A_1} + \left(\frac{A}{A_1}\right)^2 + \left(\frac{A}{A_1}\right)^3 + \left(\frac{A}{A_1}\right)^4 + ... \tag{2.13}$$

De par la présence d'une infinité de termes d'ordre impair, ce membre viole complètement les symétries imposées par le système. Ceci invalide donc grandement le modèle proposé. Le principe de symétrie est un principe fondamental qu'il convient de ne pas oublier lorsque l'on réalise un modèle. La forme de l'équation est ainsi grandement contrainte, et rend de nombreux termes inaccessibles à l'équation.

L'idée générale ensuite est de regarder l'effet des termes principaux du développement. Partant de l'expression générale, équation 2.9, Si nous nous maintenons près de $A(s,t) = 0$ et $C(s,t) = 0$, les premiers termes à regarder sont les premiers termes non nuls, nous nous limiterons aux termes linéaire, du premier ordre. Cette approximation a d'ailleurs le bon goût de nous amener directement au second ordre, les termes pairs étant nuls, et de ne contenir aucun terme croisé, les deux premiers non nuls A^2C et C^2A étant d'ordre 3. Notre modèle s'écrit alors

$$\frac{\partial C(s,t)}{\partial t} = \beta A + \gamma C \tag{2.14}$$

Nous avons donc l'équation généralisée du gravitropisme au second ordre[2]. Si la dépendance en angle semble bien acquise, qui est à la base de la réorientation gravitropique, la présence du terme en courbure est peut-être moins évidente. Nous commencerons donc par traiter le cas de la seule perception de l'orientation de la gravité.

2.4 Le modèle Graviceptif

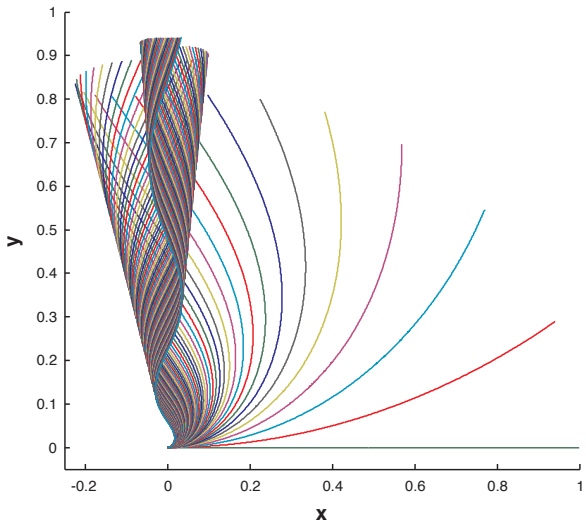

Figure *2.5* – *Redressement d'une tige penchée à $A_0 = pi/2$ suivant l'équation 2.15. Les unités sont arbitraires. Au fur et à mesure que la tige se redresse elle montre une forme en C, en S, en W... Des oscillations apparaissent le long de la tige dont la longueur d'onde spatiale diminue avec le temps.*

Le modèle purement graviceptif est donné lorsque le modèle ne dépend que de l'orientation par rapport au champ de gravité. Cette seule indication doit permettre à la tige de s'orienter dans l'espace. Le modèle s'écrit alors

2. Pour les personnes peu familières avec cette simplification, un exemple classique est celui du pendule. La résolution du principe fondamental de la dynamique nous donne l'équation $d_t^2\theta = \omega^2 sin(\theta)$, qui est le plus souvent résolu aux petits angles $sin(\theta) \sim \theta$ et donc $d_t^2\theta = \omega^2\theta$.

$$\frac{\partial C(s,t)}{\partial t} = -\beta A(s,t) \tag{2.15}$$

Avec $\beta > 0$, ainsi la courbure évolue de sorte que $A(s,t)$ diminue et s'approche de la verticale. La dimension de β est ici l'inverse d'un temps par l'inverse d'une longueur, $L^{-1}T^{-1}$. Cette équation bien que linéaire est aussi intégro-différentielle. En effet comme $A(s,t) = \int_L^s dlC(l,t)$, la variation de courbure va dépendre de l'intégrale de toutes les courbures depuis la base.

Nous considérons une perturbation par rapport à la verticale d'une tige droite. La tige est donc penchée d'un angle A_0 par rapport à la verticale. Les conditions initiales s'écrivent ainsi

$$A(s,0) = A_0 \tag{2.16}$$

$$C(s,0) = 0 \tag{2.17}$$

La tige est fixé à son extrémité basale, $s = L$, et donc elle ne peut modifier sont orientation à ce niveau. Les conditions aux limites sont données par

$$A(L,t) = A_0 \tag{2.18}$$

Ce modèle est équivalent à la loi en sinus au premier ordre, mais généralisé à une perception locale vers une réponse locale.

Le mouvement obtenu est donné dans la figure 2.5 et la cinématique sur la figure 2.6. Au début, la tige se courbe sur toute sa longueur, puis au fur et à mesure que la tige se redresse, l'apex finit par s'aligner avec le champ de gravité. Mais la base en se courbant modifie de même l'orientation de tous les éléments suivants jusqu'à l'apex. Ce dernier finit donc par dépasser la verticale. Nous avons ici un bel exemple de l'effet longue portée que joue la courbure basale sur l'orientation apicale. La base ne pouvant modifier son orientation, sa courbure va augmenter indéfiniment. Pendant ce temps, les parties vont osciller autour de la verticale et vont finir par dépasser de nombreuses fois la verticale. La succession de passages déstabilisants entraîne alors de nombreuses oscillations à la fois sur la courbure et sur l'angle.

Si nous voulons que la tige finisse par converger, il faut qu'il existe au moins une solution stable. Ici, l'équation n'en possède qu'une, donnée par

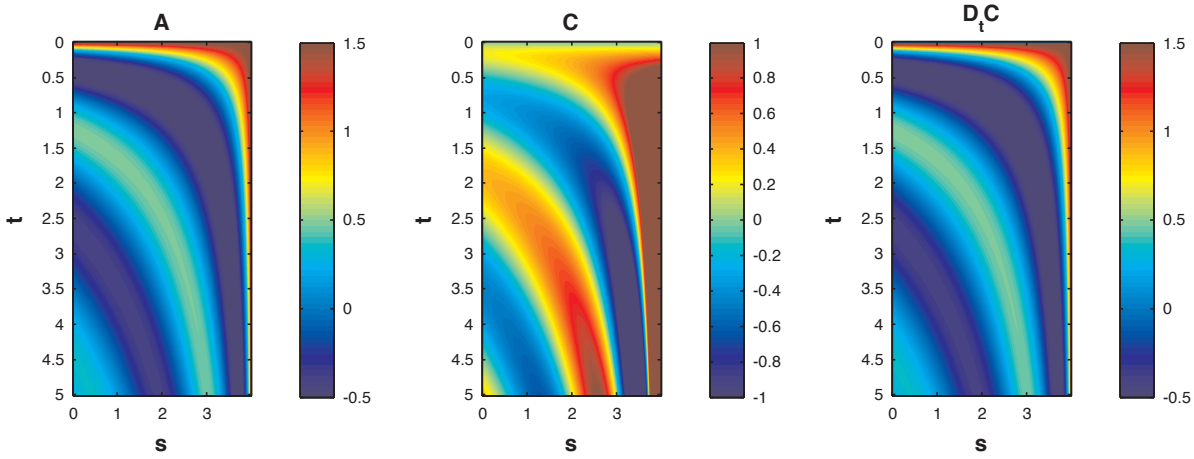

Figure ***2.6*** – *Cinématique de redressement d'une tige suivant l'équation 2.15. De gauche à droite, l'orientation locale $A(s,t)$, la courbure locale $C(s,t)$ et la variation matérielle de courbure locale $\frac{DC(s,t)}{Dt}$. Comme pour la figure de l'introduction, nous avons l'abscisse curviligne en abscisse de l'apex $s = 0$ à la base $s = L$, et le temps en ordonnées de haut en bas. Chaque graphe spatio-temporel de ce document suivra les mêmes conventions. Lors des premiers instants, la tige se courbe sur toute la longueur avant que la courbure ne se concentre à la base et l'apex se décourbe. Néanmoins, des oscillations spatio-temporelles apparaissent tant sur l'orientation que sur la courbure dont la longueur d'onde semble augmenter tant spatialement que temporellement.*

$$\frac{dC(s,t)}{dt} = 0 \tag{2.19}$$

$$A(s,t) = A_0 \tag{2.20}$$

qui correspond à une tige verticale et complètement droite. Du fait des conditions aux limites, cet état est inaccessible pour le système, il ne peut donc converger. L'absence de solution stable pénalise le système même si le début de la cinématique semble respecté, la tige se courbe, la courbure se concentre à la base. Mais après ces premiers instants des oscillations apparaissent et s'amplifient qui empêchent la convergence du système.

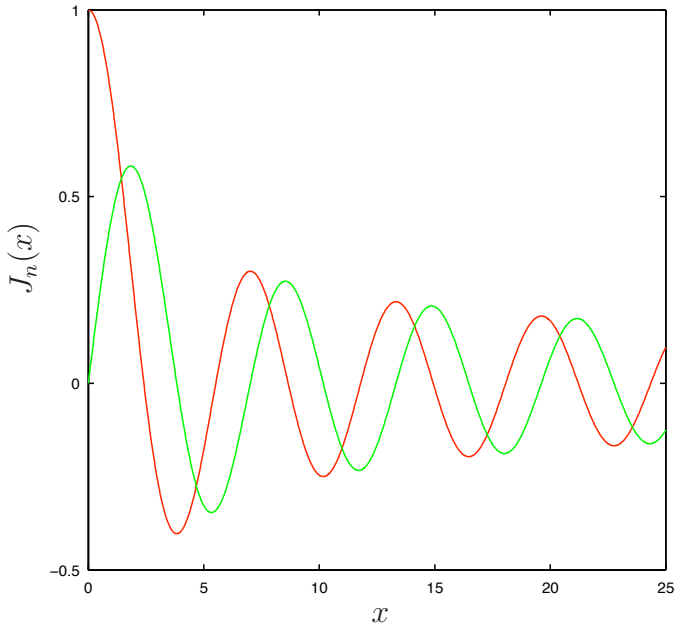

Figure 2.7 – *Fonction de Bessel de premier ordre J_0 en rouge et J_1 en vert. Une des propriétés d'une fonction de Bessel $J_n(x)$ est que la distance entre deux maxima successifs augmente avec x. De plus $J_1(x) = d_x J_0(x)$.*

Il est toutefois possible d'obtenir une solution analytique (Figure 2.7)

$$A(s,t) = A_0 J_0\left(\sqrt{\beta(L-s)t}\right) \tag{2.21}$$

$$C(s,t) = A_0\sqrt{\frac{\beta t}{L-s}} J_1\left(\sqrt{\beta(L-s)t}\right) \tag{2.22}$$

Nous remarquons immédiatement que le temps t et l'espace s jouent un rôle équivalent

dans l'évolution de l'angle. Les oscillations vont évoluer de manière identique suivant qu'on s'éloigne de la base ou qu'on avance dans le temps. Par contre, alors que l'amplitude des oscillations en courbure va augmenter avec le temps, elle diminuera de la base vers l'apex.

Un modèle purement graviceptif n'est donc pas à même de décrire correctement les comportements observés. Du fait de l'absence de solution stable accessible, le système va présenter de nombreuses oscillations spatiales qu'il ne pourra pas réguler.

2.5 Le modèle Gravipropriocceptif

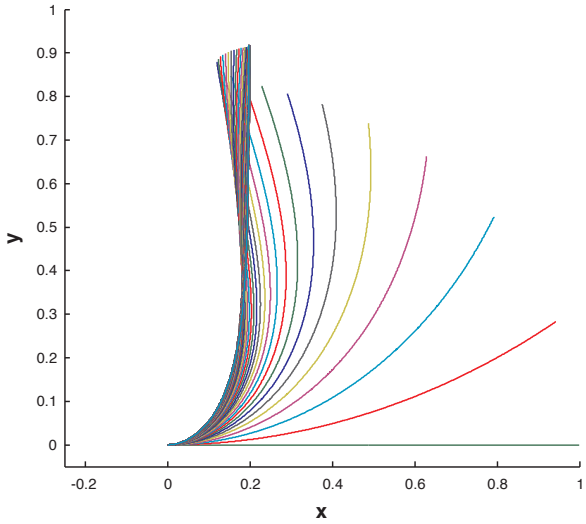

Figure 2.8 – *Redressement d'une tige penché, avec $A_0 = \pi/2$, suivant l'équation 2.23. Les unités sont arbitraires. La tige se redresse de tout son long, puis l'apex finit par dépasser la verticale, mais contrairement au cas précédent la forme finit par converger vers une solution stationnaire. Nous observons une forme en C au cours de la dynamique, mais pas de forme en S.*

Devant l'échec du modèle précédent, le modèle Graviceptif, à reproduire la dynamique du redressement gravitropique, nous considérons maintenant le modèle généralisé du gravitropisme. Ce dernier dépend à la fois de l'orientation locale $A(s,t)$, comme le modèle précédent, mais aussi de la courbure $C(s,t)$. Nous avons ainsi un modèle Gravipropriocceptif qui s'écrit ainsi

$$\frac{\partial C(s,t)}{\partial t} = -\beta A(s,t) - \gamma C(s,t) \tag{2.23}$$

Où β et γ sont tous deux positifs, de manière à ce que le terme $-\gamma C$ tende à diminuer la courbure et ainsi à redresser la tige. La dimension de γ est ici l'inverse d'un temps, T^{-1}.

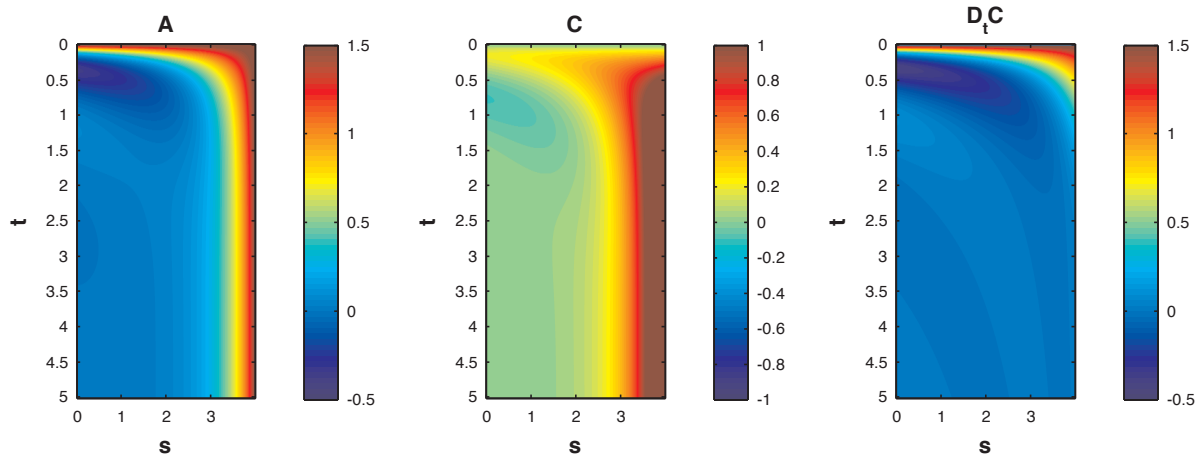

Figure *2.9* – *Cinématique de redressement d'une tige suivant l'équation 2.23. Lors des premiers instants, la tige se courbe sur toute la longueur avant que la courbure ne se concentre à la base et l'apex se décourbe. Nous arrivons ensuite à une solution d'équilibre où* $\frac{DC}{Dt} = 0$

Le début de la cinématique (Figures 2.9 et 2.8) est très proche du comportement observé sur le modèle Graviceptif, la totalité de la tige se courbe puis au fur et à mesure que l'apex s'approche de la verticale, les parties apicales décourbent. Ce qui parait raisonnable, car avec les conditions initiales (Equation 2.16) le terme graviceptif βA va dominer sur le terme proprioceptif γC. Mais au fur et à mesure que la tige se courbe et s'approche de la verticale, le terme proprioceptif va finir par dominer sur le terme graviceptif dont l'intensité va diminuer. Ceci va finir par entraîner une décourbure de la tige. Mais l'apex atteignant plus vite des angles proches de la verticale $A = 0$, les parties les plus proches de l'apex seront les premières à se redresser. La décourbure va ainsi se propager de l'apex vers la base, propagation effective qui ne sera dû qu'à la vitesse de balaiement angulaire de l'espace de la tige qui est plus importante à l'apex qu'à la base. Au final, la tige converge vers une solution stable où la courbure est concentrée vers la base.

Outre la solution stable du modèle précédent, verticale et droite (Equation 2.19), une autre solution stable est dorénavant accessible

$$\frac{\partial C(s,t)}{\partial t} = 0 \tag{2.24}$$

$$-\beta A(s,t) - \gamma C(s,t) = 0 \tag{2.25}$$

En se rappelant que[3] $C(s,t) = \partial_s A(s,t)$

$$-\beta A(s,t) - \gamma \frac{\partial A(s,t)}{\partial s} = 0 \tag{2.26}$$

$$A(s,t) = A_0 e^{-\frac{\beta s}{\gamma}} \tag{2.27}$$

Sur cette solution stable l'orientation locale va décroître exponentiellement de la base vers l'apex pour atteindre la verticale. La solution stable converge vers la verticale sur une longueur caractéristique de convergence L_c donné par

$$L_C = \frac{\gamma}{\beta} \tag{2.28}$$

et donc

$$A(s,t) = A_0 e^{-\frac{s}{L_c}} \tag{2.29}$$

Cette longueur exprime le rapport des intensités respectives des termes proprioceptif et graviceptif. La forme résulte d'un équilibre entre des informations qui deviennent contradictoires, la graviception, qui pousse la plante à se courber pour atteindre la verticale, et la proprioception, qui tend à décourber la plante pour qu'elle reste droite. Nous parlerons donc d'équilibre gravipropriocceptif. Lorsque le terme graviceptif va dominer, la tige va converger sur une longueur très faible et donc atteindra la verticale très proche de la base. A l'inverse si la longueur totale de la tige L_0 est inférieure à cette longueur de convergence L_c, il est possible que la tige n'atteigne pas la verticale. La forme finale nous renseigne donc directement sur les rapports respectifs de sensibilité à la gravité et à la courbure. La présence d'un équilibre stable est donc un facteur primordial du modèle, son existence va conditionner la convergence de la tige, mais aussi donner la forme finale que nous observons.

Nous pouvons définir un nombre sans dimension B_l qui exprime les rapports respectifs de la longueur totale sur la longueur de convergence et renseignera sur la forme finale.

$$B_l = \frac{L}{L_c} = \frac{\beta L_0}{\gamma} \tag{2.30}$$

3. Nous rappelons que $\partial_x = \frac{\partial}{\partial x}$

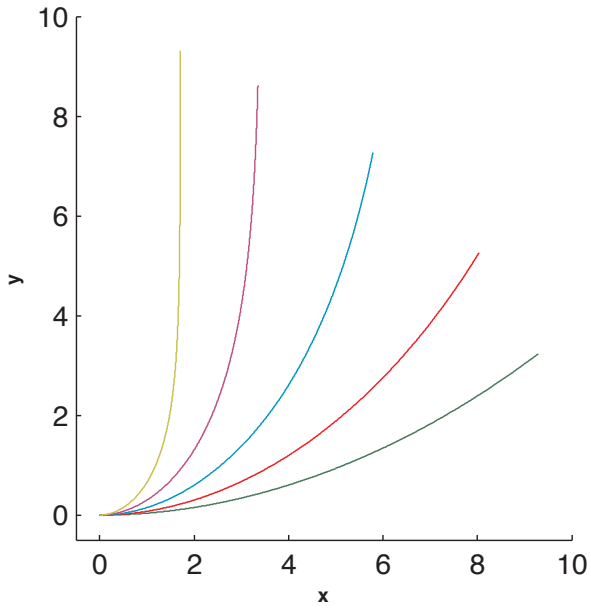

Figure *2.10* – *Solution stable du modèle gravipropriocceptif pour différentes valeurs de B. De bas en haut* $B_l = 0,5$ *;* 1 *;* 2 *;* 4 *et* 8*. Lorsque* B_l *est trop faible, la tige n'atteint pas la verticale.*

Nous pouvons voir (Figure 2.10) qu'à chaque valeur de B_l est associée une forme différente ainsi qu'une orientation différente de l'apex pour les faibles valeurs de B_l. Maintenant que nous sommes en possession d'un descripteur de la forme stable du système, nous allons nous attaquer à la description des différents mouvements observés. Notre descripteur doit nous permettre de savoir si la tige va dépasser la verticale et osciller. Pour ce faire, nous allons comparer le temps pour amener une première fois l'apex à la verticale T_v au temps de convergence vers la solution d'équilibre T_c. Ainsi si la tige atteint très vite la verticale mais ne converge que beaucoup plus lentement, l'apex va dépasser la verticale et des formes en C, en S... vont apparaître. A contrario si la tige converge très vite, elle risque de ne pas avoir le temps d'atteindre la verticale.

Pour obtenir une approximation du temps nécessaire pour amener l'apex à la verticale, nous ne considérons que le terme graviceptif. Et pour simplifier, nous supposerons une stimulation constante à l'angle initial A_0, qui nous donnera le temps minimal que l'apex met à atteindre la verticale

$$\frac{\partial C(s,t)}{\partial t} = -\beta A_0 \tag{2.31}$$

d'où nous tirons l'orientation au cours du temps

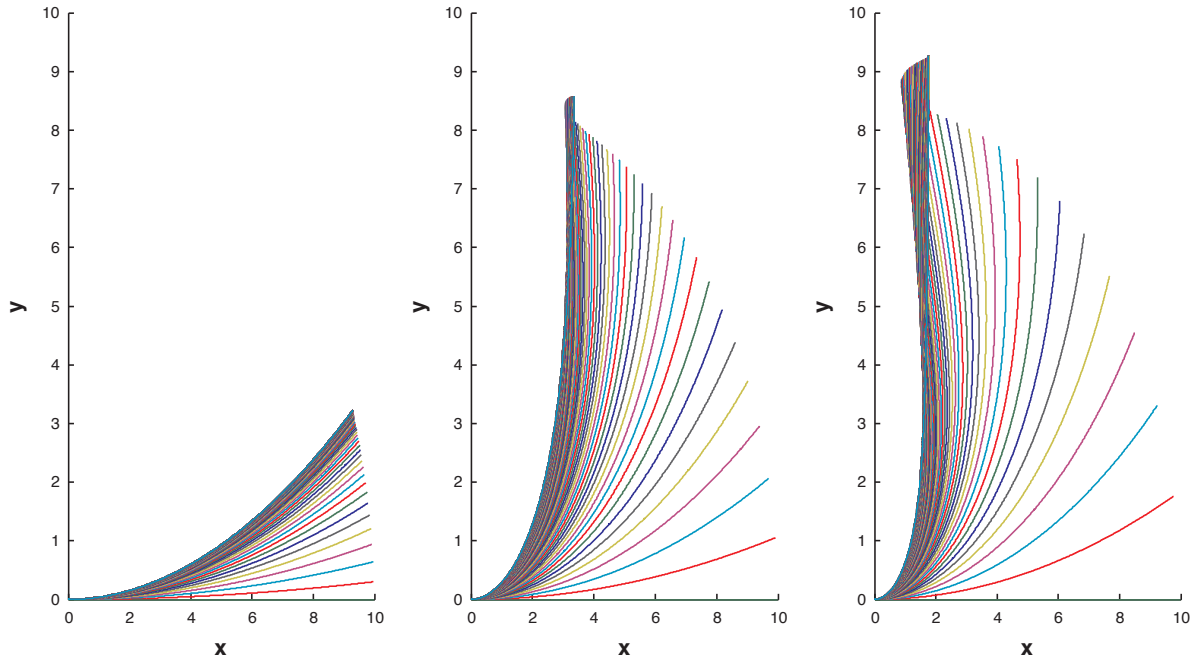

Figure *2.11* – *Mouvement de redressement pour différentes valeurs de B_t de gauche à droite $0,5$; $3,5$ et 8. Au fur et à mesure que B_t augmente nous observons au cours de la dynamique des formes en C puis en S.*

$$A(s,t) = A_0 - \int_{L_0}^{s} ds\beta A_0 t \tag{2.32}$$

l'orientation apicale est alors donnée par

$$A(0,t) = A_0 - \int_{L_0}^{0} ds\beta A_0 t \tag{2.33}$$

$$A(0,t) = A_0(1 - \beta L_0 t) \tag{2.34}$$

Nous cherchons $t = T_v$ de sorte que l'apex atteigne la verticale, soit $A(0,T_v) = 0$, donc

$$1 - \beta L_0 T_v = 0 \tag{2.35}$$

$$T_v = \frac{1}{\beta L_0} \tag{2.36}$$

Le temps pour arriver à la verticale dépend principalement de la longueur de la tige, plus la taille de la zone motrice est grande moins la courbure nécessaire pour atteindre la verticale est importante. Mais ce temps dépend aussi du coefficient graviceptif, plus la tige est sensible plus elle se redresse vite. Nous avons maintenant besoin de calculer le temps de convergence T_c vers la solution d'équilibre. Ce dernier nous est donné par le temps qu'il faut pour que la solution graviceptive s'évanouisse au profit de la solution d'équilibre. Le calcul analytique nous montre que, à temps court,

$$A(s,t) \sim e^{-\gamma t} J_0\left(\sqrt{\beta(L-s)t}\right) \tag{2.37}$$

Lorsque t est faible, $t < \gamma^{-1}$, le système va se comporter comme si le terme proprioceptif était inexistant. Par contre après un temps $t > \gamma^{-1}$, le terme proprioceptif va dominer l'équation et amener la tige vers la solution d'équilibre. Notre temps de convergence T_c est donc donné par

$$T_c = \frac{1}{\gamma} \tag{2.38}$$

Nous pouvons maintenant construire un descripteur du mouvement, B_t,de sorte que sa valeur augmente avec le nombre d'oscillations (Figure 2.11). Nous définissons donc B_t

comme le rapport entre le temps de convergence T_c sur le temps pour amener l'apex à la verticale T_v

$$B_t = \frac{T_c}{T_v} = \frac{\beta L_0}{\gamma} \tag{2.39}$$

Ce descripteur est aussi le rapport entre le coefficient graviceptif sur le coefficient proprioceptif. La proprioception joue donc bien ici un rôle de régulation en réduisant le nombre d'oscillations. Nous remarquons aussi immédiatement que

$$B_l = B_t = B = \frac{\beta L_0}{\gamma} \tag{2.40}$$

Ce qui amène une équivalence entre le mouvement et la forme.

Ainsi la forme finale nous renseigne directement sur le mouvement qu'il a fallu faire pour atteindre la verticale. Si la tige converge sur une longueur très faible, il semble alors que la tige exhibe des mouvements très oscillants. A l'inverse si elle n'atteint pas la verticale, il y évidemment peu de chances d'observer des oscillations autour de la verticale.

2.6 Discussion

Nous sommes en possession d'un modèle gravipropriocceptif. Pour commencer, nous allons le confronter aux critères méthodologiques que nous nous étions fixés en début de chapitre. Tout d'abord, nous voulions que ce modèle soit le plus simple possible. Nous avons ainsi une équation d'évolution de la courbure qui ne dépend que de deux termes, un terme graviceptif, βA, dépendant de l'orientation de la tige, et un terme proprioceptif, γC, dépend de la déformation locale de la tige. Chaque terme a un rôle bien déterminé qui est simple à caractériser. Le premier βA représente la sensibilité à la gravité, le deuxième γC représente la sensibilité de la tige à sa propre déformation. De plus, il n'y a que deux paramètres ajustables à l'intérieur. Ce modèle est minimal, car nous avons montré que le modèle purement graviceptif, à une seule et unique perception, était incapable de reproduire correctement les dynamiques observées. Cette équation est de plus linéaire, et ne fait intervenir aucun terme croisé avant l'ordre 3, ceci fait que l'introduction de fonctions plus complexes n'aura qu'un effet très faible sur le comportement. Au final, cette équation peut se résumer à un unique nombre sans dimension B. Ce nombre représente le rapport entre la graviception distribuée le long de la tige et la proprioception. Le simple rapport de ces deux perceptions nous donnant la variété de comportements observés.

A partir de là, nous avons vu que le modèle était capable de reproduire qualitativement la cinématique observée. Au début la totalité de la tige se courbe puis, alors que les parties apicales se rapprochent de la verticale, elles vont se décourber. Cette décourbure intervient de plus avant d'atteindre la verticale et se propage de l'apex à la base. Propagation qui n'est uniquement dûe qu'au balayage des angles plus rapide à l'apex qu'à la base.

Comme nous l'avons vu, nous pouvons décrire une grande variété de mouvements en fonction des valeurs du paramètre B. De plus même si nous obtenons des mouvements qualitativement différents, forme en C ou en S, les cinématiques de courbure conservent bien leur caractère universel. La tige se courbe sur toute sa longueur puis après avoir atteint la verticale se décourbe à l'apex tandis que la base concentre la courbure.

Le critère de robustesse est lui aussi bien respecté, l'équation se réduit à un unique paramètre sans dimension B qui reproduit différentes dynamiques en fonction des valeurs atteignables. Nous imaginons que les valeurs réalistes de B doivent être assez grandes pour atteindre la verticale, mais pas trop pour ne pas se retrouver avec de nombreuses oscillations. La présence d'un nombre sans dimension est aussi très importante pour la robustesse et l'universalité du modèle, car il permet de comparer des objets ayant des tailles ou des temps caractéristiques très différents.

Nous pouvons maintenant aisément interroger le rôle de chaque terme. Commençons par le terme graviceptif, βA, qui est le mieux défini dans la littérature. Sa présence seule ne suffit pas à faire converger la tige, mais domine les premiers instants, et donc les résultats sur la loi en sinus pour les temps faibles ont un sens, même si rigoureusement la taille de la zone de courbure est une donnée importante. Par contre aux temps plus longs son interprétation n'est plus très claire du fait de la présence du terme proprioceptif.

Le deuxième terme γC est à priori un terme perceptif qui tend à mesurer la déformation pour redresser la tige. Nous aurions pu imaginer que ce terme vienne d'un élément élastique, mais il faudrait pour cela garder la mémoire d'un état de référence non courbée, ce qui semble incompatible avec la croissance, qui a tendance à changer l'état de référence au cours du temps. Mais cette perception de la déformation apparaît central, au vu de ce que la forme finale résulte d'un équilibre gravipropriocceptif. Revenons encore une fois à l'analogie animale, pour se redresser il faut effectivement percevoir la gravité, ce qui est le rôle de l'oreille interne, mais aussi savoir comment s'agence toutes ces parties pour les organiser intelligemment. Cette perception de la déformation de son propre corps s'appelle la proprioception. Nous postulons donc un comportement équivalent chez les plantes, qui leur permettraient de connaître leur état de déformation, leur rectitude. Il est déjà connu que la plante perçoit sa déformation, mais les mécanismes de perception ainsi que les réponses envisagées sont loin d'être simples.

L'une des hypothèses les plus probables ferait intervenir le cytosquelette et notamment les microtubules. Il est connu que ces derniers peuvent se réorienter en réponse à une déformation (Fischer and Schopfer [1997, 1998], Bisgrove [2008], Hamant et al. [2008]), indépendamment des informations de gravité ou de lumière. Mais leur réorientation a tendance à amplifier la croissance dans la direction de courbure et non pas à redresser l'organe. Les mécanismes restent donc encore à éclaircir, mais le rôle du cytosquelette, actine et microtubules, semble la piste principale pour comprendre ce mécanisme (Blancaflor [2002], Friedman et al. [2003]).

Il est par contre répété dans la littérature qu'en absence de croissance différentielle la tige aurait tendance à décourber. Nous allons donc dans la partie suivante regarder comment l'expression de la croissance modifie le modèle que nous avons créé.

Chapitre 3

La croissance

Notre modèle actuel a négligé la partie motrice du mouvement. La croissance est le moteur principal du développement chez les plantes, il semble naturel de penser que le mouvement va en être affecté. Nous nous limiterons au cas de la croissance primaire, élongationnelle.

La croissance est souvent associée à un rôle redresseur, tant dans la littérature que dans l'intuition des gens, mais cette assertion est rarement assortie d'un calcul géométrique. Les travaux précurseurs de Wendy Silk (Silk [1984], Silk and Erickson [1978]) ont clairement montré le rôle de l'élongation et de la croissance différentielle. L'expression décrite, fonction de $log(1 + CR)$, ne donne pas une vision immédiate de l'influence de la croissance différentielle sur la courbure locale (Silk and Erickson [1978]). De plus, nous pensons indispensable d'insister sur ce point, pour éviter toute ambiguïté dans le reste du récit.

3.1 La croissance comme moteur du modèle

3.1.1 La variation de courbure en croissance

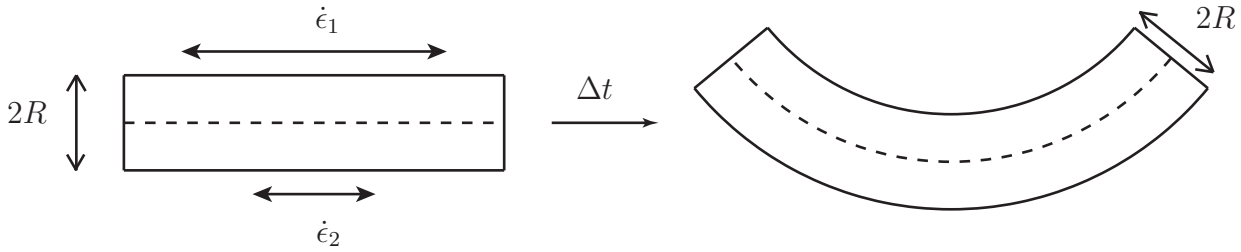

Figure *3.1* – *Un élément de cylindre de rayon R est affecté d'une croissance différentielle entre des faces opposées. Les taux de croissance ϵ_1 et ϵ_2 sont ainsi définis indépendamment. Après un temps Δt les éléments du cylindre ayant cru avec des taux différents, la courbure du cylindre est modifiée.*

Nous commençons par un modèle géométrique simple qui nous donnera les relations entre taux d'élongation et variation de courbure (Figure A.1). Nous considérons La tige comme un cylindre de rayon R, constant au cours du temps. Nous nous plaçons dans le plan où les taux d'élongation $\dot{\epsilon}_1$ et $\dot{\epsilon}_2$ opposés sont respectivement maximum et minimum de l'élongation. Après un temps dt la courbure a été modifiée, nous pouvons calculer la variation de courbure d'un élément de cylindre

$$\frac{DC}{Dt} = \frac{1}{2R}\left(1 - C^2R^2\right)\left(\dot{\epsilon}_2 - \dot{\epsilon}_1\right) \tag{3.1}$$

Cette description est équivalente aux différentes expressions disponibles dans la littérature (Silk [1984], Chavarria-Krauser [2006]), mais elle exprime directement la variation de courbure en fonction des taux d'élongation sur des faces opposées. La variation de courbure est directement proportionnelle à la différence de taux d'élongation $\dot{\epsilon}_2 - \dot{\epsilon}_1$. De plus le terme $1 - C^2R^2$ exprime le fait que plus la tige est courbée, plus il sera difficile de modifier la courbure de l'élément. Cet effet se produit car lorsque la tige est très courbée, la quantité de matière dans la face concave est beaucoup moins importante que dans la face convexe. Ainsi lors de la croissance, il faudra un très fort différentiel de croissance pour que les éléments de longueur ajoutés entraînent une variation de courbure.

Nous allons réécrire cette équation en fonction de deux termes indépendants pour exprimer d'une part l'élongation médiane de l'élément et la croissance différentielle. Nous définissons $\dot{E}$ le taux d'élongation de la ligne médiane. Ce dernier est équivalent à la moyenne des taux d'élongation des faces opposées

$$\dot{E} = \frac{\dot{\epsilon}_1 + \dot{\epsilon}_2}{2} \tag{3.2}$$

Nous introduisons ensuite un coefficient de croissance différentiel Δ, comme la différence d'élongation sur chaque face normalisée par l'élongation moyenne

$$\Delta = \frac{\dot{\epsilon}_2 - \dot{\epsilon}_1}{\dot{\epsilon}_1 + \dot{\epsilon}_2} \tag{3.3}$$

Ce terme n'est défini que pour $\dot{E} \neq 0$. Dans le cas où $\dot{E} = 0$, cette décomposition n'a plus de sens mais les taux de croissance sur chaque face sont égaux en norme, mais opposés, $\dot{\epsilon}_1 = -\dot{\epsilon}_2$, ce qui veut dire qu'une face se rétracte autant que l'autre croît. Il est alors possible de ne considérer qu'un unique terme donnant l'allongement respectif de

chaque face.

Ainsi Δ peut être défini indépendamment du taux de croissance sur la ligne médiane $\dot{E}$ mais aussi des taux de croissance de chaque face $\dot{\epsilon}_1$ et $\dot{\epsilon}_2$. Il représente le rapport de croissance entre chaque face. L'équation A.43 peut se réécrire en fonction des ces deux paramètres indépendants

$$\frac{DC}{Dt} = \frac{1}{R}\left(1 - C^2R^2\right)\dot{E}\Delta \tag{3.4}$$

Dans le cas des faibles courbures auxquels nous nous limiterons, la courbure doit être faible devant le rayon de la tige $CR << 1$ et alors

$$\frac{DCR}{Dt} \sim \dot{E}\Delta \tag{3.5}$$

L'échelle caractéristique de longueur du problème est donné par le rayon de la tige R. Ainsi pour comparer des dynamiques de tiges différentes, il convient de prendre en compte la courbure normalisée par le rayon CR.

De plus, l'étude attentive de l'équation nous permet d'obtenir le temps caractéristique, $\dot{E}^{-1}$. La vitesse de la réaction est donc directement reliée à la vitesse d'élongation. Plus on s'allonge vite, plus la réponse sera rapide. De même que pour les longueurs, il faudra être attentif lorsque l'on compare des temps de réaction entre plantes à prendre en compte la vitesse d'élongation. La plante qui peut se redresser le plus vite est tout simplement celle qui s'allonge le plus rapidement.

Nous nous convaincrons rapidement que les conditions de symétrie décrites au chapitre précédent sont conservées. Le terme $\dot{E}\Delta$ ne doit donc contenir que des termes d'ordre impair en A et C. Plus précisément, les symétries portant sur le mouvement, seul le terme de croissance différentielle Δ doit porter cette symétrie. Le terme d'élongation médiane ne contrôle que la vitesse de réaction, il ne peut donc modifier les symétries du système. Il ne peut donc contenir que des termes d'ordre pair en A et C afin de conserver la symétrie du problème.

3.1.2 La distribution de la croissance

Chez la plupart des tiges, mais aussi chez les racines, l'élongation est limitée à une zone depuis l'apex L_{zc} (Silk et al. [1989], Peters and Tomos [2000], Walter et al. [2002]). Au-delà, les éléments de la tige ne s'allongent plus (Figure 3.2). La croissance étant le

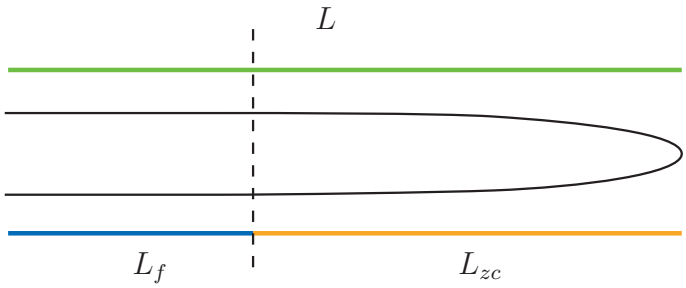

Figure 3.2 – *Représentation schématique d'une tige, l'apex est à droite. La croissance est limitée à une longueur L_{zc} à partir de l'apex. Les éléments qui quittent cette zone ne pouvant plus croître, ils ne peuvent plus se courber. La longueur de cette zone figée est $L_f = L - L_zc$ où L est la longueur totale de la tige.*

moteur de la courbure, seuls ces éléments ont la liberté de se mouvoir. Suivant la taille de la tige L par rapport à la longueur de la zone de croissance L_{zc}, nous allons être amené à considérer deux cas différents.

Premièrement, lorsque la longueur initiale L_0 est plus petite que la zone de croissance, $L_0 < L_{zc}$, la totalité de la tige est en croissance. Toute la tige peut s'allonger et donc se courber. Cette croissance est appelée croissance homogène. Il est aussi courant de l'appeler croissance exponentielle, car les éléments en croissance étant de plus en plus nombreux, la longueur de la tige va augmenter exponentiellement.

Dans le deuxième cas, la tige est plus longue que sa zone de croissance, $L_0 > L_{zc}$. Nous appellerons cette croissance, croissance subapicale, mais du fait que la longueur de la tige augmente linéairement, elle est aussi appelée croissance linéaire. Si L_{zc} est constant, l'incrément de longueur est constant au cours du temps. Dans ce cas, lorsque $s > L_{zc}$, la courbure va se figer et ne pourra plus être modifiée car la croissance sera nulle.

Si nous étudions l'élongation médiane $\dot{E}$ de coléoptiles de blé (Figure 3.3), nous observons que la croissance est bien restreinte depuis l'apex à une longueur L_zc au delà de laquelle l'élongation est nulle. De plus, l'élongation moyenne reste, en amplitude et en longueur, inchangée lorsque le coléoptile pousse verticalement et lorsque nous le penchons. La graviception ne joue alors qu'un rôle que sur la répartition de croissance sur chaque face, donc sur le terme de croissance différentielle Δ. L'élongation médiane, $\dot{E}$, n'est pas redistribuée en faveur des éléments les plus penchés de la tige. Nous allons donc considérer $\dot{E}$ constant au cours du temps à l'intérieur de la zone de croissance. L'équation de perception est alors entièrement portée par Δ. Nous pouvons donc écrire l'équation gravipropriocceptive généralisée en croissance

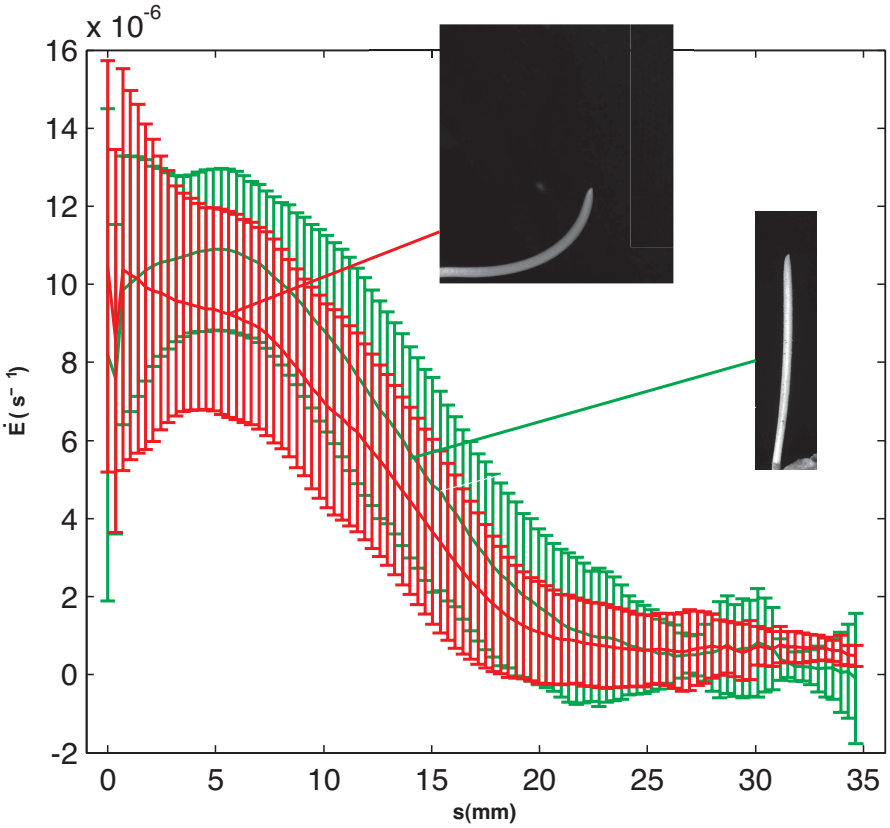

Figure *3.3* – *Mesure de l'élongation médiane de coléoptiles de blé verticaux (vert) et penchés (rouge). La mesure est moyennée sur plusieurs individus au cours du temps.* $L_{zc} = 19,7 \pm 4,0mm$ *pour les coléoptiles verticaux et* $L_{zc} = 19,3 \pm 3,0mm$ *pour ceux penchés.*

$$\Delta = -\tilde{\beta}A(s,t) - \tilde{\gamma}C(s,t)R \tag{3.6}$$

et avec l'équation 3.5

$$\frac{DC(s,t)R}{Dt} = \dot{E}\left(-\tilde{\beta}A(s,t) - \tilde{\gamma}C(s,t)R\right) \tag{3.7}$$

Contrairement à tout à l'heure les paramètres $\tilde{\beta}$ et $\tilde{\gamma}$ sont ici adimensionnés. Ils sont reliés à β et γ par les relations $\tilde{\beta} = \beta\dot{E}^{-1}R$ et $\tilde{\gamma} = \gamma\dot{E}^{-1}$.

3.1.3 La courbure passive ou l'influence de la géométrie sur les mouvements en croissance

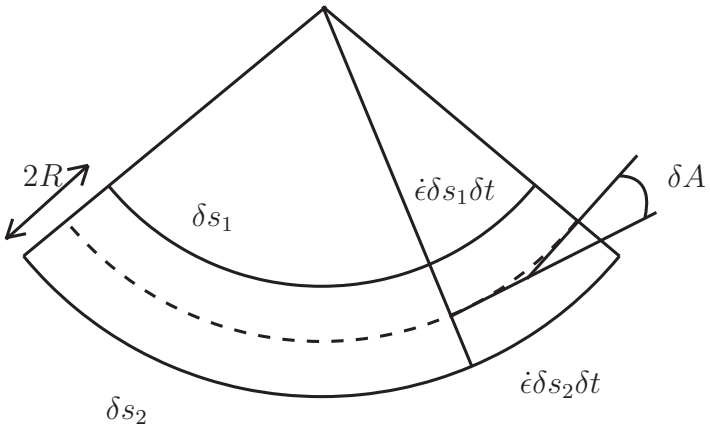

Figure 3.4 – *Une tige courbée de rayon R s'allonge sans différentiel de croissance durant un temps δt. L'incrément de matière sur chaque face est tel que la courbure n'est pas modifiée. Mais la longueur de l'élément ayant augmenté, la différence d'orientation entre l'apex et la base a été modifiée.*

Nous en arrivons maintenant à caractériser précisément l'influence de la croissance sur la géométrie, et plus précisément du rôle de la croissance différentielle sur la courbure. En l'absence de croissance différentielle lorsque $\Delta = 0$, alors $D_tC = 0$, donc la courbure reste inchangée (Figure 3.4). Par contre du fait de l'élongation de l'élément, la zone courbée se sera allongée. Il y aura donc une différence d'orientation de l'apex bien qu'aucune modification de courbure ne soit intervenue. La différence d'orientation entre les deux faces de l'élément avant la croissance est donnée par

$$\delta A_1 = C\delta s \tag{3.8}$$

Après un temps Δt, cette différence devient

$$\delta A_2 = (C + \Delta C)\delta s(1 + \dot{E}\delta t) \tag{3.9}$$
$$\delta A_2 = (C + \dot{E}\Delta\delta t)\delta s(1 + \dot{E}\delta t) \tag{3.10}$$

en considérant des temps faibles et en se limitant au premier ordre en Δt, cette expression devient

$$\delta A_2 = (C + \dot{E}\Delta\delta t + C\dot{E}\delta t) \tag{3.11}$$

Nous pouvons exprimer la variation d'orientation apicale d'un élément en croissance, $\delta A = \delta A_2 - \delta A_1$, comme suit

$$\delta A = \dot{E}(\Delta + C)\delta s\delta t \tag{3.12}$$

Donc l'absence de différentiel, $\Delta = 0$, entraîne

$$\frac{DA(s,t)}{Dt} \sim \dot{E}C\delta s \tag{3.13}$$

L'orientation est ainsi modifiée proportionnellement à la courbure de l'élément. Bien que ce résultat ait déjà été établi il y a de nombreuses années [1] (Silk [1984]), nous pensons important de revenir sur ce résultat, car il est fondamental dans l'étude du développement et du mouvement des plantes. Sa non-compréhension produit une grande source d'erreur dans l'interprétation des comportements. Silk and Erickson [1978] ont orientés leur approche vers la régulation des formes stationnaires en croissance, mais les conclusions restent identiques. Si l'absence de croissance différentielle modifie les orientations, une forme stationnaire, non verticale évidemment, doit être constamment régulée.

1. Une partie de la littérature soutenant le comportement contraire, ce qui semble le plus probable est qu'ils aient raisonné en terme de longueur allongée et non en terme de taux de croissance. Effectivement si les incréments de longueur sont égaux sur chaque face, la tige décourbe, mais dans ce cas il y aura bien croissance différentielle.

Ceci contraint les valeurs permettant d'atteindre une forme stationnaire. Si la tige converge, il faut que le terme perceptif puisse contrôler activement l'orientation de la tige. Donc le terme de croissance différentiel $\dot{E}\Delta$ doit toujours être plus grand que le terme de courbure passive $\dot{E}CR$ et donc $|\Delta| > |CR|$. Ce qui entraîne

$$|\Delta| > |CR| \tag{3.14}$$

$$|-\tilde{\beta}A - \tilde{\gamma}CR| - |CR| > 0 \tag{3.15}$$

$$\tilde{\gamma} - 1 > 0 \qquad \forall A, C \tag{3.16}$$

L'existence d'une solution stable est conditionnée par la valeur de $\tilde{\gamma}$. La proprioception est donc le facteur important pour contrôler l'effet géométrique de la croissance. Notre terme de proprioception, qui tend à redresser les tiges, ne peut donc être un simple effet collatéral de la croissance. La proprioception agit clairement ici comme un processus actif. L'existence d'une solution stationnaire n'est donc conditionnée que par la proprioception et non par la graviception. Quelle que soit la sensibilité de la tige à son orientation par rapport à la gravité, elle ne pourra converger que si la proprioception domine les effets de courbure passive.

3.2 La croissance homogène

Nous commencerons l'analyse des comportements en croissance par l'étude de la croissance exponentielle lorsque $L_{zc} > L$. Nous allons illustrer l'effet de la courbure passive en vérifiant l'existence de solutions d'équilibre gravi-proprioceptive en croissance. Comme nous avons vu précédemment le terme proprioceptif doit être assez grand pour permettre au système de converger. Comme nous pouvons le voir sur la figure 3.5, si $\tilde{\gamma} < 1$, des oscillations apparaissent et sont rapidement amplifiées. Lorsque l'orientation de la tige devient verticale, une courbure est toujours présente, mais les effets de courbure passive étant plus importants que la proprioception, la longueur des zones courbées va augmenter (Figure 3.6).

A l'inverse lorsque $\tilde{\gamma} > 1$ (Figure 3.7), la tige converge. L'équilibre gravi-proprioceptif du modèle sans croissance est ainsi modifié en un équilibre gravi-proprioceptif en croissance. La principale différence vient du fait qu'autrefois l'équilibre intervenait par équilibre d'informations contradictoires, la perception de la gravité avec la perception de la déformation. Mais en croissance, l'effet de courbure doit constamment être régulé. Les éléments se déplacent continuellement les uns par rapport aux autres. Leur position le

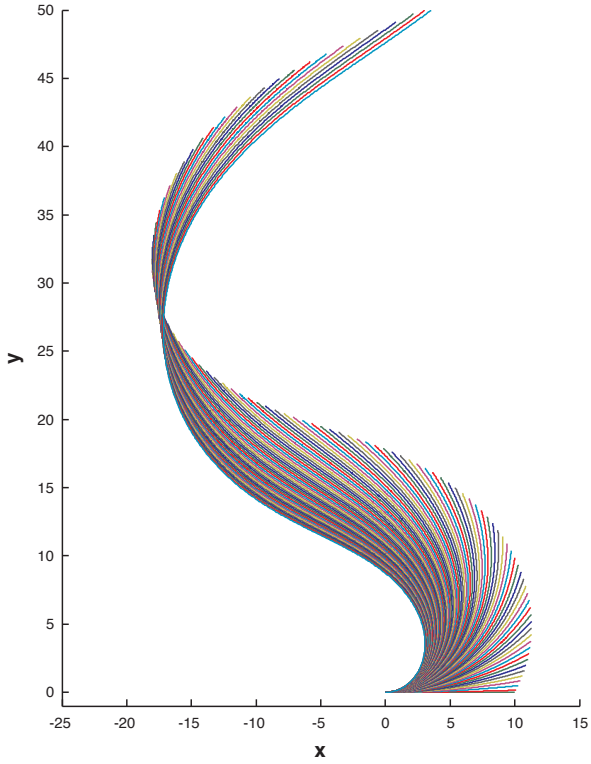

Figure *3.5* – *Tige en croissance homogène avec $\tilde{\gamma} < 1$. Au fur et à mesure que la tige se redresse, la taille des zones courbées augmente avec le temps sans que le terme proprioceptif soit suffisant pour les redresser. Des oscillations spatiales apparaissent qui s'amplifient au cours du temps.*

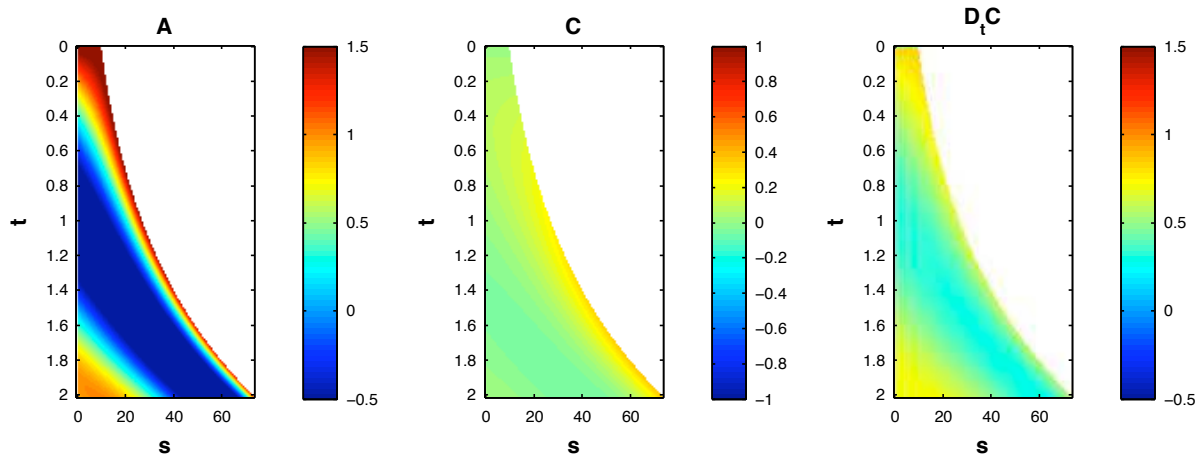

Figure *3.6* – *Cinématique du mouvement de la figure 3.5. Nous voyons clairement apparaître des oscillations qui se propagent de l'apex vers la base tandis que la taille de la tige augmente exponentiellement avec le temps.*

long de l'abscisse curviligne va changer et donc leur orientation aussi. Contrairement au cas précédent où l'équilibre était statique, ici pour maintenir une forme stationnaire dans l'espace, la posture nécessite d'être régulé activement en permanence (Figure 3.8). La forme statique observée est alors constamment en train de modifier sa courbure locale, ce qui peut alors résulter en une forme stationnaire pour l'observateur (Silk and Erickson [1978]).

Nous pouvons calculer la forme de la solution d'équilibre, pour cela il faut

$$\frac{\partial CR}{\partial t} = \frac{DCR}{Dt} - \dot{E}s\frac{\partial CR}{\partial s} = 0 \tag{3.17}$$

$$\frac{\partial CR}{\partial t} = \dot{E}\left(-\tilde{\beta}A - \tilde{\gamma}CR\right) - \dot{E}sCR = 0 \tag{3.18}$$

et donc

$$-\tilde{\beta}A - \tilde{\gamma}R\frac{\partial A}{\partial s} - s\frac{\partial^2 A}{\partial s^2}R = 0 \tag{3.19}$$

La solution d'équilibre est donnée par [2]

2. La fonction gamma $\Gamma(x)$ est le prolongement de la fonction factorielle à l'ensemble des nombres complexes (et donc réels compris). Si n est un entier naturel $\Gamma(n) = n!$.

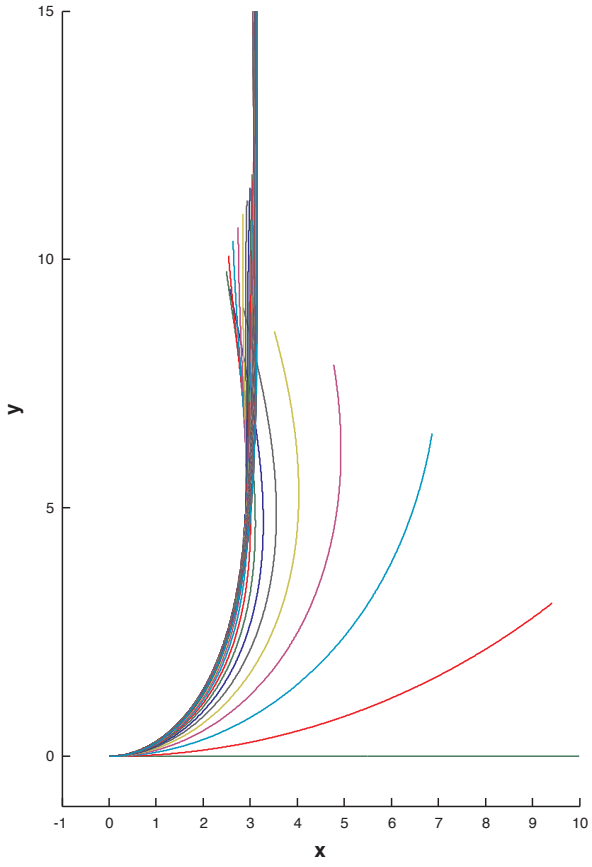

Figure *3.7* – *Tige en croissance homogène avec $\tilde{\gamma} > 1$. La tige finit par converger même si sa taille augmente continuellement au cours du temps.*

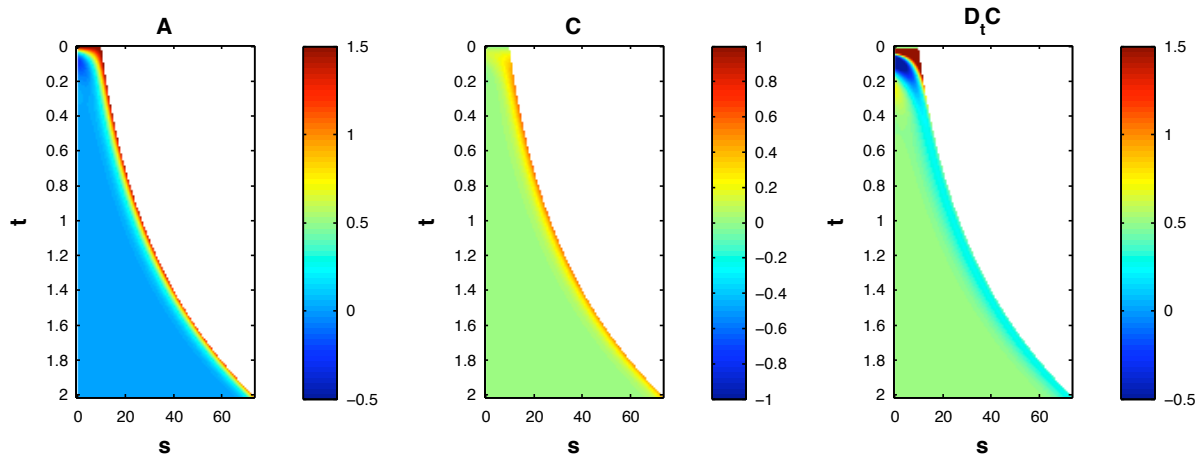

Figure ***3.8*** – *Cinématique du mouvement de la figure 3.7. Nous voyons que la courbure se stabilise à la base et que la tige converge vers une forme stationnaire, bien que ce soit toujours des éléments différents car en croissance.*

$$A = A_0 \Gamma(\tilde{\gamma}) \left(\frac{\tilde{\beta} s}{R}\right)^{\frac{1-\tilde{\gamma}}{2}} J_{|\tilde{\gamma}-1|}\left(2\sqrt{\frac{\tilde{\beta} s}{R}}\right) \tag{3.20}$$

Cette solution converge vers la verticale, et donc existe uniquement si $\tilde{\gamma} > 1$. Par contre de par la nature oscillante de la fonction de Bessel, si $\tilde{\gamma}$ est trop faible la solution conservera ces oscillations spatiales. Pour les faire disparaître il faut donc que $\tilde{\gamma}$ soit assez grand. Plus $\tilde{\gamma}$ sera grand, plus le terme $\left(\frac{\tilde{\beta} s}{R}\right)^{\frac{1-\tilde{\gamma}}{2}}$ convergera rapidement et le premier zéro de la fonction de Bessel $J_{\tilde{\gamma}-1}$ se trouvera au-delà de la longueur de la tige. Dans le cas où $\tilde{\gamma}$ est grand on trouve

$$A = A_0 e^{-\frac{\tilde{\beta} s}{\tilde{\gamma} R}} \tag{3.21}$$

Dans ce cas, nous trouvons alors que la longueur de convergence est donnée comme précédemment par

$$L_c = \frac{\tilde{\gamma} R}{\tilde{\beta}} = \frac{\gamma}{\beta} \tag{3.22}$$

Nous pouvons alors, de la même manière, définir un descripteur de la forme comme le rapport entre la longueur initiale et la longueur de convergence et donc

$$B_l = \frac{L_0}{L_c} = \frac{\tilde{\beta} L_0}{\tilde{\gamma} R} = \frac{\beta L_0}{\gamma} \tag{3.23}$$

Ce dernier est équivalent au nombre déterminé dans le cas sans croissance (section 2.5). Maintenant pour obtenir notre descripteur nous procédons de manière identique au cas sans croissance. Il faut encore calculer le temps de convergence qui est donné ici par

$$T_c = \frac{1}{\dot{E} \tilde{\gamma} R} \tag{3.24}$$

Le temps pour converger à la verticale est quant à lui donné par

$$T_v = \frac{1}{\dot{E} \tilde{\beta} L_0} \tag{3.25}$$

Nous obtenons alors

$$B_t = \frac{T_c}{T_v} = \frac{\tilde{\beta} L_0}{\tilde{\gamma} R} = \frac{\beta L_0}{\gamma} \tag{3.26}$$

Et immédiatement, notre descripteur de la forme est toujours équivalent à notre descripteur du mouvement

$$B_l = B_t = B \tag{3.27}$$

Il apparaît donc clairement ici que le rôle déstabilisant que joue la croissance sur le mouvement contraint fortement les solutions permettant au système de converger. La proprioception est ici un paramètre essentiel qui va permettre à la tige de réduire les oscillations, puisque l'on a vu que la croissance seule ne modifie pas la courbure. De plus du fait des grandes valeurs que doit prendre le terme proprioceptif, le système est dès lors quasiment équivalent au cas sans croissance.

3.3 La croissance subapicale

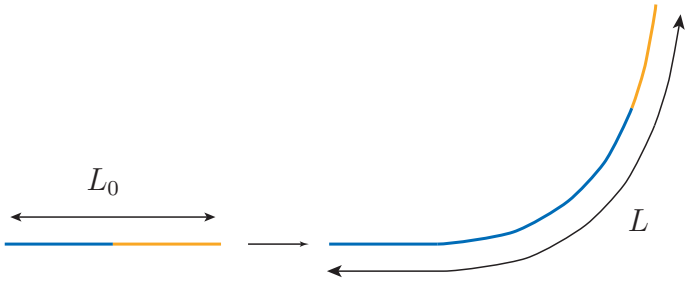

Figure *3.9* – *La croissance est supposée nulle à l'extérieur de la zone de croissance L_{zc}. Les parties en bleu sur la tige sont sorties de la zone de croissance et ne pourront plus modifier leur courbure. Les parties en jaunes représentent la zone de croissance. Nous supposons que la longueur de cette zone L_{zc} ne change pas au cours du temps. Lors du redressement, les courbures qui seront faites vont se figer au fur et à mesure que la tige grandit.*

Nous procédons maintenant à l'étude de la croissance subapicale, ce cas est observé dès que les organes présentent des zones de tissus matures et quittent le régime de croissance homogène (Figure 3.9). Dans ce cas, la longueur initiale est plus grande que la longueur de la zone de croissance $L_0 > L_{zc}$. Dans ce cas l'élongation va se réécrire[3] $\dot{E} = H_{0,L_{zc}}(s)\dot{E}_{zc}$, où $\dot{E}_{zc}$ est la distribution de la croissance à l'intérieur de la zone de croissance que nous supposerons constante. Dans la nature, la forme de l'élongation est plutôt du type log-normale (Figure 3.3), mais l'approximation ne change que peu le comportement. L'effet principal vient surtout de la convection des éléments le long de la tige qui quitteront alors la zone de croissance.

En plus des problèmes évoqués précédemment, la courbure passive élongationelle et ses effets sur la proprioception principalement, un nouveau problème intervient. Du fait que des éléments vont quitter la zone de croissance, la courbure va se figer dans ces zones. Si des oscillations trop importantes apparaissent, il ne sera plus possible de les redresser en croissance primaire. Seule la croissance secondaire, et les bois de réaction, peuvent le cas échéant les récupérer, mais sur des temps caractéristiques beaucoup plus élevés. Du

3. La fonction de Heavyside $H_{a,b}(s)$ est définie de sorte que $H_{a,b}(s) = 1$ si $a < s < b$ et $H_{a,b}(s) = 0$ sinon.

fait du faible nombre de plantes présentant des effets de courbure résiduelle lors du redressement gravitropique[4]. Nous pouvons considérer que la plante doit pouvoir se redresser en croissance primaire la plupart du temps. La condition principale pour s'épargner les oscillations, étant de converger, durant le temps T_c, avant de figer la verticale, le temps T_f. Nous avons déjà maintes fois calculé le temps pour converger

$$T_c = \frac{1}{\dot{E}_{zc}\tilde{\gamma}} \tag{3.28}$$

Nous avons maintenant besoin du temps pour fixer la verticale. Pour cela, il nous faut savoir quelle longueur est sortie de la zone de croissance et n'est plus capable de se redresser au bout d'un temps t (Figure 3.9). Après un temps t la longueur de la tige est

$$L = L_{zc}(1 + \dot{E}_{zc}t) \tag{3.29}$$

et du coup la longueur figée est alors la différence entre la longueur totale de la tige L et la longueur

$$L_f = L - L_{zc} = L_{zc}\dot{E}_{zc}t \tag{3.30}$$

Avant de se figer la courbure maximale à laquelle pourra accéder un élément à la L_f sera donnée par

$$C_{max}R = \int_0^{L_f/(\dot{E}_{zc}L_{zc})} \dot{E}_{zc}\tilde{\beta}A_0 dt \tag{3.31}$$

$$C_{max}R = \tilde{\beta}A_0\frac{L_f}{L_{zc}} \tag{3.32}$$

En intégrant cette courbure maximale, nous pouvons alors déterminer la longueur minimale qu'il faut pour figer la verticale

4. Tant nos expériences que la littérature semblent montrer des mécanismes capables d'arriver à la verticale sur une forme douce, du type de celle décrite dans le modèle sans croissance. Si nous exceptons les plantes au mécanisme perturbé, tels les tortillards, ce principe ne semble souffrir que de peu d'exceptions dans la nature.

$$L_{fv} = \sqrt{\frac{2L_{zc}R}{\tilde{\beta}}} \tag{3.33}$$

avec l'équation 3.30, nous obtenons immédiatement le temps qu'il faut pour figer la verticale

$$T_f = \dot{E}_{zc}^{-1}\sqrt{\frac{2R}{\tilde{\beta}L_{zc}}} \tag{3.34}$$

La comparaison de ce temps avec le temps de convergence de la tige nous permet d'obtenir des indications sur la présence d'oscillations figées. Ainsi le rapport

$$\frac{T_f}{T_c} = \tilde{\gamma}\sqrt{\frac{2R}{\tilde{\beta}L_z c}} \tag{3.35}$$

doit être le plus grand possible pour permettre au système de converger avant que des oscillations ne soient figées. Comme nous l'avons vu précédemment nous possédons déjà des conditions sur la valeur de $\tilde{\gamma}$ qui doit être grand. Nous obtenons ici un critère supplémentaire sur la valeur de $\tilde{\beta}$.

$$\tilde{\beta} > \frac{2R\tilde{\gamma}^2}{L_{zc}} \tag{3.36}$$

La comparaison nous montre clairement le maintien des oscillations suivant les valeurs de β (Figure 3.10). Dans le cas où la tige n'atteint pas la verticale assez vite, nous remarquons effectivement que de la courbure est figée et que du coup, des oscillations apparaissent sur la forme finale qui ne pourront plus être rectifiées. Sinon, même si des oscillations dynamiques sont présentes, la tige finit par converger avant de figer la courbure.

Ainsi la croissance subapicale restreint les valeurs de $\tilde{\beta}$ en contraignant le système à se redresser dans un temps assez rapide. Les valeurs de B ont donc toujours la même définition mais la longueur d'intérêt du problème n'est plus la longueur initiale de la tige mais la longueur qui va pouvoir se courber L_{zc}, nous avons alors

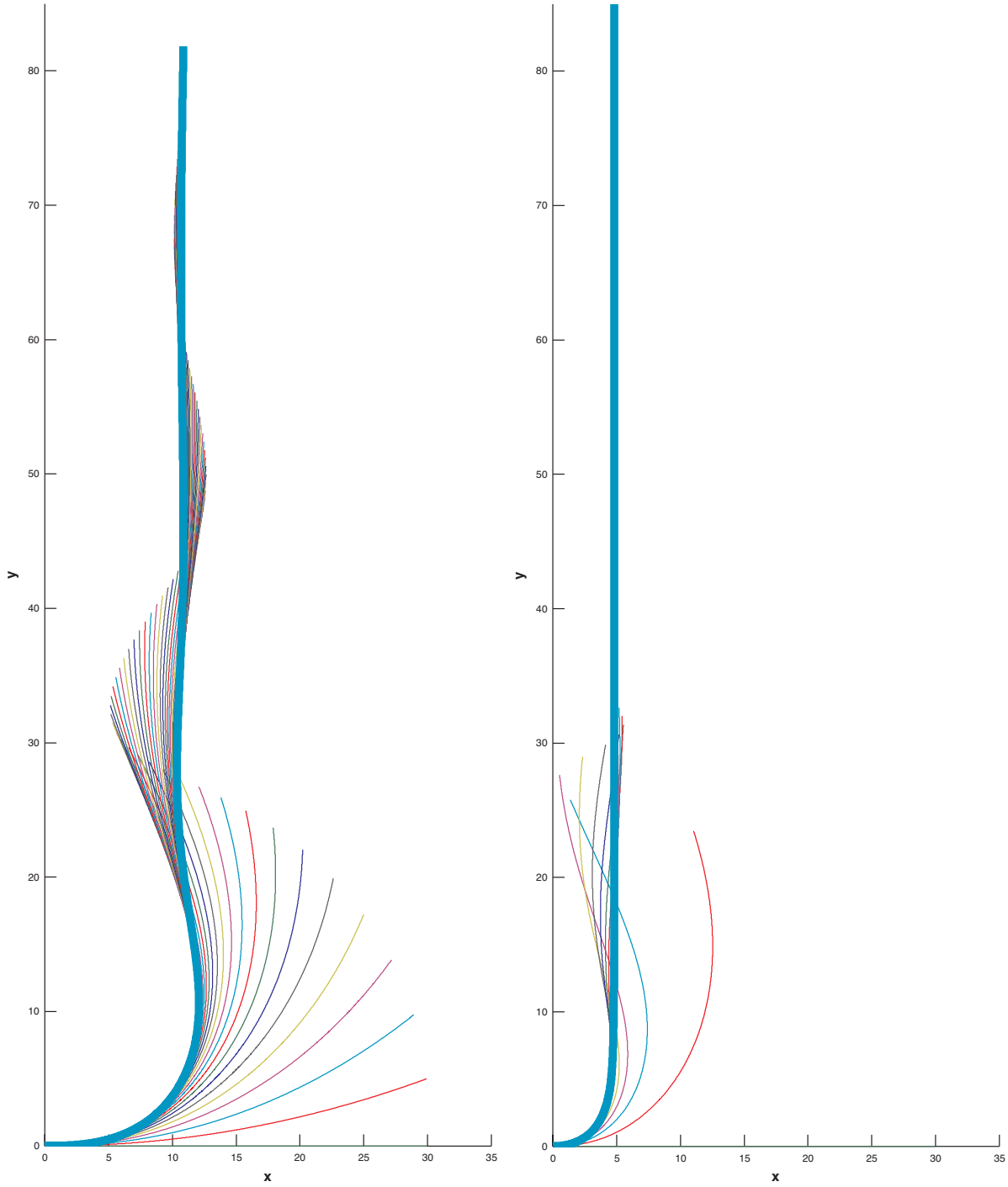

Figure *3.10* – *A gauche β est trop faible, les oscillations ont fini par être fixées sur la forme finale. A droite, bien que la tige oscille dynamiquement, elle converge avant d'être figée et ainsi la forme finale ne présente pas d'oscillations.*

$$B = \frac{\beta L_{zc}}{\gamma} \tag{3.37}$$

Une notation plus générale peut être donnée en considérant la longueur qui est capable de se mouvoir au début de l'expérience. Cette longueur L_{eff} est alors définie comme le minimum entre L_{zc} et L_0

$$L_{eff} = min(L_0, Lzc) \tag{3.38}$$

Nous obtenons alors la valeur du nombre B dans le cadre général de la croissance

$$B = \frac{\beta L_{eff}}{\gamma} \tag{3.39}$$

3.4 De l'influence de la croissance sur la construction du modèle

Nous venons de caractériser l'influence de la croissance sur le mouvement lors du redressement. Ainsi le rôle géométrique de la croissance est différent du rôle redresseur auquel nous l'associons intuitivement. Ceci montre bien notre difficulté à réfléchir en terme de courbure. Si une modification de courbure implique nécessairement une croissance différentielle, et donc un rôle actif, la modification de l'orientation apicale peut intervenir passivement en l'absence de croissance différentielle. Ainsi l'existence d'une forme stationnaire en croissance homogène doit entraîner une régulation continue de l'orientation, car les éléments changent de position les uns par rapport aux autres au cours du temps. La régulation ne peut se faire qu'avec une proprioception et une graviception toutes deux assez grandes.

L'étude des cas de croissance nous a de plus montré que nous pouvions trouver des plages de paramètre qui permettaient au système d'avoir une solution stationnaire quelle que soit l'allure de la croissance, homogène ou subapicale. Dans la nature, une tige démarre sa croissance dans la phase homogène avant de rejoindre la phase subapicale, la régulation du mouvement peut rester inchangée indépendamment de l'état de la tige.

Ainsi en croissance homogène les valeurs possibles pour le terme proprioceptif sont contraintes par le problème de la courbure passive. Le comportement obtenu doit alors

être très proche du comportement sans croissance. La caractérisation du nombre B y est alors quasiment équivalent, conservant à la fois le rapport entre proprioception et graviception ainsi que le lien entre forme et mouvement.

En plus des effets rencontrés en croissance exponentielle, le mouvement en croissance subapicale est surtout contraint par la fixation des éléments courbés en dehors de la zone de croissance. Pour s'épargner la fixation d'oscillations, il faut alors que la tige se redresse assez vite, pour ce faire nous obtenons des conditions sur le terme graviceptif. Ce dernier devant permettre à la tige de se courber rapidement.

Le rôle déstabilisant de la croissance sur le mouvement, va restreindre fortement les valeurs permettant au système d'atteindre une forme stationnaire douce, sans courbure figée. Dans ce cas, les valeurs prises par le système l'amènent à être quasiment équivalent au cas sans croissance.

Notre cadre théorique maintenant bien défini, nous sommes maintenant à même de le confronter à l'expérience. Ceci fera donc l'objet du prochain chapitre.

Chapitre 4

Expérience morphométrique

Nous avons construit un modèle dynamique, basé sur les critères de simplicité, de robustesse et de reproductibilité qualitative que nous nous étions fixés. Ce modèle très général, linéaire et intégro-différentiel, reste valide même lorsque lors de l'allongement de la tige. Le principal effet de la croissance est alors de restreindre les valeurs qui donnent une forme stationnaire

A partir de ce cadre théorique, nous avons pu mettre en évidence que la forme finale devait résulter d'un équilibre entre graviception et proprioception. De plus, l'existence d'un nombre sans dimension B, nous a permis de mettre en évidence que dans ce cadre, les mouvements observés étaient reliés directement à la forme finale. Le paramètre important est alors le rapport entre proprioception et graviception. Ainsi pour comprendre le gravitropisme, une mesure statique sur les formes initiales et finales devrait permettre de fournir une information directe sur l'influence relative de la proprioception et de la graviception.

Nous allons maintenant tacher d'en dériver un cadre expérimental, dont la mesure soit cohérente avec la compréhension que nous avons maintenant du gravitropisme.

4.1 Mise en oeuvre de l'expérience

Au même titre que pour notre modèle, nous commençons par nous fixer les critères qui nous paraissent essentiels à la maîtrise de l'expérience. Comme il n'est pas toujours aisé de lancer des analyses d'image complexes ou des mesures de suivi avec d'autres méthodes, il peut être pratique d'avoir un système simple, portable et adaptable à une variété de cas sans nécessité d'un système lourd. Le critère de simplicité est encore une fois lié au souci d'intelligibilité de la mesure. Obtenir rapidement une information directe d'une mesure peut être important lors des expériences préliminaires qui nous aideront à concevoir des expériences ultérieures où à cerner les plantes intéressantes pour l'étude.

Définir une mesure qui soit à la fois portable et facilement adaptable signifie aussi que

le système doit être directement applicable à une large variété de cas. A chaque fois que la plante ou l'organe étudié est modifié, le système expérimental ne doit pas être refondé. Ainsi la mesure se doit d'être assez simple pour ne pas être excessivement lourde.

Définir ces critères doit surtout permettre la réappropriation de la technique par la plus large communauté. Ce qui signifie que la mesure doit être assez claire pour ne pas passer pour une lubie théorique et que les personnes intéressées par cette mesure puissent l'appliquer sans nécessiter de passer plusieurs mois de développement.

Définir une mesure pertinente n'est pas chose aisée, mais il faut bien être conscient des limites de la technique utilisée. Revenons encore au critère longuement usitée que fut la mesure de l'angle apical au cours du temps. Bien que cette dernière mesure néglige complètement l'organisation spatiale du mouvement — toute la tige est capable de se courber — , de nombreuses personnes ont tenté de comprendre le comportement gravitropique à partir de cette seule mesure. Mais comme nous l'avons vu, à la fois dans la littérature, mais aussi en théorie, le sens de la mesure n'est pas évident après les premiers instants. Il est alors difficile de conclure sur l'interprétation des résultats et de la loi en sinus.

Notre mesure doit donc prendre en compte les rapports spatiaux de la tige, mais aussi permettre d'appréhender le mouvement. Nous proposons une méthode basée sur la mesure du nombre B_l par comparaison des formes initiale et finale que nous comparerons à un critère descriptif du mouvement. Ce critère doit ainsi représenter rapidement les différences qualitatives observées dans les formes transitoires, le dépassement de la verticale et les formes en C ou en S.

Plusieurs contextes potentiels peuvent ainsi être cernés. Nous pouvons citer par exemple, l'étude génétique qui demande de pouvoir cribler rapidement un grand nombre de phénotypes [1] de plantes pour comparer l'influence de molécules et de mutations. Obtenir un phénotypage [2] pertinent qui permette d'appréhender le rôle de la mutation dans le cadre du gravitropisme est encore une question ouverte. La mesure de B_l est donc une première étape pour discriminer les effets d'une mutation. Une réduction du caractère gravitropique pouvant être obtenu par variation de la longueur effective, par une dégradation de la graviception ou encore par amplification des phénomènes proprioceptifs. A une autre échelle, des mesures sur de grandes plantes, des arbres par exemple, ne permettent pas toujours de faire des mesures cinématiques facilement. Les temps nécessaires à l'analyse du redressement sont au moins de l'ordre du mois, voire plusieurs années.

1. Le phénotype est l'état d'un caractère observable, la couleur des yeux par exemple. Le génotype est l'ensemble ou une partie de la composition génétique d'un individu.

2. Le phénotypage vise à caractériser un ou plusieurs éléments du phénotype. De même, le génotypage vise à déterminer l'identité d'une variation génétique du génome.

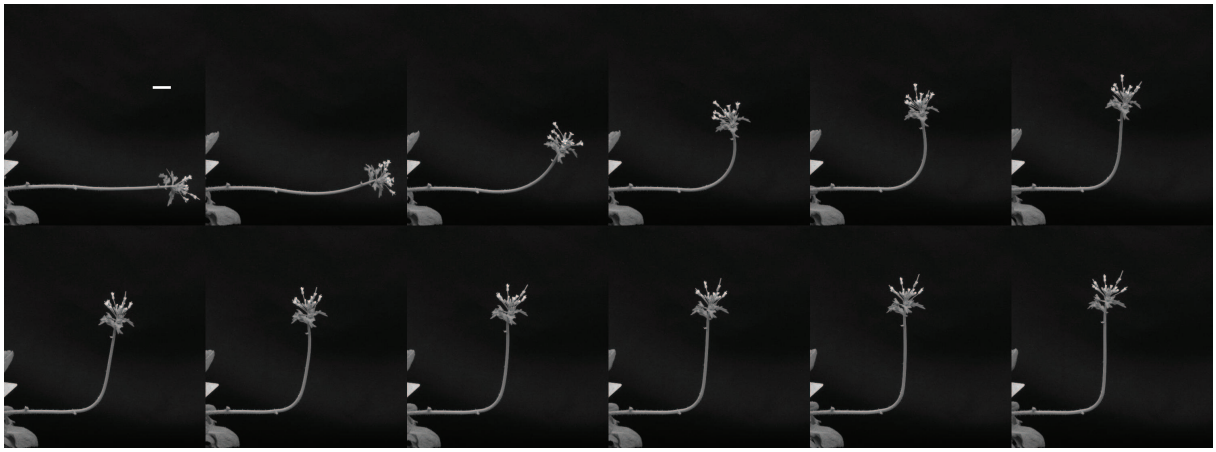

Figure *4.1* – *Le redressement d'une inflorescence d'Arabidopsis Thaliana, 2 heures entre chaque image, la barre blanche représente* $1cm$. *A partir de cette expérience, nous détaillerons notre technique de mesure. Nous remarquons que la verticale est dépassée une fois après environ 8 heures (4ème image, forme en C).*

Pour illustrer notre méthode expérimentale, nous suivrons pas à pas l'expérience de redressement d'inflorescence d'Arabidopsis Thaliana de la figure 4.1, qui sera complété par des mesures cinématiques sur le coléoptile de blé.

Pour commencer, nous avons besoin de mesurer le nombre B_l qui est le rapport entre la taille de redressement effectif et la longueur de convergence. Afin de mesurer la taille de la zone dans laquelle s'est déroulé le redressement la première image de l'expérience est superposée, après être penché, à la dernière image, la forme finale (Figure 4.2). Le point à partir duquel la tige a commencé à se courber est repéré en considèrant la première zone courbée depuis la base. Ainsi la distance de ce point à l'apex de la tige initiale non courbée donne une estimation de la longueur L_{zc} du modèle, dans l'hypothèse d'une faible longueur de courbure figée. Dans le cas où l'intégralité de la tige s'est courbée nous n'avons pas une approximation de L_{zc} mais de L_0 la longueur initiale. La mesure reste pertinente, car le nombre B_l est modifié de même. La taille de redressement est la plus petite des longueurs entre la longueur initiale L_0 et la longueur de la zone de croissance L_{zc} comme nous l'avons vu au chapitre précédent.

$$B_l = \frac{L_0}{L_c} \qquad L_{zc} > L_0 \tag{4.1}$$

$$B_l = \frac{L_{zc}}{L_c} \qquad L_{zc} < L_0 \tag{4.2}$$

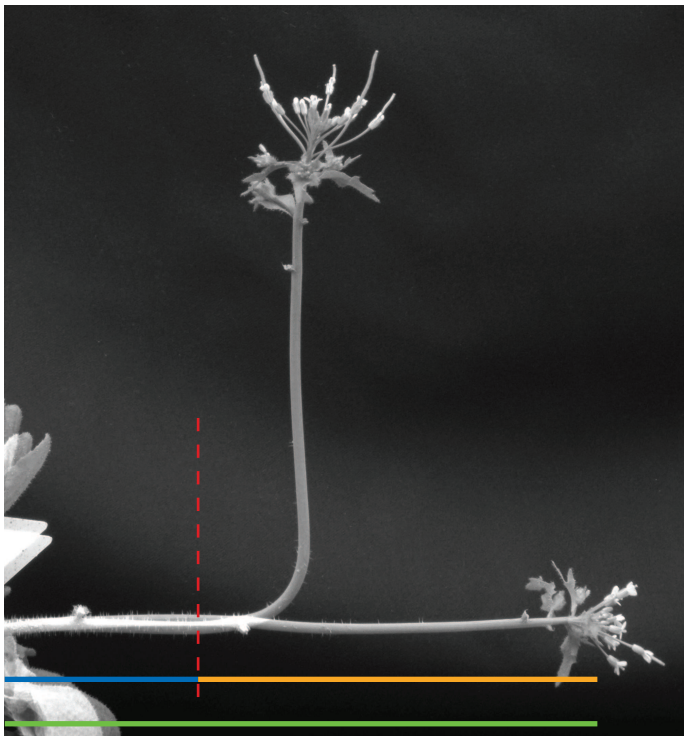

Figure 4.2 – *La première image de l'expérience de la figure 4.1 est superposée à la dernière image. Le trait en rouge pointillé indique le premier élément à s'être courbé depuis la base sur la dernière image. En comparant à la dernière image, nous récupérons la zone de croissance L_{zc} (en orange) grâce à la longueur totale de la tige (en vert) L_0 moins la longueur figée (en bleu) L_f au début de l'expérience.*

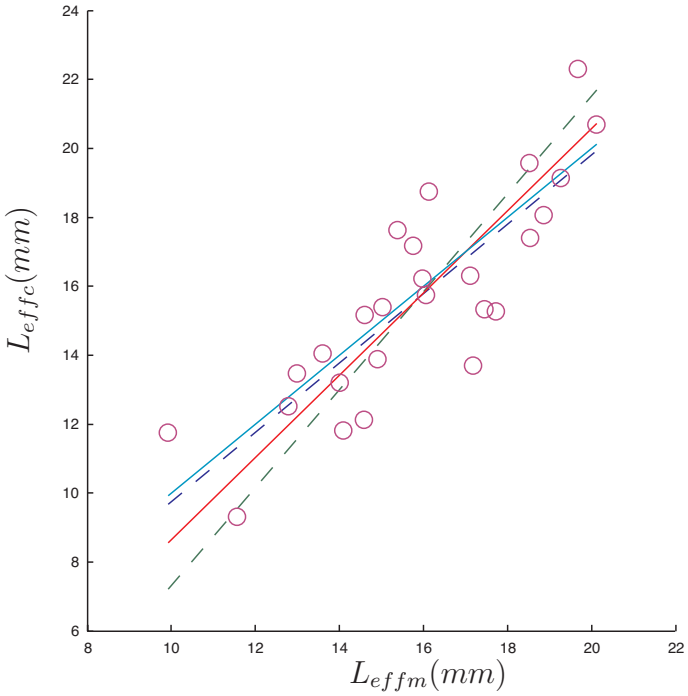

Figure *4.3* – *Comparaison entre les valeurs mesurés finement par la cinématique L_{effc} et les mesures morphométriques de L_{effm}. En pointillés, les ajustements linéaires en chaque direction, la droite rouge est alors l'ajustement linéaire orthogonal. La droite turquoise représente la droite de pente* 1*. La droite montre une forte corrélation ($p-value$ de l'ordre de 10^{-10}) et la pente de la régression orthogonale* $1,2$ *est proche de* 1*.*

Pour confirmer cette valeur, nous avons mesuré à partir de données cinématiques sur coléoptiles de blé la longueur de la zone de croissance. Pour chaque individu, l'élongation de la ligne médiane est mesurée en fonction de la distance à l'apex s, puis moyennée sur toute la durée de l'expérience. Nous mesurons ensuite la longueur depuis l'apex L_{zc} qui représente 98% de la croissance totale. Au-delà le bruit devient trop important et ne nous permet plus d'avoir une mesure pertinente. La valeur considérée est ensuite le minimum entre la longueur initiale L_0 et la longueur de la zone de croissance L_{zc}. Ces mesures sont ensuite comparées à celles trouvées par la méthode morphométrique (Figure 4.3). Un bon accord est ainsi observé qui nous permet de confirmer la validité de cette méthode simple.

La seconde mesure à être réalisée consiste à obtenir la longueur de convergence L_c (Figure 4.4). A partir de l'image de la forme stationnaire, l'orientation locale est récupérée depuis l'emplacement considéré comme le premier élément à être sorti de la zone de

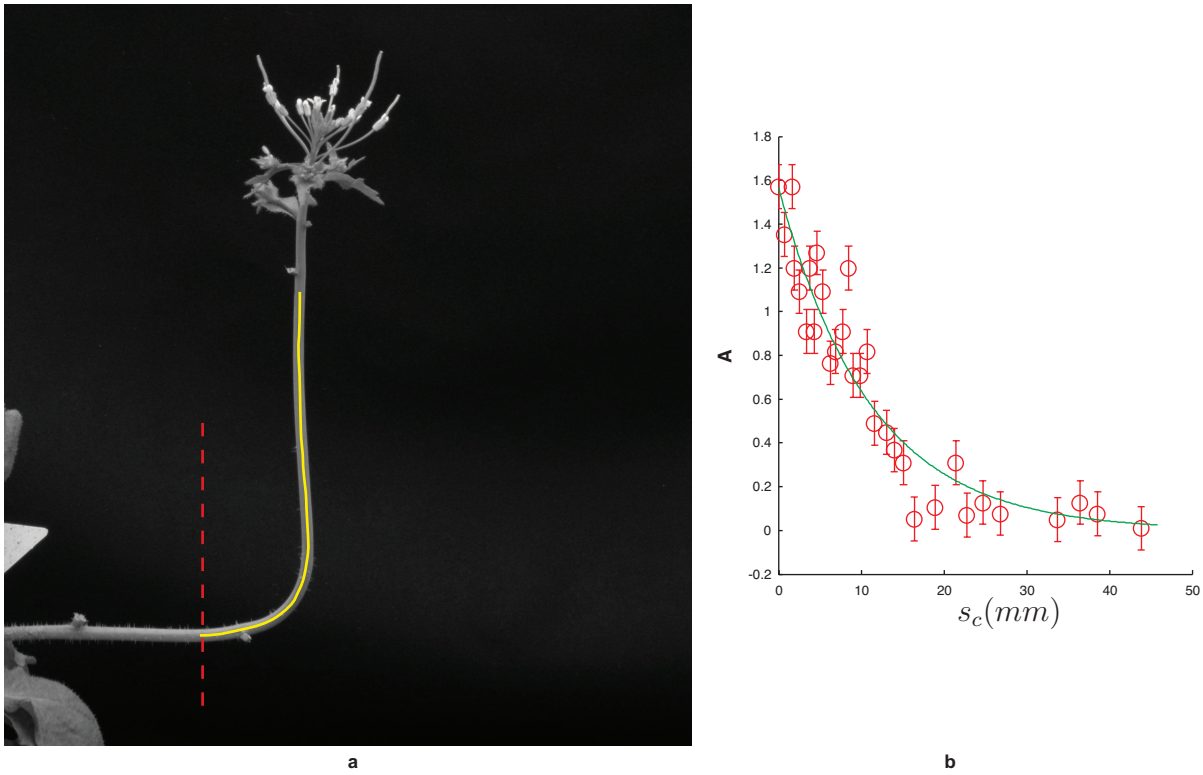

Figure 4.4 – *A partir de l'emplacement considéré comme le premier élément à se courber (Figure 4.2), des points sont récupérés le long de la tige (à gauche). L'orientation locale A est calculée en fonction de l'abscisse curviligne depuis le début de la zone courbée à l'apex s_c, puis ajustée avec une exponentielle $A_0 e^{-\frac{s_c}{L_c}}$. Nous récupérons alors une estimation de L_c*

croissance lors de l'expérience. Nous l'ajustons avec une exponentielle, $e^{-\frac{s_c}{L_C}}$, ce qui nous permet de récupérer la longueur caractéristique pour atteindre la verticale. Possédant L_{eff} et L_c nous pouvons approximer B_l

$$B_l = \frac{L_{eff}}{L_c} \tag{4.3}$$

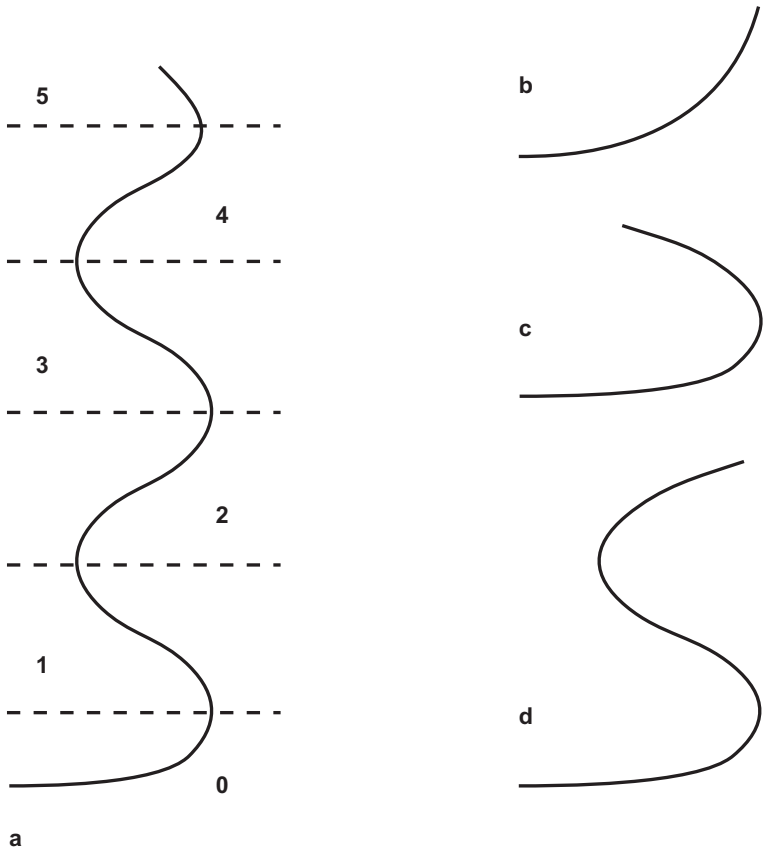

Figure *4.5* – *a. Illustration des différents modes d'une tige. A chaque fois que la tige dépasse la verticale (trait en pointillés), le mode augmente de* 1*. Le mode de cette tige est ici de 5. b. exemple d'une tige de mode* 0*, nous parlerons de forme en L. c. exemple d'une tige de mode* 1*, nous parlerons de forme en C. d. exemple d'une tige de mode* 2*, nous parlerons de forme en S. Nous conviendrons rapidement que le mode* 3 *est équivalent à une forme en W.*

Pour le comparer au mouvement, nous devons introduire un critère qui fasse ressortir les traits caractéristiques du mouvement. L'une de ces différences les plus frappantes entre les mouvements observés était le dépassement de la verticale par les tiges. Notre

description doit rendre compte de ces formes transitoires traversées durant le mouvement, et plus particulièrement des formes en C, ou en S[3]. Nous définissons le mode d'une forme, à un temps t donné, comme le nombre de fois où la tige dépasse la verticale (Figure 4.5). A chaque forme un mode peut ainsi être associé. Le mode du mouvement est considéré comme le mode maximal traversé durant le redressement. Si la tige ne dépasse jamais la verticale, nous aurons le mode 0, en forme de L. Si elle ne la dépasse qu'une fois, nous aurons le mode 1, en forme de C. Et ainsi de suite pour tous les modes. L'inflorescence suivi est donc de mode 1, comme nous pouvons le voir sur la figure 4.1, car bien qu'elle dépasse la verticale, elle n'exhibe qu'une forme en C et pas en S.

Notre cadre expérimental maintenant clairement défini nous sommes préparés pour généraliser ces expériences sur un échantillon plus large d'espèces, de type et de taille d'organes aériens et même de moteurs de redressement, et ainsi confronter notre modèle théorique à l'expérience.

4.2 Les expériences

4.2.1 Protocole

A partir de la méthode décrite dans la section 4.1, nous avons analysé différentes plantes. L'échantillon a été pris le plus large possible. Ainsi nous avons considéré différentes espèces, des monocotylédones, comme le blé, et diverses dicotylédones, comme des plants de tomates ou de haricots (Figure 4.6). Différents organes aériens ont aussi été considérés, allant d'organe germinatif comme les coléoptiles de blé ou les hypocotyles de tournesol, à des tiges de framboisier ou encore des inflorescences d'Arabidopsis. La gamme de tailles qui s'ensuit est donc d'une grande variété, de quelques centimètres pour le coléoptile à quelques mètres pour les troncs de peuplier.

La plupart de ces expériences ont suivi le même protocole expérimental que celui décrit dans la section 2.1. Les plantes sont penchées à 90° par rapport à la verticale dans l'obscurité. Des images sont ensuite prises à intervalles réguliers, 15 minutes le plus souvent.

Seules les expériences de peuplier ont suivi un protocole différent. L'expérience menée par Coutand et al. [2007] portait sur le redressement des peupliers en croissance secondaire. Les stratégies adoptées par les arbres lors du redressement font que si la plante est trop penchée, une branche latérale ou un rejet plus proche de la verticale peuvent récupérer la dominance apicale. Le tronc principal ne cherche alors plus à gagner la verticale. De plus

3. Il n'y a pas à priori de contraintes pour voir des formes en W mais, comme nous le verrons plus tard, ces formes, sûrement très rares, sont absentes des cas étudiés dans cette thèse.

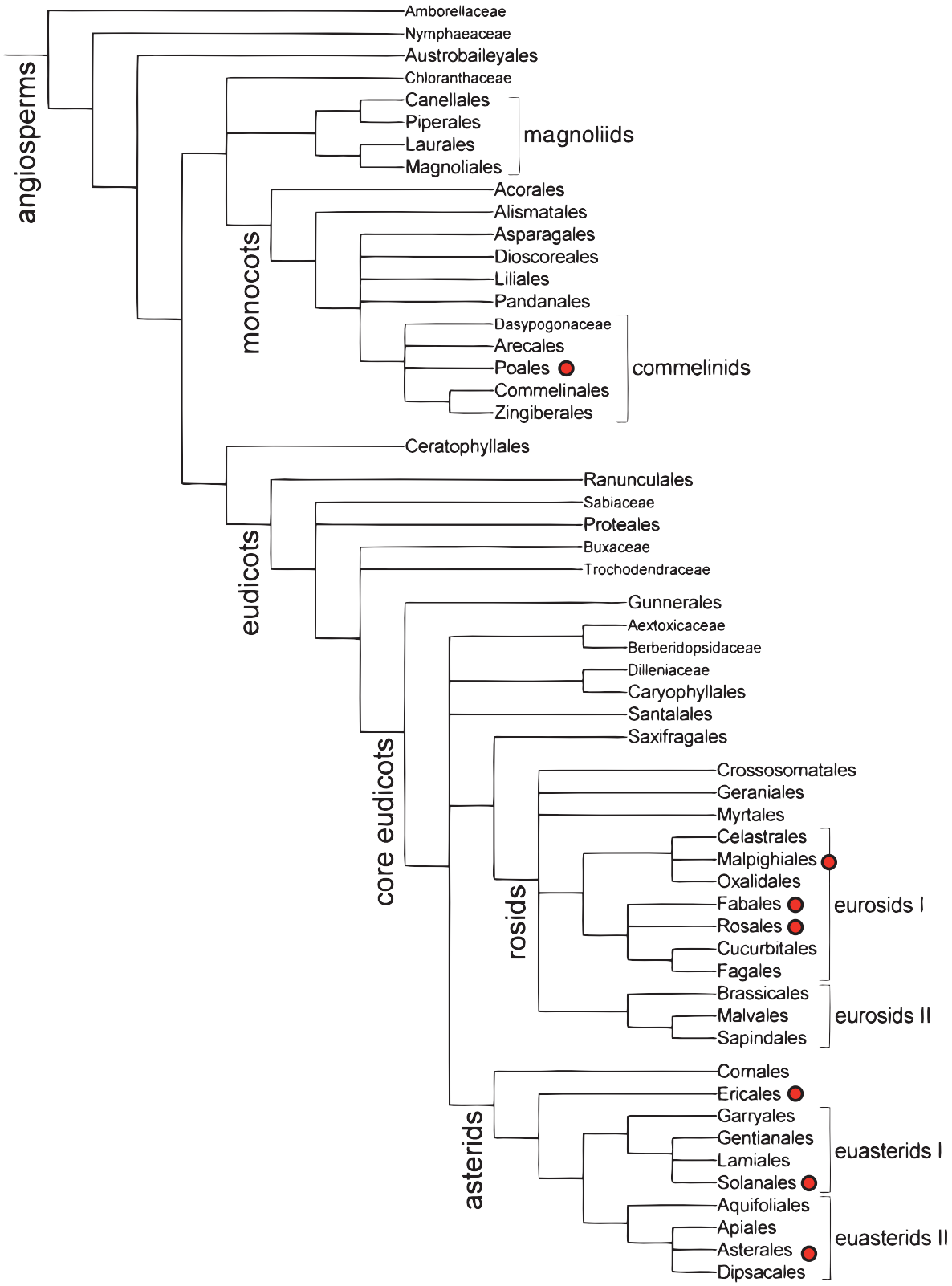

Figure *4.6* – *L'arbre phylogénétique des plantes angiospermes (Group [2003]). La famille des plantes utilisées est marquée d'un point en rouge. Ces dernières sont bien dispersées pour éviter tout biais.*

du fait du mécanisme moteur lié à la croissance diamétrale, il existe une inclinaison limite au-delà de laquelle la plante ne peut plus se redresser pour des raisons biomécaniques (Almeras and Fournier [2009]). Les expériences sur le peuplier en croissance secondaire ont été réalisées en extérieur pour des plantes penchées à 55°. Du fait de leur durée, plusieurs semaines, il n'est pas possible de les laisser à l'obscurité sans arrêter totalement la croissance. Nous considérons néanmoins que la graviception et la proprioception sont les perceptions dominantes de la croissance secondaire, du moins dans le cas du tronc principal.

Enfin bien que ne connaissant pas les conditions expérimentales de l'expérience de Pfeffer sur une impatience (Figure 1.6), nous la laisserons pour son côté illustratif très marqué. Effectivement, c'est un exemple parfait de forme en S, et il a été difficile d'en trouver des exemples aussi élégants.

4.2.2 Résultats et discussion

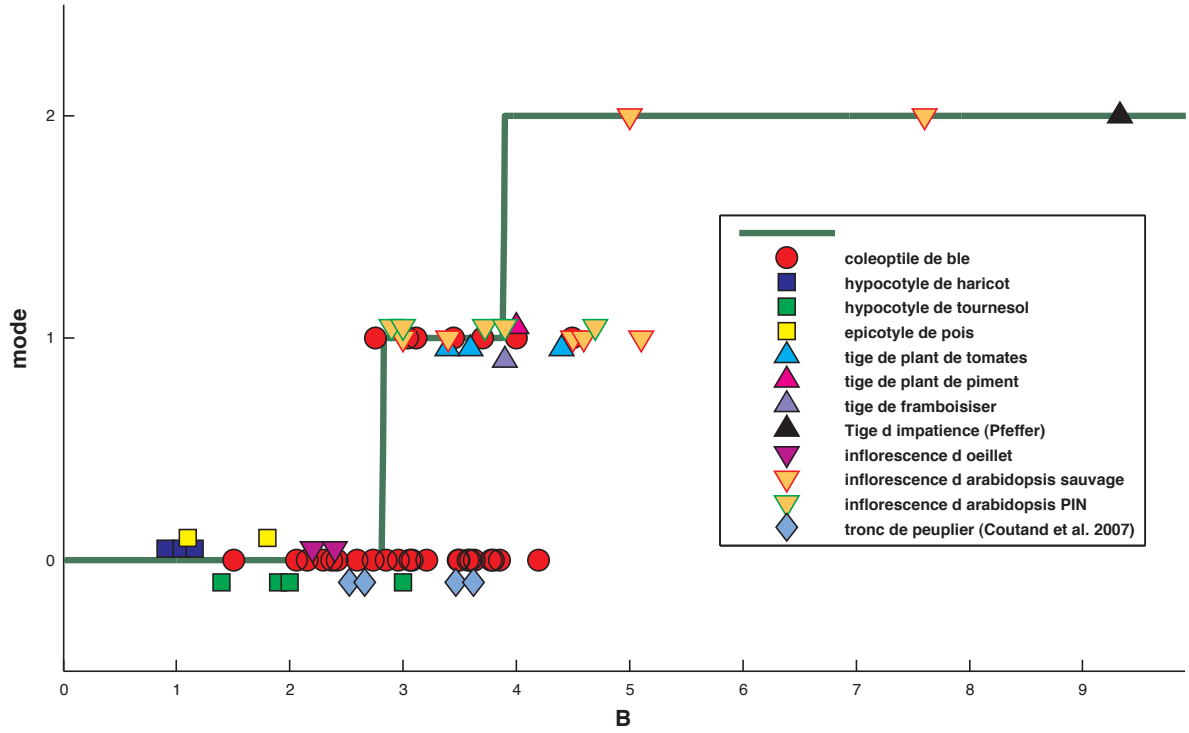

Figure 4.7 – *Evolution des modes en fonction de la valeur de B_l. La ligne verte représente les modes dans le modèle graviproprioceptif sans croissance. Chaque point correspond à un individu différent, certains points sont décalés verticalement pour améliorer la visibilité.*

Les résultats sont présentés sur la figure 4.7. Nous remarquons que les valeurs de B_l s'échelonnent de 1 à 9, mais la plupart des plantes ont des valeurs comprises entre 1 et 5. Ainsi les modes 0 et 1 sont les plus remplis. Seuls quelques cas isolés, l'inflorescence d'Arabidopsis ici, ont exhibés une forme en S, c'est-à-dire de mode 2. La grande majorité des individus et des espèces se trouvent donc proches de la transition $0-1$ ($B = 2,8$). Même si du fait de la faible taille de la marche du mode 1, certains se trouvent rapidement proches de la transition $1-2$ ($B = 4$)

Les transitions entre les modes sont bien marquées, aucune plante ne fait de mouvements plus oscillants que ce qui est attendu par la théorie. Les premières plantes qui montrent une forme en S apparaissent aux alentours de $B = 2.8$. Ceci tend à confirmer l'influence réduite de la croissance sur le mouvement. Celle-ci joue un rôle déstabilisant sur le mouvement, en amplifiant la taille des zones courbées et donc en augmentant les modes.

Par contre, un certain nombre d'individus se trouvent dans l'excès inverse. Pour des valeurs de $B = 4$, certaines plantes ne dépassent jamais la verticale. Le mouvement peut ainsi être régulé mieux que ce à quoi nous nous attendrions. Elles arriveraient à la verticale sans dépassement de la verticale. Il se crée, au moins pour quelques plantes, un décalage entre les formes et mouvements attendus par la théorie.

Notre modèle est donc capable au premier ordre de rendre compte des transitions de dépassement de la verticale. De plus, ces résultats confirment nos attentes sur les valeurs accessibles par les plantes. Se trouvant proches de la transition $0-1$, elles peuvent donc facilement accéder à la verticalité sans toutefois exhiber de mouvement trop ample.

La dispersion très grande des valeurs interespèces montre que le modèle peut fonctionner sur une grande gamme de valeurs. De plus, même si différents mécanismes entrent en jeu, la croissance primaire ou secondaire par exemple, la description nous donne une bonne indication du mouvement.

Nous obtenons un bon accord entre notre modèle et l'expérience. Nous sommes donc bien en présence du modèle générique le plus simple du gravitropisme. Les critères d'intelligibilité et de parcimonie que nous nous étions fixés sont respectés. Sans revenir sur la simplicité qui a été traitée au chapitre précédent, la robustesse du modèle est bien mise en évidence. Sur une variété de plantes et de mécanismes, nous sommes capables de décrire le mouvement et ceci pour une gamme de valeurs dispersées. De plus, la présence de transitions bien marquées montre ainsi qu'au premier ordre, pour éviter de dépasser la verticale, le simple ajustement de longueurs permet de réguler la position sans ajout de système de régulation plus poussée. L'existence de tiges atteignant la verticale sans osciller ne dépend donc pas nécessairement de systèmes de régulation additionnels, le même

modèle permettant de décrire le plant de tomates, mode 1, et les hypocotyles de haricot, mode 0.

L'influence de la génétique sur le mouvement peut ainsi être caractérisée. Une plante présentant un phénotype modifié de gravitropisme a pu subir une mutation affectant les temps de réaction globalement, en modifiant le temps d'élongation, ou en jouant sur les termes perceptifs et leur transcription. Connaissant maintenant les mouvements accessibles pour les plantes, notre description phénotypique nous permet ainsi de mieux comprendre l'influence de mutation. Ce modèle doit nous permettre de discriminer entre des effets s'appliquant à la graviception ou à la proprioception.

Par contre, les valeurs de B sont dispersées au sein d'une même espèce. La variabilité intrinsèque entre deux individus est certainement un facteur important, mais ici le facteur principal de variation se trouve dans la définition même du nombre $B = \frac{L_{eff}}{L_c}$. Or dans le cas en croissance, la longueur active L_{eff} peut être soit, la longueur de la zone de croissance L_{zc} si cette dernière est plus grande que la taille initiale, $L_0 > L_{zc}$, ou inversement L_0 si $L_0 < L_{zc}$. Par exemple sur la figure 4.3, nous voyons clairement que la longueur effective du coléoptile de blé prend des valeurs allant de $10mm$ à $20mm$, dernière valeur qui correspond à la longueur de zone de croissance moyenne. La valeur de B peut donc évoluer d'un facteur 2 entre les expériences, ce qui explique les variations de B mesurés entre 2 et 4. La valeur du nombre gravipropriocceptif B varie donc jusqu'à une valeur limite donnée par $B = \frac{L_{zc}}{L_C}$ et des valeurs plus faibles.

Ceci nous amène à redéfinir le cadre expérimental pour réaliser des comparaisons phénotypiques précises au sein d'une même espèce. Pour pouvoir comparer des mouvements équivalents, une longueur effective constante pour tous les individus doit être considérée. Le plus simple est alors de se mettre en phase de croissance subapicale $L > L_{zc}$ pour que cette dernière soit déterminée par la seule zone de croissance. Il faut de plus s'assurer que la durée de cette phase est bien plus grande que le temps de convergence T_c. Alors $L_{eff} = L_{zc}$ et la variabilité ne portera plus que sur la variabilité de la longueur de la zone de convergence entre espèces.

De plus, un décalage est apparent, certaines plantes présentent des mouvements dont les oscillations sont moins importantes qu'attendu, le mode est plus faible. Un décalage apparaît donc entre forme et mouvement. La suite de notre document va donc s'attacher à détailler ce décalage et tenter de comprendre les mécanismes qui peuvent être responsables d'une telle régulation. Mais avant, il semble que l'importance d'avoir un échantillon assez large de plantes est bien illustrée par notre expérience. Nous nous proposons donc de discuter l'influence des plantes modèles au travers de notre étude.

Si nous prenons un échantillon biaisé de plantes, des coléoptiles de blé, des hypocotyles

de haricot et des troncs de peupliers, nous pourrions être facilement tentés de considérer l'existence d'un système de régulation universel. L'excès inverse peut aussi se trouver si l'on ne considère qu'arabidopsis ou les plants de tomate. Il est donc nécessaire de ne pas focaliser son attention sur une trop petite gamme de plantes et de toujours faire ressortir la généralité dans laquelle elle peut rentrer. Une étude concentrée sur le peuplier, les coléoptiles de blé et les hypocotyles d'haricot pourraient ainsi laisser penser que le gravitropisme est toujours régulé de manière à ne jamais dépasser la verticale (Moulia et al. [2006]). Le diagramme de la figure 4.7 est un bon contre-exemple qu'un tel système de régulation ne pouvait être universel.

Le lecteur, mais aussi le rédacteur de cette thèse, pourrait être intéressé par acquérir une plante modèle du gravitropisme. Nous pouvons donc tenter de donner les critères qu'une telle plante doit présenter.

Tout d'abord par rapport à notre diagramme, il est intéressant d'avoir une plante proche de la transition $0-1$ mais aussi $1-2$. Ainsi une modification du comportement proprioceptif ou graviceptif, pourra entraîner des différences de mouvement rapidement observables. Ceci exclut des plantes tel l'hypocotyle de haricot qui n'atteint jamais la verticale. De plus dans le cadre d'analyses plus poussées, mesures d'élongation et de courbure, observer un organe cylindrique sans feuilles rend la cinématique plus évidente à réaliser. Les organes germinatifs, épicotyles, hypocotyles ou coléoptiles en font donc de bons candidats. Ces derniers présentent de nombreux autres avantages, ils peuvent ainsi pousser en l'absence de lumière et sont rapidement disponibles pour réaliser des expériences. A $25°C$ il faut 3-4 jours pour faire des expériences sur des coléoptiles de blé, et $6-7$ jours pour un épicotyle de fèves. Ce qui permet de contrôler facilement sa production en vue d'expériences.

Ceci exclut alors des plantes comme l'inflorescence d'Arabidopsis. Dernièrement, un organe qui peut pousser indéfiniment permettra de comparer plus facilement et d'éviter les problèmes de dispersion de longueur effective évoqués plus haut. Le coléoptile ne peut alors plus répondre aux critères imposés, car sa durée de vie est très limitée. Lorsque le coléoptile de blé atteint environ $4cm$, la feuille contenue à l'intérieur perce la gaine du coléoptile, et la réponse de la plante à la gravité s'en trouve complètement modifiée. Tandis qu'un hypocotyle de haricots peut mesurer plus d'un mètre.

Si nous reprenons la figure 4.7, nous voyons qu'aucune plante ne répond aux critères qui feraient une belle plante modèle du gravitropisme. L'étude doit donc se résoudre au cas par cas, en n'oubliant pas de ne pas négliger la généricité sous-jacente, il n'y a donc pas une plante modèle qui permettrait de répondre simplement à toutes les questions posées.

4.3 Confirmation cinématique

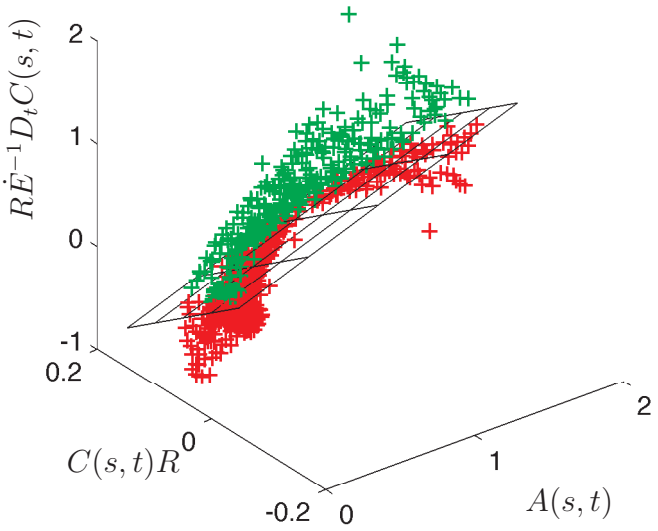

Figure 4.8 – *Ajustement de plan dans l'espace* $(A(s,t), C(s,t)R, R\dot{E}^{-1}D_tC(s,t))$ *sur un coléoptile de blé. Par souci de lisibilité les points au dessus du plan sont indiqués en vert, ceux en dessous en rouge.* $R^2 = 0.4$ *sur cet échantillon.*

Nous allons maintenant, pour conclure ce chapitre, tâcher de comprendre l'origine du décalage observé entre le mouvement et la forme. Pour ce faire nous avons besoin de détailler la cinématique et l'évolution de la courbure en fonction des paramètres perçus, angle et courbure locale. Nous avons réalisé une série de mesures cinématiques très précises sur le coléoptile de blé. Nous avons donc une mesure le long de la tige, de l'orientation locale $A(s,t)$ au cours du temps, dont nous déduisons la courbure locale $C(s,t)$. Par une méthode de PIV développée par nous-mêmes, la Rod-PIV, nous obtenons l'élongation moyenne $\dot{E}$. Cette dernière permet de calculer la dérivée matérielle, comme décrite au chapitre précèdent, de la courbure $D_tC(s,t)$. Toute cette méthode est décrite en annexe. Dans le cadre de notre modèle nous avons déterminé que

$$R\dot{E}^{-1}\frac{DC(s,t)}{Dt} = \tilde{\beta}A(s,t) - \tilde{\gamma}C(s,t)R \tag{4.4}$$

Pour déterminer les valeurs $\tilde{\beta}$ et $\tilde{\gamma}$ des paramètres, respectivement graviceptif et pro-

prioceptif, nous ajustons un plan dans l'espace défini par $(A(s,t), C(s,t)R, R\dot{E}D_tC(s,t))$ (Figure 4.8). Ceci nous fournira à la fois une estimation de la validité du modèle, et donnera accès aux valeurs $\tilde{\beta}$ et $\tilde{\gamma}$. Ces paramètres représentent les pentes du plan. Nous pourrons alors comparer la longueur de convergence estimée directement par ajustement de plan et celle obtenue avec la valeur morphométrique.

Les ajustements de plan donnent des valeurs assez faibles de R^2 ($R^2 = 0.4 \pm 0.1$). Ceci s'explique en partie par le bruit imposé par les nombreuses dérivations successives. L'angle est une dérivée première de la position, la courbure une dérivée seconde, $C = \partial_s A$, et la variation de courbure une dérivée d'ordre 3, D_tC. A chaque dérivation, les erreurs s'accumulent.

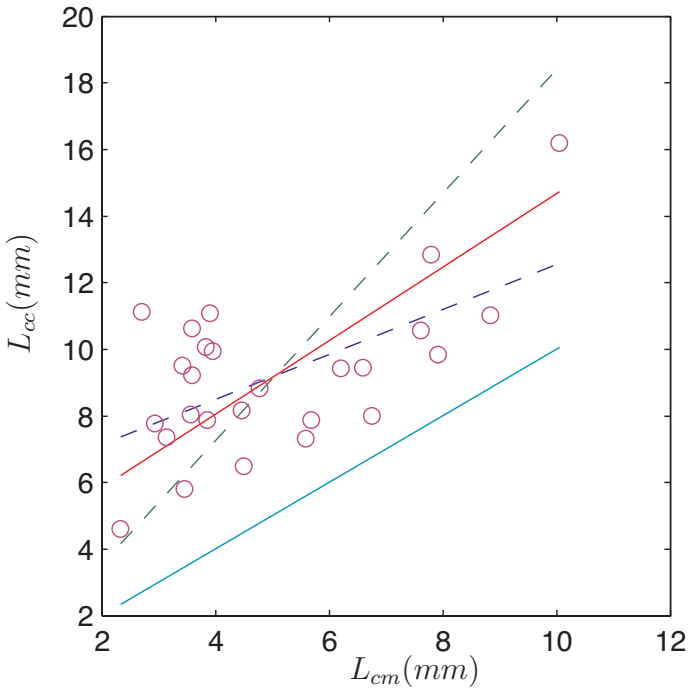

Figure *4.9* – *Comparaison des valeurs estimées de la longueur de convergence par mesure sur la forme finale, L_{cm}, et par ajustement de plan, L_{cc}. En bleu la droite $y = x$ et en rouge l'ajustement orthogonal du nuage de points avec les autres ajustements en pointillés. La pente est statistiquement très significative ($p - value$ de l'ordre de 10^{-4}) et la pente de la régression orthogonale est proche de $1,1,1$. Elle ne peut d'ailleurs être distinguée de 1 ($p - value = 0,38$)*

A partir de ces résultats nous pouvons comparer la valeur de la longueur de convergence obtenue par la méthode morphométrique (Figure 4.4) à celle obtenue par ajustement de plan, $L_c = \frac{\gamma}{\beta}$ (Figure 4.9). Nous remarquons rapidement que les valeurs cinématiques sont plus grandes que celles trouvées sur la forme. Ainsi les mouvements observés doivent donc

être moins amples que ceux prédits par la simple étude de la forme. Ces deux valeurs sont néanmoins bien corrélées et évoluent en même sens. Un effet vient donc se rajouter aux mécanismes précédemment décrits permettant d'obtenir présentant des mouvements sans dépassement de la verticale.

Nous pouvons nous poser la question de savoir quels éléments supplémentaires rajouter pour améliorer la régulation. Les mécanismes impliqués seront moins génériques que celui décrit jusqu'à maintenant. Devant le nombre impressionnant de mécanismes de régulation que l'on peut imaginer, nous nous sommes décidés à explorer un certain nombre de pistes relatives au rôle de l'apex dans le mouvement. Dans ce qui constituera le dernier chapitre, nous tenterons de préciser son action et le rôle exact qu'il peut jouer sur le mouvement.

Chapitre 5

L'Influence de l'apex

Mieux vaut tête bien faite que tête bien pleine.

Montaigne

Le premier ordre de notre modèle gravitropique a maintenant été bien traité, mais comme nous l'avons vu au chapitre précédent des déviations sont visibles entre le mouvement attendu et la forme finale observée. De fait pour une forme finale observée, il peut arriver que la tige ne dépasse jamais la verticale contrairement aux indications du modèle. Ceci suggère une régulation supplémentaire des mouvements. Dans cette dernière partie, nous nous proposons d'étudier diverses hypothèses permettant la régulation du mouvement. Devant la quantité de raffinement que le modèle peut accepter, nous avons choisi tout d'abord de clarifier le rôle de l'apex. Ainsi il est courant de faire jouer à l'apex un rôle particulier tant dans les expériences, la loi en sinus par exemple (Moulia and Fournier [2009], Galland [2002]), que dans la construction des modèles (Meskauskas et al. [1999a]).

Suivant les organes, l'apex peut présenter des différences qualitatives variées. Par exemple, l'apex des tiges de dicotylédones est constitué d'un méristème qui produit de l'auxine et le redistribue au reste de la tige. Chez d'autres organes, le coléoptile de blé, l'apex n'est structurellement que le bout de l'organe. A priori, il semble donc difficile de trouver un effet général dont nous puissions rendre l'apex responsable, mais ce dernier pourrait survenir de pressions de sélection liées directement au mouvement gravitropique.

Nous pouvons discerner plusieurs questions auxquelles nous devrons répondre. Tout d'abord, le rôle de la perception apicale sur la forme et le mouvement doit être éclairci. Ensuite, nous devrons déterminer si la propagation et la redistribution de substances depuis l'apex existent et si leur régulation permet de contrôler le mouvement. Finalement les cellules n'ayant pas le même âge et donc une maturation différente le long de la tige, ceci offrirait un rôle indirect à l'apex par la simple géométrie de la tige.

Pour cela, nous commencerons d'abord par analyser les effets connus de l'apex au travers de la littérature, et nous permettra de mieux comprendre la question de la perception apicale. Nous procéderons ensuite à l'analyse d'une cinématique précise de redressement de coléoptile de blé, afin de comprendre comment sont redistribuées élongation et variation de courbure lors du redressement gravitropique. Ceci nous permettra de révéler un comportement propagatif depuis l'apex. Pour finir, nous étudierons l'influence sur le modèle de propagation basipétale ainsi que le rôle de distribution spatiale de sensibilité le long de la tige.

5.1 Le rôle de l'apex

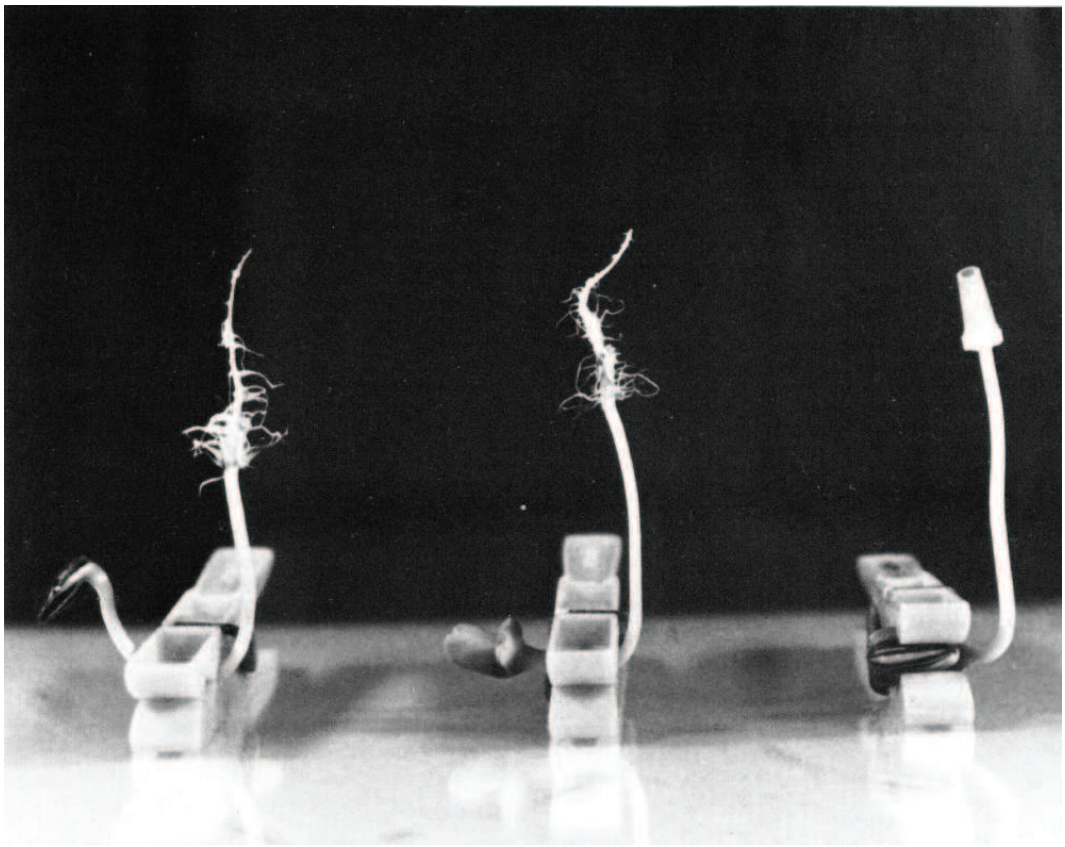

Figure *5.1* – *D'après Firn et al. [1981]. Redressement d'un hypocotyle de tournesol pour différentes conditions d'encastrement. De gauche à droite le point ancré se rapproche de plus en plus de l'apex. Toutes les parties de l'hypocotyle se redressent vers le haut indépendamment de l'orientation de l'apex.*

L'apex a longtemps tenu un rôle central tant dans la conception des expériences que

dans les modèles. Lors de la détermination de la loi en sinus, les expériences donnent une importance particulière à l'apex en limitant la mesure du redressement gravitropique à son seul mouvement (Moulia and Fournier [2009], Galland [2002]). De même dans les modèles, afin d'améliorer la régulation du système, une perception apicale a souvent été introduite (Meskauskas et al. [1999a], Stockus and Moore [1996]). L'orientation apicale serait ainsi propagée de l'apex vers la base et la plante réagirait en conséquence. Cette vision est de plus entretenue par le système racinaire dans lequel la perception est principalement apicale et est transmise vers la base pour diriger le mouvement.

Mais les expériences de Firn et al. [1981] ont permis de préciser l'action de l'apex. L'expérience réalisée consiste à encastrer un hypocotyle de tournesol en différents points le long de l'organe et à observer la réponse gravitropique (Figure 5.1). Dans le cas d'une perception purement locale, la croissance différentielle d'un organe penché se fait en faveur de la partie la plus basse. Indépendamment du point d'encastrement, l'organe se redresse vers la verticale. Du fait de la symétrie du système, même à l'envers, fixé par l'apex, l'organe finit par trouver une solution d'équilibre.

Par contre en supposant la présence d'un signal d'orientation apicale, la courbure de la tige devrait changer en fonction de l'orientation de l'apex. Or si l'apex est fixé dans une orientation différente de la verticale, la tige devrait continuellement se courber et la tige devrait finir par montrer une forme de spirale. La figure 5.1 nous montre clairement l'inexistence d'un signal d'orientation apical. Du point de vue mathématique un signal apical ne peut alors pas jouer le même rôle dans l'équation que les termes proprioceptif βA et graviceptif γC.

La comparaison de la forme finale d'un hypocotyle sain et d'un décapité confirme l'argument précédent concernant le (non-)rôle de l'apex sur la forme stationnaire atteinte au terme du redressement (Figure 5.2). La forme finale reste inchangée même si l'apex a été décapité. Si l'apex joue un rôle, il ne peut alors le faire que sur la régulation du mouvement et non sur la solution stable du système. Ce qui restreint le rôle de l'apex à la seule régulation du mouvement.

Peu de données ont été publiées sur les effets cinématiques d'une décapitation sur le mouvement de redressement gravitropique. Pour tenter de comprendre la réponse à différents temps de stimulation, Dolk [1930] a réalisé les premières mesures cinématiques de la courbure du mouvement gravitropique de coléoptiles d'avoine. Ainsi les coléoptiles sont penchés à 90° durant un temps de $7,5$, 15 ou 30 minutes. Le coléoptile est ensuite mis à tourner sur un klinostat et la courbure est alors mesurée toutes les 4 minutes. La courbure est relevée sur 10 zones marquées le long du coléoptile, espacées de $4mm$ chacune depuis l'apex. Ceci permet en outre de s'épargner les effets de convection dus à

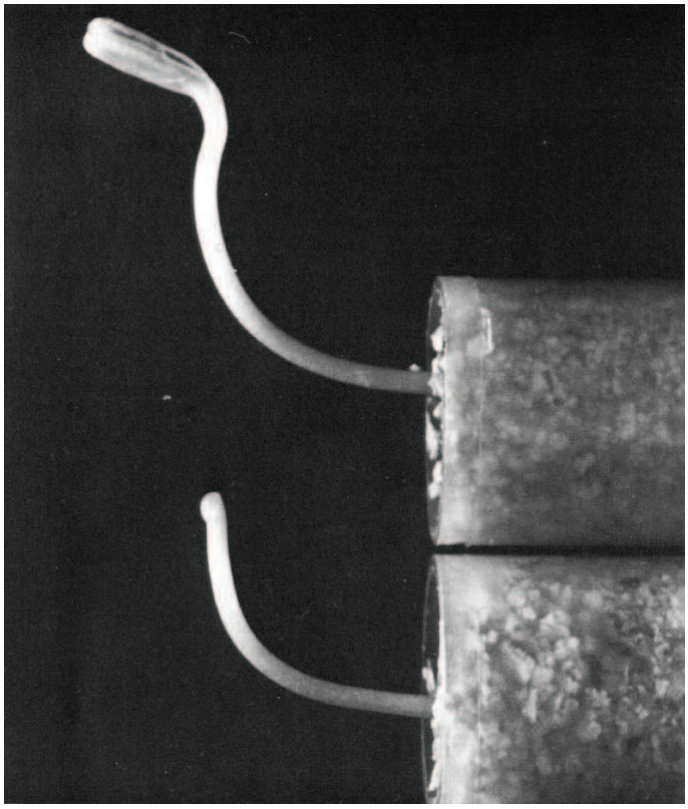

Figure *5.2* – *D'après Firn et al. [1981]. Forme finale lors du redressement de deux hypocotyles. Celui du bas a été décapité tandis que celui du haut est resté intact. La forme finale est identique sur les deux.*

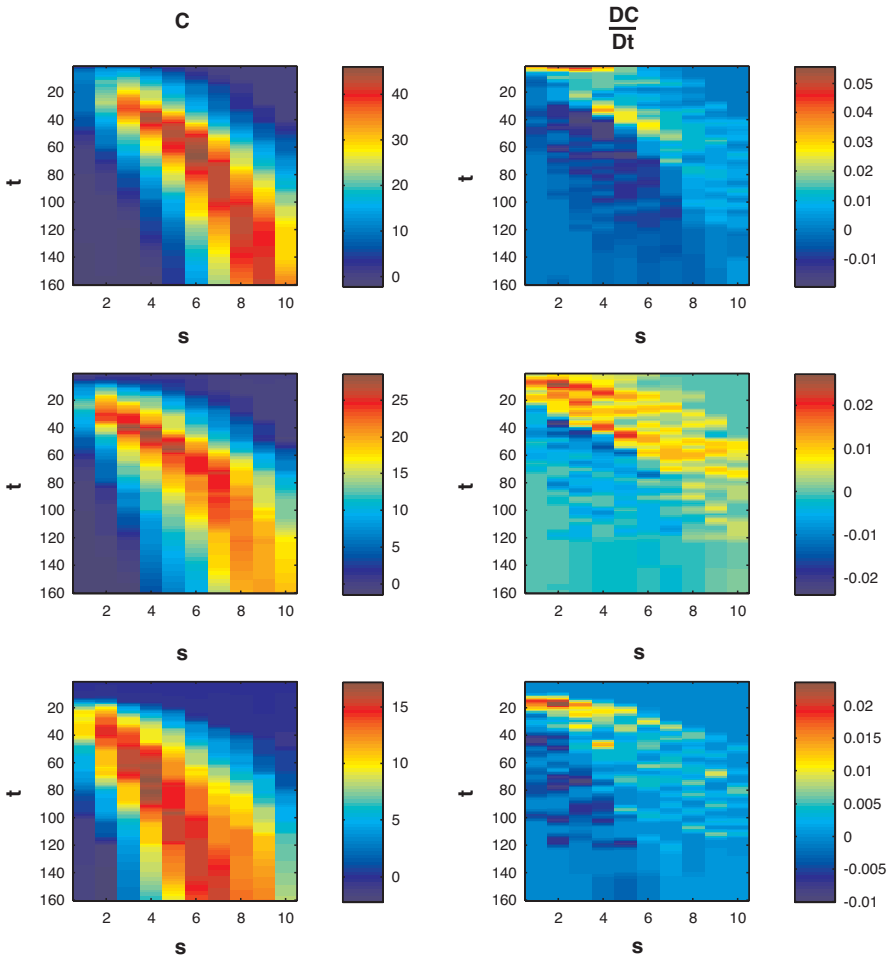

Figure *5.3* – *Courbure et variation de courbure matérielles de coléoptiles d'avoine intacts lors du mouvement gravitropique induit par des temps de présentation de* 30 *minutes, de* 15 *et de* $7,5$ *(de haut en bas). La courbure se propage de l'apex vers la base puis une décourbure suit le même parcours de l'apex vers la base à une vitesse quasiment équivalente. Bien que la vitesse de propagation de la décourbure soit moins nette sur la troisième expérience. Mesures recalculées à partir des graphiques de Dolk [1930].*

la croissance et d'obtenir directement une information matérielle. De plus, la comparant avec la réponse après décapitation fournit directement des indications sur le rôle de l'apex.

Pour augmenter la lisibilité des résultats, nous avons redigitalisé les courbes depuis l'article. Nous avons de plus calculé la variation de courbure pour comprendre comment les zones s'activent. Les résultats pour un coléoptile sain sont présentés sur la figure 5.3. Le coléoptile commence à se courber près de l'apex, puis la courbure se propage vers la base. Puis la plante ne sentant plus l'information gravitationnelle, étant sur le klinostat, elle finit par décourber pour revenir droite. Cette décourbure part elle aussi de l'apex et se propage vers la base. Les vitesses de propagation de l'apex vers la base sont statistiquement équivalentes, indépendamment des temps de stimulation ou de l'effet de courbure ou de décourbure. Un signal semble donc se propager de l'apex à la base.

De plus, la même expérience a été réalisée après décapitation de l'apex (Figure 5.4). Dans ce cas, nous observons toujours une propagation de courbure qui semble se propager de l'apex vers la base. La seule différence notable est que la courbure se maintient à chaque endroit beaucoup plus longtemps, autrement dit, que le mécanisme de décourbure survient beaucoup plus tard. S'il semble évident dans cette expérience qu'un effet soit présent, il semble difficile de conclure, sur la seule base de ces observations. De plus, l'élongation n'a pas été mesurée. Ainsi si nous revenons à notre équation géométrique

$$\frac{DC}{Dt} = \dot{E}\Delta \tag{5.1}$$

Nous voyons que des effets sur l'élongation ou sur le différentiel de croissance peuvent avoir le même effet sur une mesure matérielle de la variation de courbure. Parsons et al. [1988a] ont ainsi précisé l'influence de la décapitation sur l'élongation d'un coléoptile. En mesurant l'extension de différentes zones depuis l'apex, ils ont pu tirer diverses conclusions. Le principal effet de la décapitation est d'inhiber la croissance durant 2 heures et demie. Cet arrêt s'expliquerait principalement par la blessure subie et non par une propagation d'une substance, l'auxine.

Une autre série de mesures (Parsons et al. [1988b]) a tenté de rattraper les effets dus à la décapitation grâce à un bloc d'Agar rempli d'auxine posé sur le coléoptile. Les résultats montrent que l'auxine est bien capable de récupérer la croissance perdue par la blessure, mais le niveau de concentration est beaucoup plus élevé et n'est donc pas physiologique. Il est assez dur de conclure encore une fois sur ces expériences, car le rôle de l'apex dans le contrôle de l'élongation est loin d'être clair. Par contre bien qu'un effet puisse être visible lors d'une réponse tropique, aucune expérience n'a mis en évidence clairement la cinématique et donc il n'est pas possible de trancher définitivement cette question.

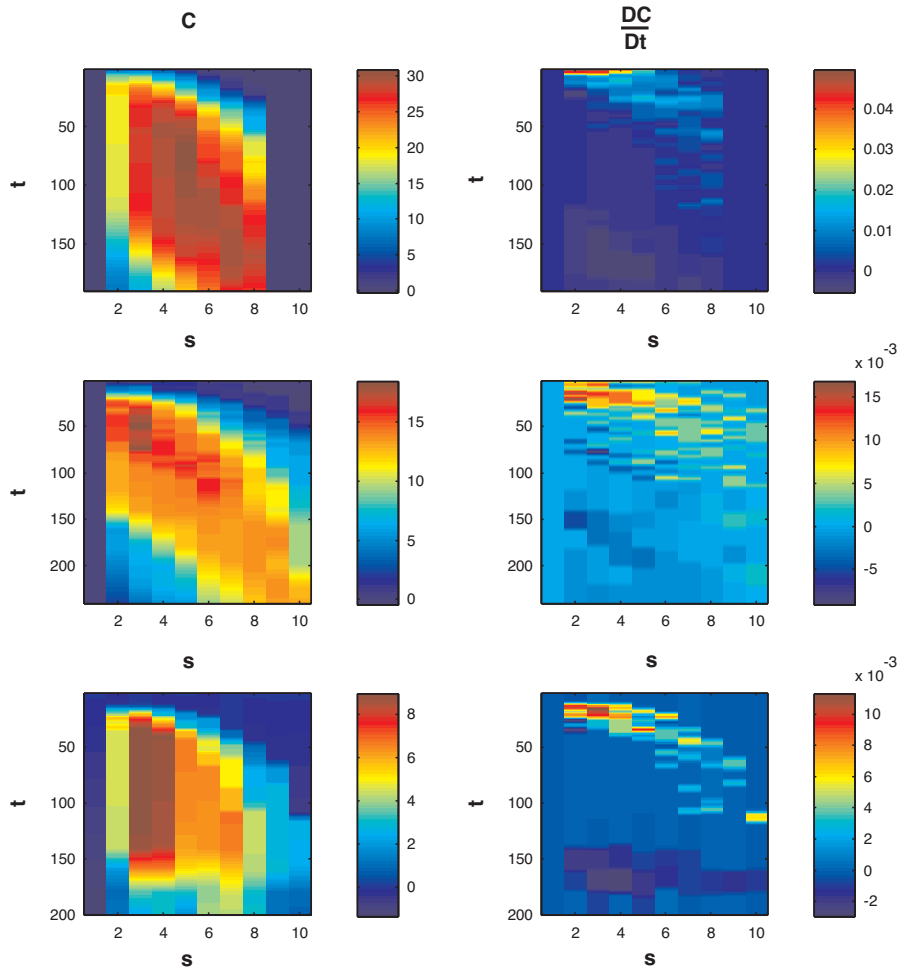

Figure *5.4* – *Courbure et variation de courbure de coléoptiles d'avoine, dont la partie apicale a été décapitée, lors du mouvement gravitropique induit par des temps de présentation de* 30 *minutes, de* 15 *et de* $7,5$ *(de haut en bas). La courbure se propage de l'apex vers la base puis une décourbure suit le même parcours de l'apex vers la base à une vitesse quasiment équivalente. Mesures recalculées à partir des graphiques de Dolk [1930].*

Nous pouvons tout de même dégager une première synthèse de ces données pour en faire sortir les éléments connus sur les organes aériens. L'apex n'a pas de rôle sur la forme finale, et aucune perception apicale de la gravité ne se propage vers la base. L'effet de la décapitation reste par contre mal apprécié. Si son rôle sur l'élongation ne semble pas se confirmer, les effets temporaires mesurés étant principalement dus aux blessures subies par la plante lors de la décapitation, l'influence sur le tropisme et la régulation du mouvement n'est pas tranchée puisque nous observons la même onde de décourbure, mais seulement retardée dans le temps.

Pour tenter d'améliorer notre vision, nous avons réalisé des cinématiques de redressement avec une grande précision spatiale et temporelle.

5.2 Mesure cinématique du redressement d'un coléoptile de blé

5.2.1 Protocole expérimental

Pour comprendre la manière dont l'élongation et le différentiel de croissance sont redistribués lors du redressement, nous avons réalisé des mesures cinématiques précises de la courbure et de l'élongation au cours du temps. Ces expériences fournissent un éclairage inédit sur la question du redressement des organes aériens ainsi que sur la question du rôle de l'apex. L'expérience s'est déroulée selon le même protocole que celui décrit au chapitre précédent. Des graines de blé, variété Récital, sont mises à tremper durant 6 heures. Puis ils sont collés sur des tubes de sorte que le coléoptile puisse sortir le plus directement verticalement. Le tube est rempli de coton et d'eau de manière à ce que la plante puisse s'alimenter en eau. Ces graines sont ensuite mises à germer durant 3-4 jours à $25°C$ dans le noir. Une fois que le coléoptile mesure $10 - 20mm$, il est recouvert d'une poudre fluorescente orange (pigments de peinture *Sennelier* 648*o* orange fluo), pour pouvoir suivre la croissance. Nous le positionnons ensuite face à un appareil photo (*Olympus* SP-460UZ) qui réalise des prises de vue toutes les 15 minutes. La lumière provient du flash filtré par un filtre vert (*LEE* 139 primary green). Deux séries de mesure sont menées en parallèle sur des coléoptiles penchés à 90° et d'autres laissés verticaux afin de comparer les effets du redressement sur la distribution de la croissance. La courbure et l'élongation sont ensuite calculées sur les images en utilisant le programme de Rod-Piv. A partir de ces mesures, nous avons alors accès à la variation de courbure (voir l'annexe C).

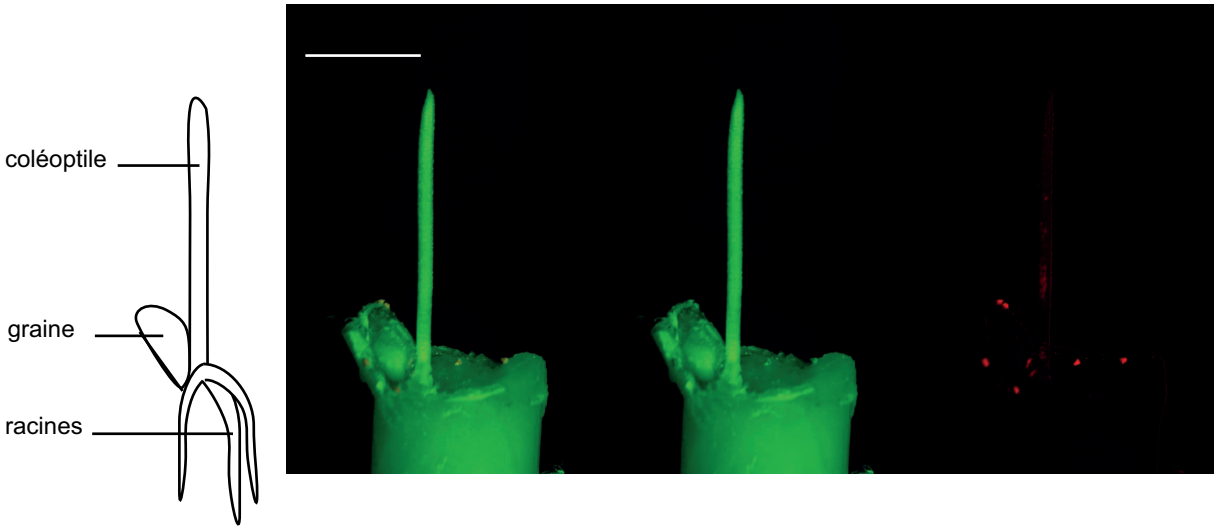

Figure *5.5* – *De gauche à droite, schéma de coléoptile, image d'un coléoptile au début de l'expérience, puis séparation des canaux vert et rouge. La barre blanche représente* 1*cm. Nous remarquons bien que le canal vert présente peu de différences avec l'image complète et que le canal rouge ne montre que le marqueur fluorescent le long du coléoptile. La graine est légèrement penchée et collée sur le tube de sorte que la graine ne gêne pas le développement du coléoptile. Ainsi le coléoptile peut pousser bien droit sans présenter de courbures. L'alimentation hydrique jusqu'à la graine est apportée par le tube rempli d'eau et de coton. Arrivé au stade de développement de l'image, les coléoptiles sont séparés en 2 lots, certains sont penchés à* 90° *tandis que d'autres sont laissés verticaux.*

5.2.2 Résultats

Les résultats typiques de deux individus différents, un non perturbé et l'autre penché par rapport à la verticale, sont représentés sur la figure 5.6. Nous pouvons voir que l'élongation moyenne est limitée à une zone près de l'apex comme nous nous y attendions (section 3.1.2). Cette longueur n'a pas l'air de dépendre de la direction de l'organe, $L_{zc} = 19.7 \pm 4.0mm$ pour les coléoptiles non perturbés et $L_{zc} = 19.3 \pm 3.0mm$ pour les penchés.

De même, la moyenne spatio-temporelle de l'élongation pour toutes les expériences (Figure 5.7) ne montre aucune différence significative entre les situations de redressement ou verticales. Donc l'élongation moyenne $\dot{E}$ est indépendante de l'orientation de l'organe.

A l'intérieur de cette zone de croissance, des oscillations temporelles apparaissent pour des valeurs de taux d'élongation entre $\dot{E} \sim 1.10^{-5}s^{-1} \sim 4.10^{-2}h^{-1}$ et $\dot{E} \sim 2.10^{-5}s^{-1} \sim 8.10^{-2}h^{-1}$. Ces oscillations ne sont pas modifiées par l'orientation vis-à-vis de la gravité, puisque la période est comparable $T_{\dot{E}} = 2.3 \pm 0.3h$ pour les coléoptiles non perturbés et $T_{\dot{E}} = 2.1 \pm 0.3h$ pour les penchés.

A partir de l'élongation et de la courbure nous avons calculé la dérivée matérielle de la courbure $\frac{DC}{Dt}$ (Figure 5.6). De même que pour l'élongation locale, des oscillations apparaissent entre des phases de courbure pour amener le coléoptile à la verticale, $\frac{DC}{Dt} > 0$, et des phases de décourbure où le coléoptile se redresse (se rectifie), $\frac{DC}{Dt} < 0$. Le motif spatio-temporel est similaire à celui observé sur l'élongation. De faibles oscillations apparaissent aussi dans le cas non perturbé, car de faibles courbures sont souvent présentes sur le coléoptile vertical. Mais l'amplitude de ce mouvement est beaucoup plus faible que dans le cas du redressement (Figure 5.7).

Pour le coléoptile penché, la variation de courbure démarre avec une grosse variation tout le long de la tige, durant les 3 premières heures. Puis nous voyons une importante variation de courbure dans l'autre sens. La base continue à se courber sauf à l'extérieur de la zone de croissance, $s > L_{zc}$, où il est important de noter qu'il n'y plus de variation de courbure. A la fin du mouvement de réorientation vers la verticale, l'amplitude des oscillations devient similaire à celle observée dans le cas non perturbé.

Les périodes mesurées pour ces oscillations de vitesse de variation de courbure sont aussi indépendantes de l'orientation par rapport à la gravité puisque $T_{D_tC} = 2.3 \pm 0.3h$ pour les coléoptiles non perturbés et $T_{D_tC} = 2.3 \pm 0.2h$ pour ceux penchés. Quand l'on regarde l'ensemble des coléoptiles on observe une corrélation linéaire très hautement significative entre périodes des oscillations de $\dot{E}$ et de D_tC (Figure 5.8). La pente de cette relation est même proche de 1 dans les deux cas ($0,85$ pour le cas penché et $0,96$ pour le cas vertical). Toutefois l'analyse statistique révèle que cette pente est significativement

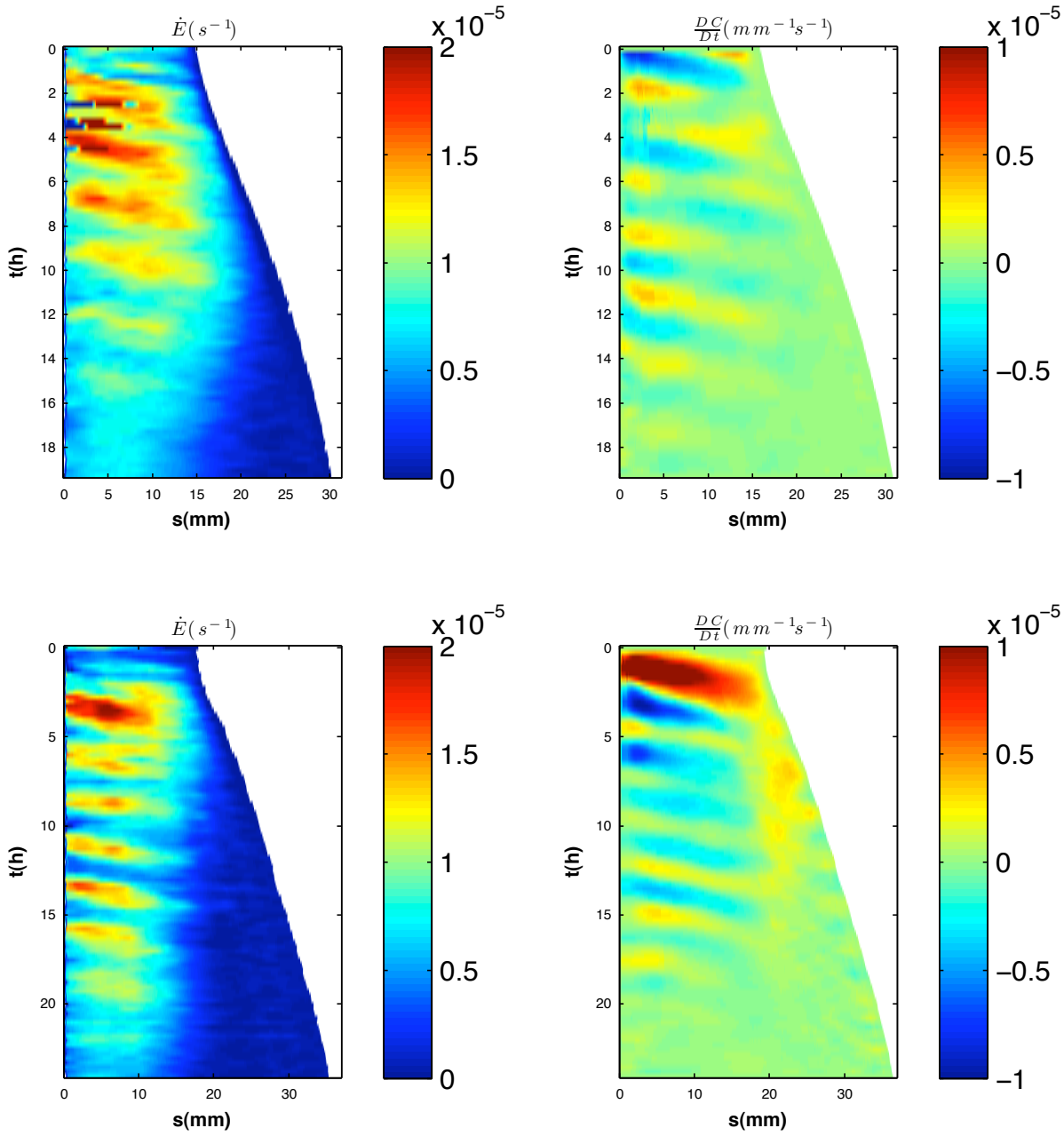

Figure *5.6* – *Elongation, à gauche, et variation de courbure, à droite, d'un coléoptile vertical, en haut, et penché à* 90°*, en bas.*

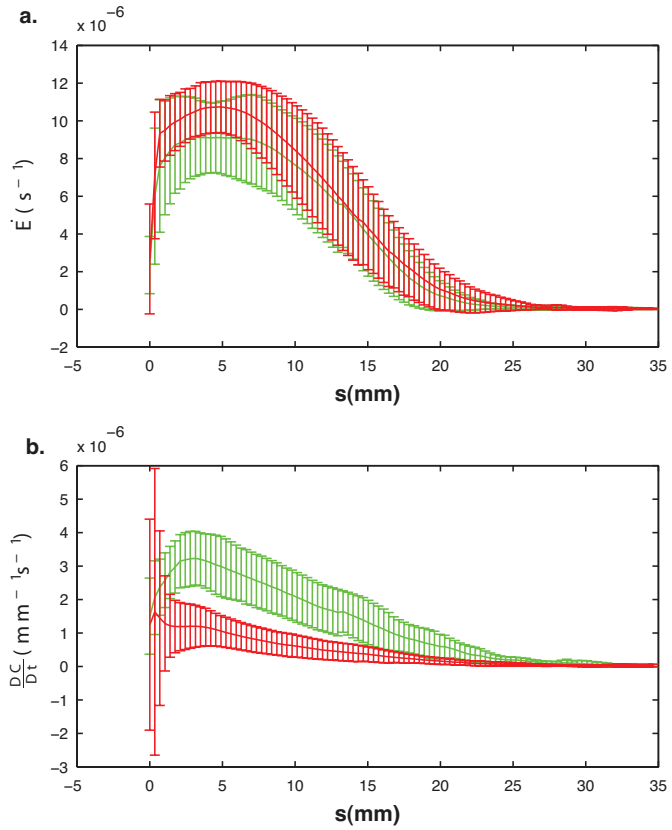

Figure *5.7* – *a) Moyenne spatio-temporelle de l'élongation $\dot{E}$ pour l'ensemble des expériences. Les valeurs sont significativement peu différentes. b) moyenne spatio-temporelle de la variation de courbure matérielle D_tC pour l'ensemble des expériences avec le même code couleur que ci-dessus. Rouge : coléoptiles non perturbés, Vert : coléoptiles penchés*

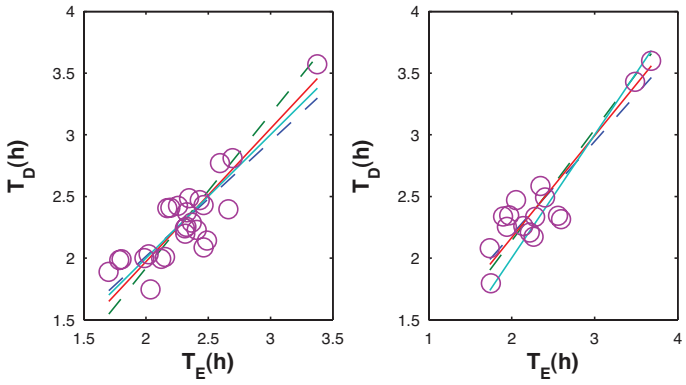

Figure *5.8* – *Ajustement orthogonal des périodes d'oscillation de l'élongation en abscisse et de la variation de courbure en ordonnée. A gauche pour les coléoptiles verticaux, à droite pour les penchés. Dans les deux cas, la corrélation est statistiquement très significative ($p-value$ de l'ordre de 10^{-9}) et les pentes des régressions orthogonales sont proches de 1 ($0,85$ pour les penchés, 0.96 pour les droits) . Pour les coléoptiles penchés toutefois la pente est significativement différente de 1 ($p-value = 0.015$) , alors qu'elle ne peut pas être distinguée de 1 pour les coléoptiles droits ($p-value = 0.35$)*

inférieure à 1 dans le cas penché, alors qu'elle ne l'est pas dans le cas droit — ces résultats de signification statistiques devraient toutefois être confirmés, car les effectifs dans les deux cas sont différents. Ce qui implique que le coléoptile tend à se courber lorsqu'il y a peu d'élongation et à se décourber lorsque l'élongation est plus grande. On peut donc se demander si l'inclinaison ne se traduirait pas par l'induction d'un couplage plus marqué entre les deux processus.

On observe par ailleurs que le maximum d'élongation se propage, les parties apicales s'allongent avant que les parties basales ne suivent. Une propagation similaire est observée sur la variation de courbure, les parties apicales se courbant — ou se décourbant — de même les premières. La vitesse de propagation est comparable dans toutes les expériences , $v_p = 12.6 \pm 4.4 mm.h^{-1}$ pour l'élongation et $v_p = 12.6 \pm 4.4 mm.h^{-1}$ pour la variation de courbure (Figure 5.9).

Au premier ordre nous voyons donc que les deux fréquences des deux processus covarient , et ce, de manière proche de la proportionnalité. De plus les propriétés propagatives semblent identiques. Pour essayer de mieux mieux comprendre ce couplage, on peut essayer d'analyser directement les corrélations des motifs spatio-temporels sur toute la zone de croissance et sur toute la durée du redressement (et prendre ainsi en compte à la fois les aspects spatiaux et temporels des deux signaux). Cette analyse est forcément plus bruitée (Figure 5.10) que les précédentes (aucun traitement du signal) . Mais on observe

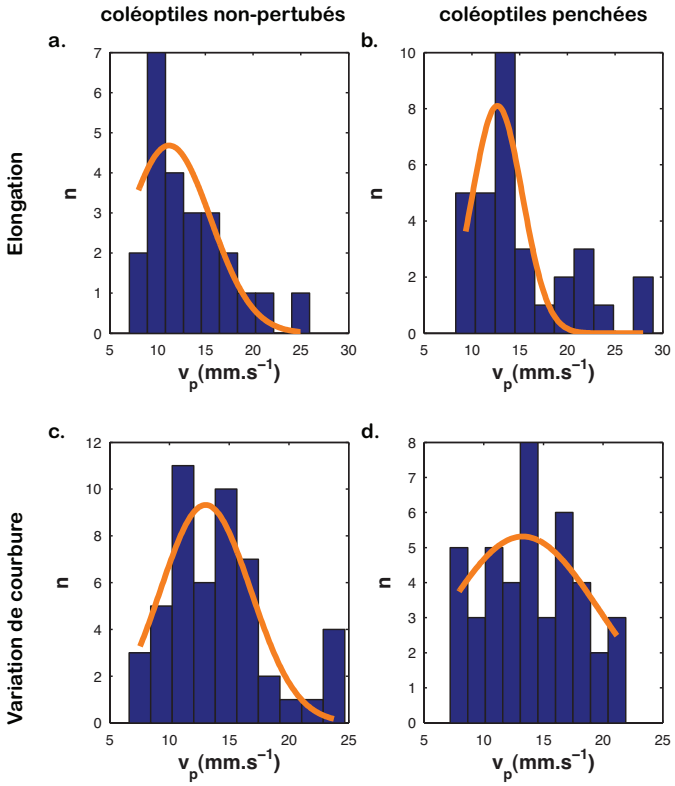

Figure *5.9* – *Histogramme des vitesses de propagation v_p mesuré pour l'élongation, en haut, et la variation de courbure, en bas, pour des coléoptiles non perturbés, à gauche, et des coléoptiles penchés, à droite. Les valeurs moyennes sont données par a.* $v_p = 11,2 \pm 4,3 mm.h^{-1}$, *b.* $v_p = 12,7 \pm 2,6 mm.h^{-1}$, *c.* $v_p = 13,0 \pm 3,7 mm.h^{-1}$ *et d.* $v_p = 12,6 \pm 6,0 mm.h^{-1}$

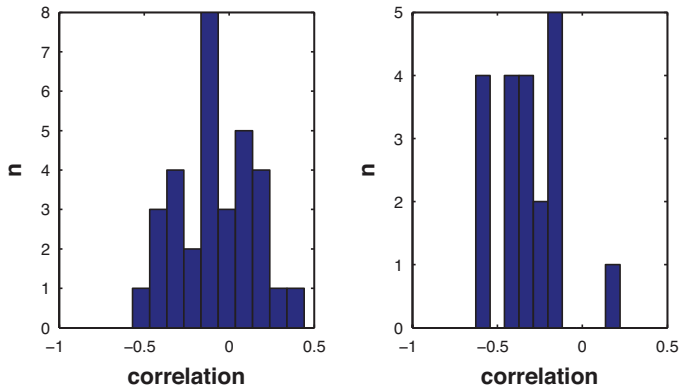

Figure *5.10* – *Corrélation des motifs d'élongation et de variation de courbure, à gauche pour les coléoptiles verticaux, à droite pour les penchés. Cette corrélation est faite directement à partir des images des champs (Figure 5.6) sur l'ensemble de l'expérience et sur une fenêtre spatiale limitée à la longueur initiale L_0 du coléoptile et ce sans aucun prétraitement. Nous notons une certaine dispersion des corrélations observées individu par individu. Toutefois dans le cas penché, les corrélations sont toujours négatives, à part un cas particulier.*

que lorsque les coléoptiles sont penchés, la corrélation globale devient plus nettement négative, ce qui traduit une opposition de phase spatiotempoprelle entre élongation et variation de courbure. Il semble donc que l'inclinaison enclenche un couplage plus fort entre vitesses d'élongation et redressement (mais ces données doivent être complétées)

5.3 Discussion de l'expérience

Les mesures cinématiques réalisées nous apportent un éclairage très riche sur la distribution de la croissance et de la variation de courbure à la fois spatialement, mais aussi au cours du temps. La présence d'un comportement oscillant nous permet ainsi de mieux comprendre les mécanismes internes du coléoptile. Ainsi l'alternance de phases d'élongation importantes avec des phases plus faibles, nous permet de voir la propagation des maximums d'élongation le long de la tige, de l'apex vers la base, et ce, tout au long de l'expérience. La présence de ce processus oscillant est ici très utile à l'analyse, sans ce dernier, seule la première vague aurait été visible, l'élongation aurait ensuite été constante en tous points. Du fait de variations de l'élongation, nous pouvons suivre les zones qui s'allongent le plus rapidement.

Cette propagation sur la croissance peut être reliée à la propagation d'une substance.

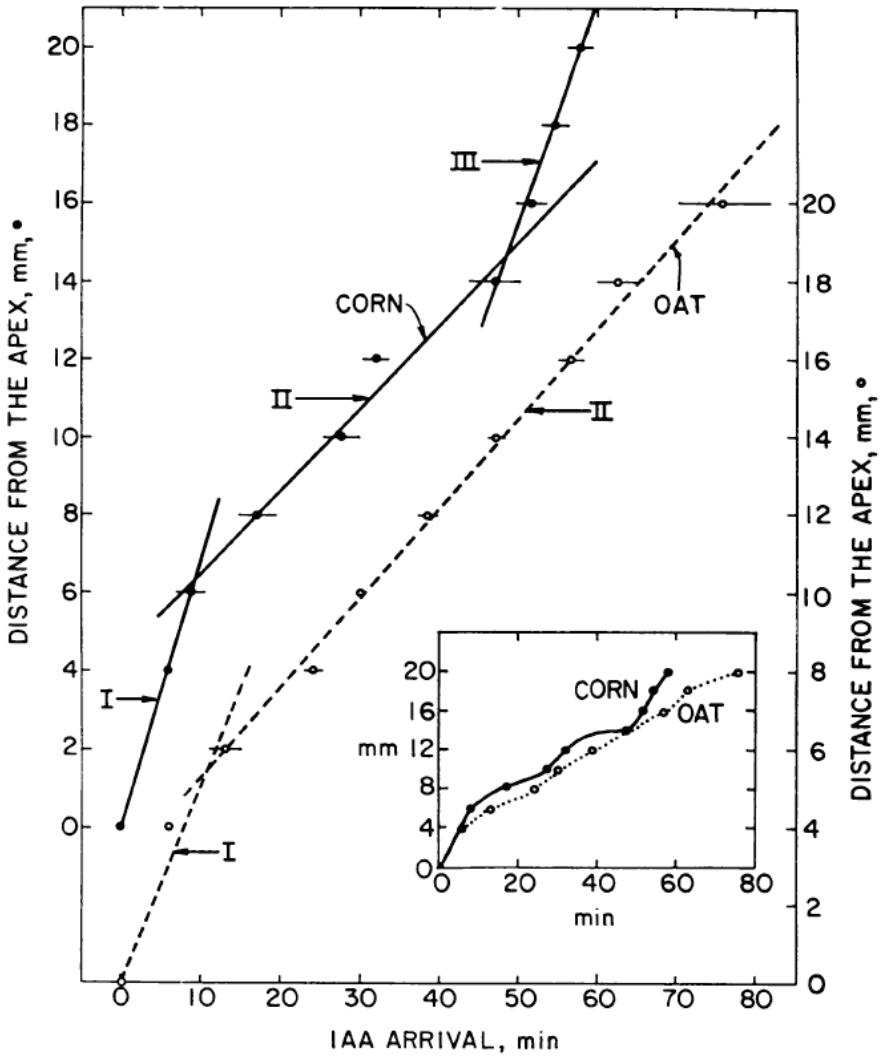

Figure *5.11* – *D'après Shen-Miller [1973]. Sur des coléoptiles d'avoine et de maïs, le parcours de l'auxine le long de la tige a été tracé. Un bloc d'Agar rempli d'auxine est posé sur le coléoptile. La concentration en auxine d'éléments de coléoptile est mesurée pour différents coléoptiles à différents instants. La position du maximum d'auxine est ainsi repérée et permet de récupérer le parcours de l'auxine lors de la diffusion de l'apex à la base. Les vélocités sont de l'ordre de* $13mm.h^{-1}$ *pour des coléoptiles de maïs et d'avoine.*

Du fait de ses caractéristiques biologiques, action sur la croissance et transport basipétal, l'auxine semble être un bon candidat. Effectivement la vitesse de propagation observée dans nos expérimentations de cinématique, environ $13mm.h^{-1}$, est équivalente à ce qui peut se trouver dans la littérature (Figure 5.11). Shen-Miller [1973] a réalisé des expériences sur coléoptiles décapités où l'apex est remplacé par un bloc de garose rempli d'auxine. Le transport de l'auxine est ensuite suivi par découpage et broyage de nombreux échantillons. La position du maximum est ainsi repérée, ce qui permet d'avoir une estimation du temps de transport. L'auxine est donc un bon candidat, mais si le transport polarisé de cette dernière est bien connu, sa pulsation rythmique sur quelques heures ne semble pas avoir été décrite et reste inexpliquée dans la littérature. Des pulsations ont bien été observés, mais sur des échelles de temps bien plus courtes, de l'ordre de $20 - 30$ minutes (Shen-Miller [1973]).

Nous observons aussi une interaction non triviale entre élongation et variation de courbure. La relation géométrique de la croissance différentielle (Equation 5.1) nous indique que, contrairement à une intuition répandue, si le différentiel de croissance Δ est indépendant de l'élongation $\dot{E}$, l'élongation ne module que l'amplitude de la variation de courbure. Or il apparaît clairement ici que non seulement l'amplitude de l'élongation joue un rôle dans la détermination du signe du différentiel de croissance, mais qu'elle se déroule dans le sens intuitif : une grande croissance induisant une décourbure.

Lorsque la croissance est minimale, $\frac{DC}{Dt} > 0$ le coléoptile se courbe. Par contre lorsque l'élongation est maximale, la tendance s'inverse, $\frac{DC}{Dt} < 0$, le coléoptile tend à redevenir droit dans la zone de croissance. Il est possible que cette tendance soit "trop" marquée et que la courbure locale devienne négative $C < 0$.

Par contre, la présence d'oscillations sur la croissance n'est pas complètement neuve. Baskin [2006] donne un bon aperçu des raisons pour lesquelles nous pourrions attendre des oscillations ultradiennes[1] de la croissance (Figure 5.12). Lors de la croissance, différentes étapes ont lieu : élongation, relaxation des contraintes ou maintien du flux hydrique. Ces phases de croissance peuvent intervenir à des rythmes différents. Du fait que les cellules poussent de manière synchrone, des oscillations devraient donc apparaître. Les seuls exemples d'oscillation de croissance synchronisés connus à l'heure actuelle impliquent la circumnutation. Des oscillations de croissance, de période d'environ 2 heures, interviennent sur chaque face d'un hypocotyle de tournesol. Ces deux faces sont déphasées de 180° ce qui entraîne la nutation de la tige (Baskin [1986], Berg and Peacock [1992]). Baskin conclut néanmoins sur l'existence d'oscillations de croissance globales indépendamment de la nutation. Toutefois, des oscillations ont été mesurées sur l'allongement total d'inflo-

1. dont la période est plus courte que la journée

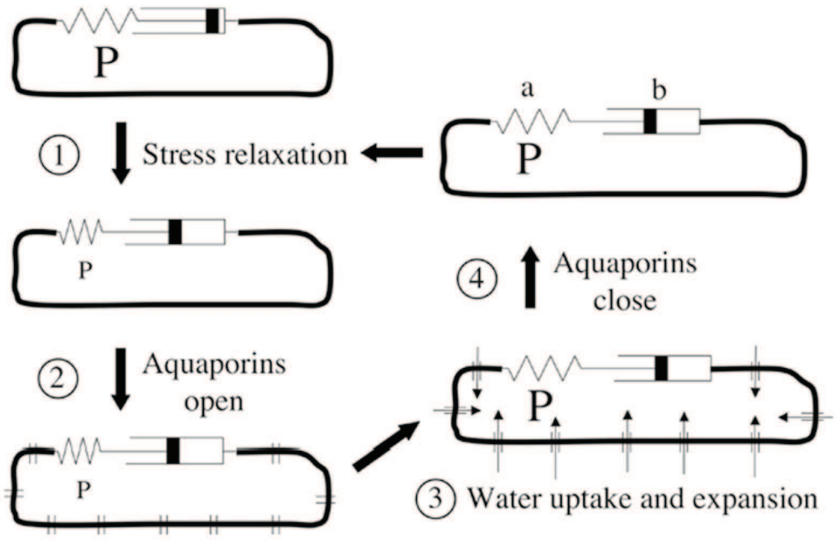

Figure *5.12* – *Modèle hypothétique de croissance pouvant donner des oscillations, d'après Baskin [2006]. La cellule agit comme un matériau viscoélastique. D'abord, la pression de turgescence pousse la cellule, de manière élastique. 1. Ensuite, la contrainte élastique est dissipée par la viscosité, mais la pression de turgescence a diminué dans la cellule. 2. Les aquaporines s'ouvrent pour permettre d'augmenter la pression de turgescence. 3. La pression de turgescence est restaurée à sa valeur antérieure. 4. Les aquaporines sont fermés et le cycle recommence. Suivant les temps caractéristiques de chaque étape des oscillations de croissance peuvent donc apparaître.*

rescence d'Arabidopsis, entre 20 et 70 minutes, ou sur un coléoptile de maïs, entre 60 et 270 minutes. Malgré le fait que ces temps caractéristiques soient proches de ce que nous trouvons, l'absence de cinématique rend encore difficile leur analyse. Dans notre cas, bien qu'il y ait un déphasage entre chaque face, dû au couplage entre élongation et variation de courbure, nous pouvons observer le premier exemple clair d'oscillation de la vitesse d'élongation des éléments matériels de la tige, en accord avec les prédictions du modèle de Baskin.

Le modèle qualitatif et hypothétique de Baskin (Figure 5.12) fournit un début d'explication sur le couplage courbure-élongation. Du fait de l'accroissement différentiel et de la relaxation, les possibilités de courbure ne seraient alors pas les mêmes dans chaque phase sur chaque face, suivant la variation de croissance subie.

5.4 Deux scénarii hypothétiques

A partir, des connaissances développées dans ce chapitre, nous allons maintenant aborder deux scénarii hypothétiques. L'influence due à l'apex y sera plus ou moins explicite. Nous ne prétendons pas ici à l'exhaustivité des mécanismes, mais nous proposons d'explorer les questions les plus évidentes ou qui semblent les plus pertinentes.

Tout d'abord, nous testerons l'influence de caractères dépendant de la position spatiale des éléments le long de la tige. Nous considérerons le cas où au fur et à mesure que les cellules vont s'éloigner de l'apex, différentes propriétés vont se modifier. Leur rhéologie va changer, mais leurs sensibilités perceptives vont aussi se modifier.

Ensuite, nous analyserons l'influence de propagation de l'apex à la base. Ce qui nous amènera à tirer des hypothèses sur les mécanismes perceptifs qui permettent de réguler le mouvement.

Pour des raisons d'abord de simplicité, nous nous limiterons à l'étude du cas sans croissance. L'ajout de la croissance jouerait ici aussi un rôle déstabilisant qui limiterait les solutions disponibles de sorte à les amener les plus proches possible des cas sans croissance, comme au chapitre 3.

5.4.1 Les différences de sensibilité spatiales

A l'intérieur de la zone de mouvement effectif, il est possible que la sensibilité de la tige évolue au cours du temps et donc en même temps que les cellules s'éloignent de l'apex. Différentes causes peuvent ainsi postulées, de la propagation d'une substance apicale qui modifie les propriétés suivant la distance à l'apex ou une maturation différente des tissus (Moulia and Fournier [2009]). Dans tous les cas, la sensibilité peut être modifiée au cours

du temps. Nous repartons de l'équation gravipropriocceptive générale (Equation 2.23), et dans notre modèle de redressement gravipropriocceoptif, les coefficients β et γ deviendront $\beta f(s)$ et $\gamma g(s)$, où $f(s)$ et $g(s)$ sont des fonctions uniquement dépendantes de la distance à l'apex.

$$\frac{\partial C(s,t)}{\partial t} = -\beta f(s) A(s,t) - \gamma g(s) C(s,t) \tag{5.2}$$

Devant l'étendue des distributions spatiales possibles, nous supposons la sensibilité être maximale à l'apex et décroissante vers la base. Ce qui est supporté par les mesures de la figure 5.7, où l'élongation et la variation de courbure diminuent continûment de l'apex à la base. Nous avons donc fait le choix de nous focaliser sur des distributions en loi de puissance, car ces dernières permettent de générer de nombreux profils de sensibilité avec peu de paramètres (Figure 5.13). Les fonctions f et g seront donc du type

$$f(s) = \left(\frac{L-s}{L}\right)^m \qquad g(s) = \left(\frac{L-s}{L}\right)^n \tag{5.3}$$

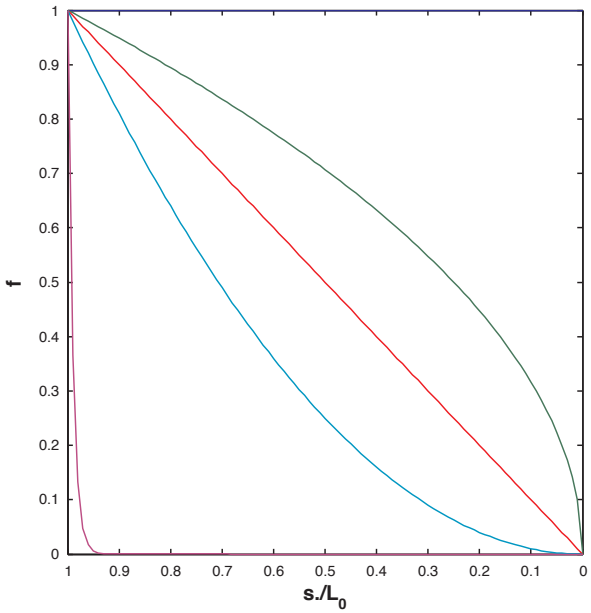

Figure *5.13* – $f(s) = (1-s)^m$ *pour différentes valeurs de* m. $m < 1$, $m = 1$ *et* $m > 1$ *pour les courbes respectivement verte, rouge et bleue. Lorsque* $m >> 1$ *la fonction vaut* 0 *presque partout, courbe violette, inversement lorsque* $m << 1$ *elle vaut* 1 *presque partout.*

L'équation 5.2 admet une solution d'équilibre non triviale, $A \neq 0$, de sorte que

$$A = A_0 e^{-\frac{\beta L}{\gamma}\left(\frac{L-s}{L}\right)^{m-n+1}} \frac{1}{m-n+1} \tag{5.4}$$

Si $m-n+1 < 0$, l'orientation à la base, $s = L$, diverge et la solution sera inaccessible pour le système. Une condition pour obtenir une solution est donc que $m > n-1$, ce qui contraint l'espace des distributions acceptables. Cela signifie que la distribution de la proprioception doit s'évanouir plus vite que la distribution de la graviception. Nous pouvons définir une longueur caractéristique de convergence qui sera alors défini par

$$L_c = L\left(\frac{\gamma(m-n+1)}{\beta L}\right)^{1/(m-n+1)} \tag{5.5}$$

Ce qui nous permet de redéfinir un nombre sans dimension

$$B_l = \frac{L}{L_c} = \left(\frac{\beta L}{\gamma(m-n+1)}\right)^{1/(m-n+1)} \tag{5.6}$$

Pour une même longueur caractéristique, il est ainsi possible d'obtenir différentes formes suivant les distributions relatives des fonctions proprioceptive et du graviceptive (Figure 5.14). Le calcul des temps caractéristiques va nous permettre maintenant de comprendre l'influence des distributions sur le mouvement. En suivant un raisonnement équivalent à celui mené à la section 2.5. Le temps pour amener l'apex à la verticale est défini par

$$T_v = \frac{m+1}{\beta L} \tag{5.7}$$

et le temps de convergence de l'apex reste défini comme

$$T_c = \frac{1}{\gamma} \tag{5.8}$$

Ce qui nous donne le nombre B_t

$$B_t = \frac{T_c}{T_v} = \frac{\beta L}{\gamma(m+1)} = B_l^{m-n+1}\frac{m-n+1}{m+1} \tag{5.9}$$

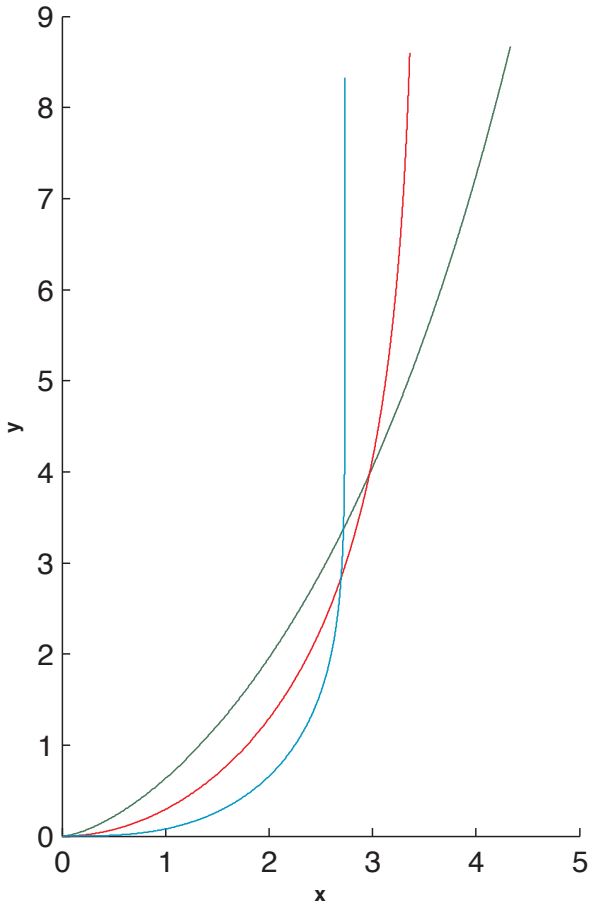

Figure *5.14* – *Suivant les valeurs respectives de m et n les distributions de courbure ne seront pas les mêmes donnant des formes différentes (différence d'orientation apicale par exemple) mais pour des longueurs caractéristiques équivalentes. Ici* $B_l = 4$.

Ainsi dans le cas de sensibilités non homogènes spatialement, il peut exister un décalage entre forme et mouvement. Ainsi pour amener la plus grande partie de la tige à la verticale, il faudra que B_l soit grand, mais nous pouvons construire en même temps B_t pour qu'il soit faible et restreigne l'amplitude des mouvements. Comme nous pouvons le voir, si nous considérons B_l fixé, il est possible de diminuer B_t soit en prenant $m = n > 0$ soit en prenant $m - n + 1 < 1$. Pour illustrer ce point nous étudierons le cas $B_l = 4$, dont le mode attendu est le mode 2 (Figure 4.7).

Nous commencerons par le cas particulier $m = n$, en posant $m = n = 3$ alors $B_t = 1$. L'équation 5.2 peut alors se réécrire

$$\frac{\partial C(s,t)}{\partial t} = s^m \left(-\beta A(s,t) - \gamma C(s,t)\right) \tag{5.10}$$

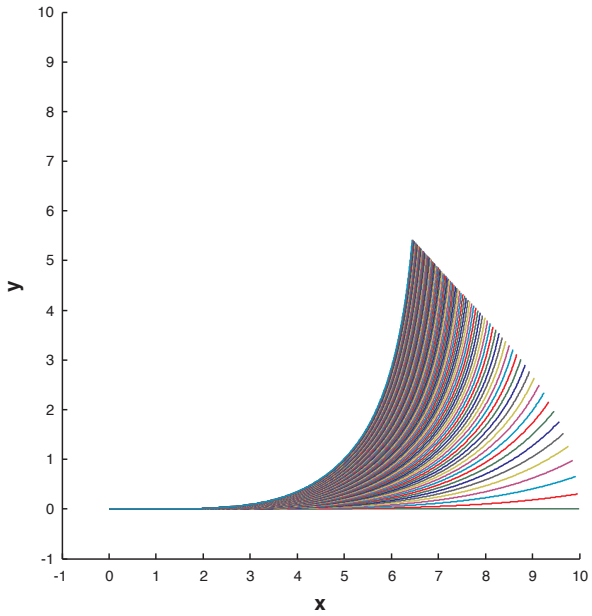

Figure *5.15* – *Redressement d'une tige pour $m = n = 3$. dans ce cas la tige ne dépasse jamais la verticale*

Dans ce cas, la distribution joue sur la dynamique, mais l'équilibre entre graviception et proprioception est le même que lorsque $m = 0$, et ce, en tout point de la tige. Le mouvement observé n'est par contre pas équivalent au mode 2 comme nous pouvons le voir sur la figure 5.15. Dans ce cas, il est possible de ne jamais dépasser la verticale et de se ramener à un mode 0. Malheureusement le temps de convergence à la base explose et il faut attendre un temps très long avant que la solution d'équilibre ne soit atteinte.

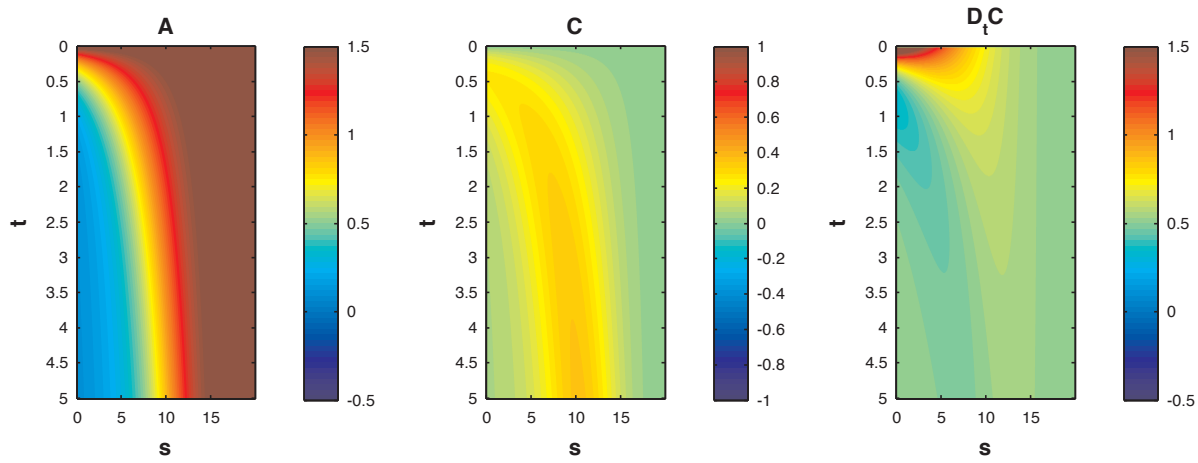

Figure *5.16* – *Redressement d'une tige pour $m = n = 3$. La zone courbée se déplace de l'apex vers la base, mais la vitesse de propagation diminue avec le temps.*

La cinématique de courbure de ce modèle (Figure 5.16) révèle la propagation de la courbure depuis l'apex et ce bien qu'aucun terme propagatif n'ait été introduit dans l'équation. Cette propagation n'est ici dû qu'aux différences de temps caractéristique le long de la tige. En effet, les parties apicales peuvent répondre beaucoup plus vite que les parties basales et donc lorsque la partie apicale est verticale, la courbure basale n'est toujours pas visible. Plus le temps avance, plus les parties basales seront courbées, mais les parties apicales répondront assez vite pour corriger ces effets et rester verticales.

Nous allons maintenant nous intéresser au cas où $m - n + 1 < 1$ en posant $m = 0$ et $n = 0,4$ alors $m - n + 1 = 0,6$. Ce dernier cas converge toujours, car $m - n + 1 > 0$. dans ce cas $B_t = 1,3$.

Nous remarquons que la tige converge sans jamais dépasser la verticale. De plus, la verticale n'est jamais atteinte (Figure 5.17).

Par contre du fait de la faible décroissance de la distribution de la proprioception, la convergence se fait dans un temps raisonnable. Il est donc possible de restreindre le mouvement tout en conservant une forme convergeant vers la verticale.

5.4.2 L'influence de la propagation

Notre explorons maintenant l'influence de la propagation de signaux apicaux sur le mouvement. La propagation d'un signal perceptif d'orientation apicale a été discutée dans la section 5.1, où nous avons conclu à son absence. Par contre, l'expérience sur les coléoptiles (section 5.2) nous a montré que des informations motrices, l'élongation et la

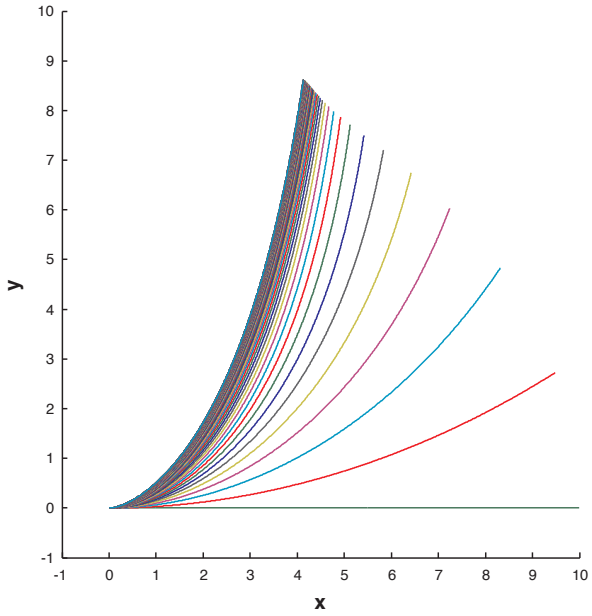

Figure *5.17* – *Redressement d'une tige pour $m - n + 1 = 0,6$. La tige n'atteint pas la verticale.*

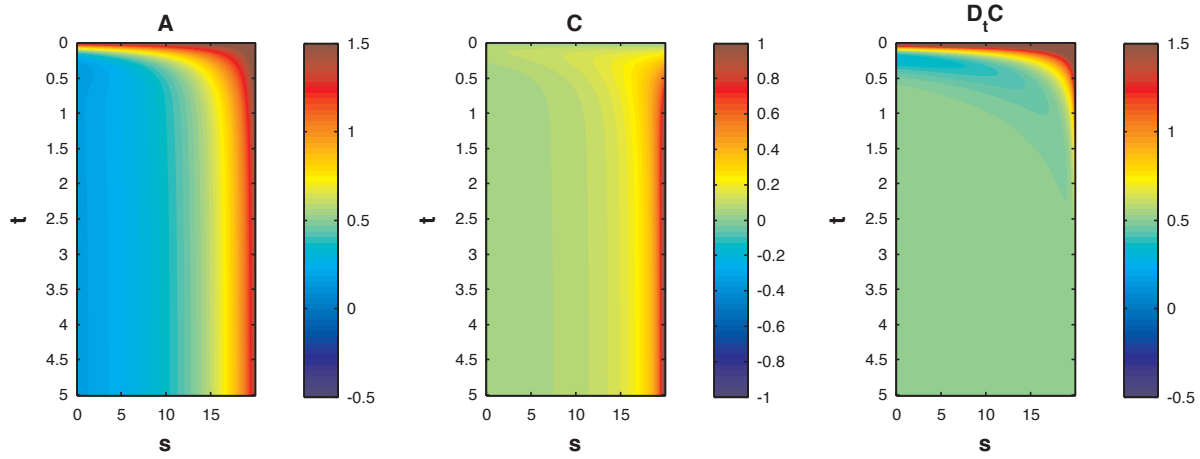

Figure *5.18* – *Redressement d'une tige pour $m - n + 1 = 0,6$. La cinématique est ici très proche de celle décrite dans la section A.2. La tige commence à se courber sur toute sa longueur, puis la partie apicale se décourbe tandis que la courbure se concentre à la base.*

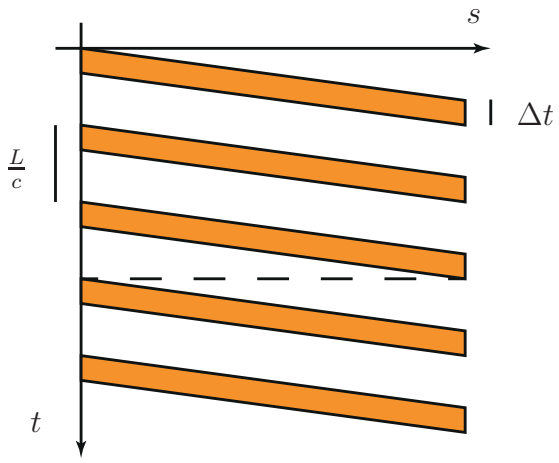

Figure *5.19* – *Propagation d'un signal de l'apex à la base (en orange). Ce signal se déplace de l'apex à la base à la vitesse c, le pulse dure un temps Δt.*

variation de courbure, peuvent se propager de l'apex à la base. L'influence d'une telle propagation basipétale n'est pas triviale, pour comprendre son rôle sur le mouvement nous allons considérer un signal se propageant le long de la tige de l'apex à la base. Nous considérons qu'un élément de la tige n'est capable de se mouvoir que lorsque le signal est présent en ce point (Figure 5.19). Chaque impulsion dure un temps Δt et se déplace avec une vitesse c le long de la tige. Pour simplifier et bien faire ressortir l'effet de la propagation nous considérons que la période entre deux impulsions est $\frac{L}{c}$ de sorte que chaque nouvelle bande de signal parte quand la précédente atteint la base.

L'apex va ainsi se redresser le premier puis les parties les plus basales suivront. Mais l'influence de la courbure sur l'orientation est une information qui circule dans l'autre sens. La courbure apicale n'ayant aucune influence sur l'orientation basale, la courbure à la base va se dérouler indépendamment. Au moment où la deuxième vague partira, l'apex va se mouvoir, mais toute la tige aura bougé. Dans le cas où le temps Δt est faible, la situation est équivalente au cas sans propagation, la propagation d'effets moteurs depuis l'apex n'a aucune incidence sur le mouvement. Par contre dans le cas où Δt est grand, l'apex pourra faire des mouvements spatiaux amples, voire atteindre la verticale, avant que la base ne bouge. Lorsque la base commencera à se mouvoir, l'apex peut donc être amené très rapidement à dépasser la verticale. L'effet de la propagation aura donc un effet déstabilisant sur le mouvement et les oscillations.

En fait cette propagation ne peut avoir un effet stabilisant que si elle est accompagnée de modifications locales d'état. Si comme décrit sur la figure 5.12, les cellules traversent différents états mécaniques et biologiques au cours de leur croissance, lors de la croissance

différentielle, les cellules de la face concave qui se seront beaucoup allongées vont se retrouver dans un état différent de celles de la face convexe qui se seront moins allongées. Couplé à des phases d'élongation fortes et faibles les capacités d'élongation différentielle vont se retrouver modifiées suivant la croissance qu'elles ont subie précédemment. Si nous reprenons le modèle de croissance de Baskin (Figure 5.12), nous voyons que des phases d'élongation doivent s'alterner avec des phases durant lesquels les aquaporines sont ouvertes pour permettre de maintenir le flux hydrique. Si l'élongation est bien plus importante dans la partie convexe de l'organe lors d'une phase de grande élongation, lors de la phase de faible élongation, elle pourra être dans un état différent que la phase concave qui a subi une plus faible élongation, maintien du flux hydrique par exemple. Le différentiel de croissance ne pourra alors plus être maintenu et la partie concave aura une élongation plus grande que la partie convexe, la tige va décourber.

Mais ce que nous voyons, c'est que, du fait de l'interaction longue portée de la courbure sur l'orientation dans un seul sens — de la base vers l'apex — , une propagation dans le sens basipétal n'a aucune influence sur le mouvement global. Pour permettre une modification du mouvement et donc une régulation active du mouvement et de la posture, des informations qui partiraient de la base permettraient au contraire à la tige de mieux connaître l'état basal et d'anticiper les mouvements futurs de la base, ce qui permettrait la régulation du mouvement apical.

Une telle propagation d'informations vers l'apex a été démontrée par Coutand and Moulia [2000] sur une tige de plant de tomates, puis sur d'autres espèces (Moulia et al. [2010]). La partie basale de la tige, qui est sortie de la zone de croissance, est fléchie mécaniquement tandis que l'élongation totale est mesurée. Un arrêt de la croissance est mesuré durant un temps proportionnel à la déformation totale subie dans la partie basale. La plante a intégré l'information de la déformation et a pu répondre en conséquence (Moulia et al. [2010]).

Par contre dans ces travaux la déformation est quasi instantanée, à l'échelle du système quelques minutes, et il n'est pas possible de discriminer si la plante a senti la déformation ou la variation de déformation. Ce signal permettrait néanmoins à la tige de récupérer des informations sur le déplacement induit par la base et de modérer sa réaction en conséquence. Dans le cas du blé, nous pourrions imaginer que la vitesse d'élongation entraîne une dilution de l'information qui rend la tige apte à répondre à des stimulus différents suivant son état d'élongation.

5.5 Conclusions

Dans ce dernier chapitre nous avons tenté d'éclaircir les effets permettant d'expliquer le décalage observé entre l'expérience et le modèle sur la relation entre formes et mouvements. En cherchant un rôle potentiel pour l'apex, l'analyse critique de la littérature nous a permis de restreindre son influence. L'inexistence d'une perception apicale qui se propagerait vers les parties basales de la tige est bien confirmée. Le rôle de l'apex sur l'élongation semble être mineur, l'effet principal de la décapitation résultant de la blessure engendrée. Mais la réinterprétation des expériences de Dolk [1930] sur le tropisme indiquerait une modification de la régulation lors de la décapitation.

Nos expériences sur le blé ont permis de mettre en évidence, l'existence par contre d'une propagation de l'apex vers la base des mécanismes d'élongation grâce à la présence d'oscillations. De plus, l'orientation de la variation de courbure est directement corrélée au motif d'élongation. Ce qui laisse penser que les effets de signaux propagatifs depuis l'apex ne joue un rôle qu'en permettant aux différentes zones de la tige d'accéder à des états, mécaniques ou de perception, différents au cours du redressement.

Les modèles ont d'ailleurs démontré l'inefficacité d'une simple propagation basipétale ce qui tendrait à confirmer l'hypothèse précédente sur le rôle de la modification de propriétés des éléments le long de la tige. D'autant plus que, comme nous l'avons vu, la modification spatiale des éléments de la tige, permet d'obtenir une convergence vers la verticale tout en restreignant le caractère dramatique des mouvements, le nombre de fois que la tige qu'elle dépasse la verticale.

Tous ces résultats confirment la non-influence de l'apex comme centre régulateur du mouvement tropique. Ces résultats préliminaires devant être maintenant complétés à partir de mesures rhéologiques et mécaniques le long de la tige. La compréhension du couplage entre élongation et variation de courbure permettra alors de mieux comprendre les mécanismes impliqués dans le mouvement.

Chapitre 6

Conclusions et perspectives

A partir de méthodes héritées de la physique moderne — à la fois théorique, la modélisation des systèmes complexes, et expérimentale, comme la PIV — nous espérons avoir donné un regard neuf sur une thématique déjà ancienne. Pour finir, nous synthétiserons les principaux résultats de cette thèse, et dégagerons à la fois les axes de recherche qui permettraient de compléter notre travail et ceux qui bénéficieraient de l'approche développée.

Des mesures de cinématique de courbure, nous avons pu apprécier la généricité des mouvements gravitropiques. Une plante soumise à une perturbation par rapport à la verticalité va d'abord se courber sur toute sa longueur. Puis à mesure que les éléments de la tige atteignent la verticale, les parties apicales se décourbent tandis que la courbure vient se concentrer à la base. Ce comportement universel se décline pourtant en des mouvements qualitativement différents, en effet des plantes accédaient à la verticale sans la dépasser tandis que d'autres exhibaient des formes oscillantes très marquées, en S ou en C. Ceci laissait penser à différents niveaux de régulation lors du redressement, résultant par exemple d'une variabilité interspécifique des modes de régulation.

Notre première tache a été d'essayer de proposer un modèle générique de la régulation de la dynamique du redressement des organes aériens en essayant de rendre compte de ce comportement universel, et de la diversité qualitative des transitoires. Ce modèle ayant vocation à s'appliquer à une large variété d'espèces et de dimension des individus.

Pour construire un modèle général du redressement gravitropique, nous sommes partis d'un jeu d'hypothèses très simples et peu contraignantes. Chaque plante présente des caractères propres, il faut donc être sûr que les éléments pris en compte s'appliquent à tous les végétaux. La tige est considérée à symétrie axiale et constituée d'un matériau homogène tout le long de la tige. Le moteur du mouvement, la variation de courbure, agit à un niveau local en réponse à une perception locale. Les seuls éléments qui peuvent être perçus ne sont alors que l'orientation locale par rapport à la gravité, A, et la déformation locale, la courbure C, ou compositions de ces deux éléments. Au second ordre le modèle général du gravitropisme va s'écrire

$$\frac{\partial C}{\partial s} = -\beta A - \gamma C \tag{6.1}$$

qui ne dépend que deux termes. Un terme graviceptif βA, qui dépend de l'orientation par rapport à la verticale et tend à amener la tige vers la verticale, et d'un terme proprioceptif γC, qui dépend de la déformation locale et tend à redresser la tige. Ce modèle général nous a permis de mettre en évidence les éléments minimaux pour pouvoir rendre compte des caractères universaux de la cinématique de redressement, et de sa diversité. La combinaison d'une perception de son orientation locale dans le champ de gravité, la graviception qui lui permet de s'orienter vers la verticale, et d'une perception de sa propre déformation, la proprioception, qui permet de dissiper la courbure est ainsi nécessaire et suffisante pour permettre à la tige de réguler sa position dans l'espace. La forme finale observée résulte alors d'un équilibre entre ces deux perceptions contradictoires.

Ce concept de solution d'équilibre est central dans la construction du modèle. Un modèle ne prenant en compte que l'orientation locale ne permet pas de reproduire les comportements observés, car la tige ne peut jamais converger et des oscillations statiques et dynamiques apparaissent. Ceci appuie le poids de la proprioception dans le gravitropisme et confirme le caractère minimal du modèle que nous avons mis en place, un modèle à un paramètre ne permettant pas de reproduire les dynamiques observées.

Le rôle du mécanisme moteur du redressement, l'élongation, fixe les temps caractéristiques du système. Mais de par son rôle déstabilisant sur le mouvement, les valeurs de paramètre permettant la fonction de redressement vont être restreintes à une gamme assurant la minimisation des effets de courbure passive due à l'élongation. Le modèle est alors quasiment équivalent au cas sans croissance.

Il est de plus possible de définir un nombre sans dimension

$$B = \frac{\beta L_{eff}}{\gamma} \tag{6.2}$$

rapport adimensionné de la longueur effective de l'organe entre la graviception β et la proprioception γ, qui définit à la fois la forme finale et la dynamique de redressement. En s'affranchissant des problèmes dimensionnels, ce nombre permet la comparaison entre des espèces et des organes dont les temps et longueurs caractéristiques peuvent être très différents. Il est ainsi possible de comparer un tronc de peuplier de 2 mètres, dont le temps de redressement est de l'ordre du mois, avec un coléoptile de blé de 2 centimètres qui se redresse dans la journée. Des expériences spécifiques, conçues grâce au modèle théorique,

et balayant des organes divers et une dizaine d'espèces différentes, largement distribuées sur l'arbre phylogénétique des angiospermes, nous ont permis de rendre compte de la pertinence du modèle de notre modèle générique. Ainsi pour réguler sa position et son mouvement, le seul réglage du rapport entre la graviception et la proprioception est déjà suffisant.

Mais nous avons aussi vu les limites de notre modélisation ; ainsi la régulation du mouvement nous est apparue meilleure que celle prévue par le modèle gravipriorioceptif, on observe beaucoup moins de formes en C ou en S que prévu, les tiges atteignant la verticale de manière douce[1]. Plusieurs hypothèses peuvent alors être avancées, mais beaucoup de ces comportements semblent propres à chaque espèce, voire à chaque organe individuel. Nous avons été amenés à regrouper ces phénomènes en fonction du rôle de l'apex. L'apex distribuant l'auxine, il joue un rôle important dans le développement. Mais ce rôle reste mal défini et le travail de cette thèse aura surtout permis de restreindre l'action que nous pouvions en attendre.

Le modèle générique que nous avons proposé est très simple, mais surtout il est très robuste. Tout organe à symétrie axiale répondant à une perception de la gravité et à sa propre déformation est ainsi capable de redresser son axe principal et d'explorer les hauteurs pour gagner de la lumière. Du point de vue évolutif, les mouvements que peuvent réaliser les plantes pour atteindre la verticale sont donc peu nombreux. Pour améliorer la régulation de son mouvement, la tige possède peu de degrés de liberté. La modification de la longueur de croissance, des modifications dans la sensibilité ou de redistribution des flux vont ainsi modifier le mouvement observé, mais aussi la forme finale. Pour comprendre le mouvement, il importe donc de connaître chacun de ces termes. Nous possédons donc maintenant une description phénotypique sur les éléments pertinents du système et leur rôle sur le mouvement. Ceci est donc un bon outil pour comprendre l'influence de mutations ciblées. Une mutation particulière affectant simplement la taille de la zone de croissance, changerait le mouvement d'une plante alors même que tous les autres paramètres resteraient inchangés. La réponse élémentaire — au sens de chaque élément matériel, un segment élémentaire incluant fonction perceptive et motrice — gravitropique resterait inchangé localement, mais une description phénotypique classique pourrait laisser penser à un effet sur la graviception, ce que notre description permet de discriminer.

De plus à l'échelle du développement de la plante, et plus particulièrement des arbres, la longueur effective peut augmenter, ou diminuer. Par exemple dans le cas de la croissance secondaire, la longueur de la zone de maturation, et donc de la longueur effective de

1. Ce comportement doux avait été noté par Moulia et al. [2006], mais les a conduit à une généralisation abusive, souvent étant différent de toujours.

croissance secondaire, va augmenter au cours du temps. Le même mécanisme de régulation continuera à être efficace, mais le nombre B augmentant, les oscillations en courbure dans les formes transitoires vont augmenter. Ainsi pour conserver un mouvement équivalent, le rapport des sensibilités gravi-proprioceptive doit changer avec la taille de l'organe. Plus L_{eff} sera grand, plus le terme proprioceptif, γ, devra être grand devant le terme graviceptif, β. Ceci souligne le rôle de la proprioception dans les grands organes, en particulier chez les arbres.

Ayant identifié les éléments pertinents du mouvement gravitropique, nous pouvons maintenant revenir aux mécanismes biologiques. Pour cela les plantes qui serviront aux études peuvent être choisies avec soin. Par exemple, l'interaction non triviale entre élongation et variation de courbure ainsi que les oscillations chez le coléoptile de blé en font un bon modèle pour comprendre comment la perception varie en fonction de l'état mécanique et biochimique de la tige.

Néanmoins, le coléoptile de blé ne permettra de répondre à toutes les questions liées au gravitropisme, de par sa durée de vie courte, il est par exemple difficile de réaliser des expériences uniquement en croissance subapicale. Il convient donc de choisir des plantes pertinentes pour chaque problème étudié, car comme nous l'avons vu, aucune plante testée ne peut répondre à tous les critères expérimentaux que nous aurions espéré. De plus, comme notre travail a pu le montrer dans ce manuscrit, pour faire ressortir la généralité du comportement observé, il est nécessaire d'étudier un échantillon assez large et de ne pas se focaliser sur un nombre trop réduit d'espèces.

Pour l'étude des mécanismes biologiques, le grand nombre de mutants connus chez Arabidopsis Thaliana, peut en faire un bon modèle d'étude et permettre d'entreprendre une étude précise. Ceci permettrait de tester plus finement les hypothèses de la théorie de Cholodny-Went. Mais les critiques émises plus haut doivent toujours être prises en compte. Ainsi même si le nombre de mutations connues n'est pas aussi vaste, de nombreux mutants du blé ou du peuplier sont connus et doivent permettre de vérifier la généralité des hypothèses postulées.

Toutefois plusieurs mutations pourraient recevoir un éclairage nouveau. Il devient ainsi possible de connaître l'effet plus précis de mutations considérées agravitropiques. Des mutations affectant les récepteurs PIN, et donc, affectant la redistribution, vont avoir un effet directement sur le mouvement de la tige. A l'aide de notre description phénotypique, nous serons alors à même de préciser le rôle de cette redistribution sur les différents mécanismes du mouvement, les différentes perceptions par exemple ou l'action sur le rôle moteur de l'élongation.

La technique de phénotypage, proposée dans cette thèse, mesure d'un nombre adimen-

sionnel assisté par modèle générique, fournit ainsi pour la première fois une alternative aux caractérisations trop simples et trompeuses, mesure de l'orientation apicale, et aux caractérisations de la cinématique, que celles-ci soient complètes (Coutand et al. [2007]) ou simplifiées (Sierra-De-Grado et al. [2008]). Elle repose en effet sur l'estimation du nombre adimensionnel synthétique B par l'analyse, potentiellement automatisable de 2 photos. Ce nombre peut être vu d'un point de vue biologique, comme un "macrocaractère" synthétisant l'action des mécanismes de régulations compte tenu de la taille de la plante. (Tardieu [2003], Moulia et al. [2010]).

Au-delà des enjeux fondamentaux cités précédemment, une telle technique de phénotypage adimensionnée, à la fois rapide et synthétique de la forme finale et du mouvement ,répond aussi à des enjeux appliqués. Ainsi on peut raisonnablement espérer compléter et amplifier l'analyse des mécanismes de régulation de la forme des troncs (et de production de bois de réaction) déjà entreprise et accélérer la sélection de génotypes assurant une forme favorable dans des conditions de croissance variées (Sierra-De-Grado et al. [2008]). Comme nous l'avons vu en introduction ceci peut être très important pour une meilleure valorisation des ressources boisées pour plusieurs essences forestières majeures (Sierra-De-Grado et al. [2008], Barbacci et al. [2009]). Il faut insister ici sur le fait que le caractère adimensionnel et synthétique de B, allié au caractère indéfini de la morphogenèse des végétaux souligné en introduction (chapitre 1), permet des études sur des plantes aux stades jeunes avec bon espoir de généralisation sur l'ensemble des stades, y compris adultes. Ce point que les généticiens appellent les "corrélations juvéniles-adultes" peut permettre d'augmenter la rapidité de la sélection génétique conventionnelle, en particulier chez les espèces à long durée de génération, comme les arbres (Sierra-De-Grado et al. [2008]).

Pour finir, le cadre général développé dans cette thèse peut maintenant permettre l'étude systématique des autres mouvements des végétaux et faire ressortir le rôle exact de la perception dans ces mouvements. Une étude du phototropisme doit tout d'abord être entreprise pour obtenir un modèle global du mouvement prenant en compte les perceptions principales, la gravité, la lumière et la proprioception. Nous pourrons ensuite l'étendre au mouvement de nutation et trancher définitivement sur le rôle déstabilisant de la gravité ou de la lumière.

Un modèle architectural complet des arbres comprenant à la fois la mécanique du problème et les différentes perceptions doit pouvoir être proposé. Chaque branche de l'arbre se positionne et bouge par rapport aux perceptions de gravité ou de lumière, mais, contrairement au cas des tiges uniques traité dans cette thèse, leur mouvement dépend aussi de leur position dans la structure de l'arbre. Ainsi la forme des branches, leur orientation doit renseigner sur les perceptions supplémentaires, ordre dans le branchement

par exemple, nécessaires à la reproduction des formes observées dans la nature.

A terme, il doit donc être possible de fournir un cadre théorique synthétique général de la régulation. Celui-ci permettrait alors de décrire une variété d'organes et de géométrie plus grandes, les feuilles par exemple qui sont bien souvent assimilables à des surfaces, ainsi que des mouvements plus complexes, la torsion entre autres. Les liens entre mouvements et formes fourniraient alors une base à l'étude du développement des végétaux.

Annexes

Annexe A

Calculs

Le détail des calculs importants réalisés dans cette thèse est donné dans cette annexe. Contrairement à la convention utilisée dans le reste dans cette thèse nous considérerons l'abscisse curviligne de la base $s = 0$, à l'apex $s = 0$. Les résultats restent ainsi valides par ce changement de référentiel, mais cela permet surtout de simplifier les calculs. Nous rappelons que la courbure locale $C(s,t)$ et l'orientation locale $A(,t)$ sont reliées par les relations suivantes

$$C(s,t) = \frac{\partial A(s,t)}{\partial s} \tag{A.1}$$

$$A(s,t) = A_0 + \int_0^s dl C(l,t) \tag{A.2}$$

A.1 le modèle graviceptif

A.1.1 Solution analytique

Nous ne considérons que l'équation purement graviceptive

$$\frac{\partial C(s,t)}{\partial t} = -\beta A(s,t) \tag{A.3}$$

Par dérivation de cette équation par rapport à l'espace, nous obtenons une équation qui ne dépend que de la courbure $C(s,t)$

$$\partial_s \partial_t C(s,t) = -\beta C(s,t) \tag{A.4}$$

La transformée de Laplace[1] de cette équation donne

$$p\partial_t \tilde{C}(p,t) = -\beta \tilde{C}(p,t) \tag{A.5}$$

dont nous tirons

$$\tilde{C}(p,t) = \tilde{C}_0 e^{-\frac{\beta}{p}t} \tag{A.6}$$

qui par transformation inverse de Laplace[2] $\mathscr{L}^{-1}$

$$C(s,t) = \tilde{C}_0 \mathscr{L}^{-1}\{e^{-\frac{\beta}{p}t}\} \tag{A.7}$$

Les tables (Magnus and Oberhettinger [1949]) nous donnent

$$\mathscr{L}\{s^{-\frac{\nu}{2}} J_\nu\left(2\sqrt{bt}\right)\} = b^{-\frac{\nu}{2}} p^{-\nu-1} e^{-\frac{b}{p}} \tag{A.8}$$

Qui n'est vrai que pour $\nu > -1$. Nous considérons néanmoins que cette réponse est toujours valide pour $\nu = -1$ donc

$$\mathscr{L}^{-1}\{b^{-\frac{1}{2}} e^{-\frac{b}{p}}\} = \sqrt{\frac{1}{s}} J_{-1}\left(2\sqrt{bt}\right) \tag{A.9}$$

et finalement avec $b = \beta p$

$$C = -\tilde{C}_0 \sqrt{\frac{\beta t}{s}} J_{-1}\left(2\sqrt{\beta t s}\right) \tag{A.10}$$

Par définition $J_{-1} = J_1$

$$C = -\tilde{C}_0 \sqrt{\frac{\beta t}{s}} J_1\left(2\sqrt{\beta t s}\right) \tag{A.11}$$

l'intégration de l'équation A.11 donne

$$A(s,t) = A_0 - \int_0^s dl \tilde{C}_0 \sqrt{\frac{\beta t}{l}} J_1\left(2\sqrt{\beta t l}\right) \tag{A.12}$$

1. La transformée de Laplace $\tilde{f}(p)$ d'une équation $f(s)$ est définie par $\tilde{f}(p) = \mathscr{L}(f(s)) = \int_0^{+\infty} ds f(s) e^{-sp}$

2. La transformée inverse de Laplace est quant à elle définie par $f(s) = \mathscr{L}^{-1}(\tilde{f}(p)) = \frac{1}{2\pi i}\int_{\gamma - i\infty}^{\gamma + i\infty} dp \tilde{f}(p) e^{-sp}$

et comme, en posant $z = 2\sqrt{\beta t l}$ et $dz = \sqrt{\frac{\beta t}{l}} dl$

$$\int_0^s dl \sqrt{\frac{\beta t}{l}} J_1\left(2\sqrt{\beta t l}\right) = \int_0^{2\sqrt{\beta t s}} dz J_1(z) \tag{A.13}$$

L'équation devient alors

$$\int_0^{2\sqrt{\beta t s}} dz J_1(z) = -J_0(2\sqrt{\beta t s}) + J_0(0) \tag{A.14}$$

$$\int_0^{2\sqrt{\beta t s}} dz J_1(z) = 1 - J_0(2\sqrt{\beta t s}) \tag{A.15}$$

avec l'équation A.12, nous obtenons l'orientation locale

$$A(s,t) = A_0 - \tilde{C}_0(1 - J_0\left(2\sqrt{\beta t s}\right) \tag{A.16}$$

et comme $A(0,t) = A_0$ et $J_0(0) = 0$, $\tilde{C}_0 = A_0$ donc

$$A(s,t) = A_0 J_0\left(2\sqrt{\beta t s}\right) \tag{A.17}$$

Qui est la solution analytique du modèle purement graviceptif.

A.2 Le modèle gravipropriocceptif

A.2.1 Résultats analytiques

L'équation complète du modèle gravipropriocceptif est considérée

$$\frac{\partial C(s,t)}{\partial t} = -\beta A(s,t) - \gamma C(s,t) \tag{A.18}$$

Les étapes du calcul sont les mêmes que pour le modèle purement graviceptif (section A.1). Par dérivation par rapport à l'espace nous obtenons

$$\partial_s \partial_t C(s,t) = -\beta C(s,t) - \gamma \partial_s C(s,t) \tag{A.19}$$

La transformée de Laplace spatiale nous donne

$$p \partial_t \tilde{C}(p,t) = \tilde{C}(p,t)\left(-\beta - \gamma p\right) \tag{A.20}$$

dont nous tirons

$$\tilde{C}(p,t) = \tilde{C}_0 e^{-\frac{\beta}{p}t} e^{-\gamma t} \tag{A.21}$$

Avec les résultats de la section A.1, la solution vient directement

$$A(s,t) = A_0 J_0\left(2\sqrt{\beta t s}\right) e^{-\gamma t} \tag{A.22}$$

qui est une des solutions de l'équation A.18. Le système démarre, lorsque la courbure est faible, sur cette solution puis s'évanouit après un temps $T_c \sim \gamma^{-1}$ qui correspond au temps de convergence vers la solution stationnaire.

A.2.2 Solution stationnaire

La solution stationnaire de l'équation A.18 est donnée par

$$\frac{\partial C(s,t)}{\partial t} = 0 \tag{A.23}$$

$$-\beta A(s,t) - \gamma C(s,t) = 0 \tag{A.24}$$

Comme $A(s,t) = 0$ est interdit par les conditions aux limites, la tige est encastrée avec un angle A_0, il n'y a alors qu'une seule et unique solution stationnaire. avec $C(s,t) = \partial_s A(s,t)$

$$-\beta A(s,t) - \gamma \frac{\partial A(s,t)}{\partial s} = 0 \tag{A.25}$$

$$A(s,t) = A_0 e^{-\frac{\beta s}{\gamma}} \tag{A.26}$$

L'équation stationnaire converge vers la verticale sur une longueur

$$L_C = \frac{\gamma}{\beta} \tag{A.27}$$

A.3 Elongation

A.3.1 Variation de courbure

Nous prenons en compte une tige de section R (Figure A.1), dont chaque coté peut croître avec un taux d'élongation différent $\dot{\epsilon}_1$ et $\dot{\epsilon}_2$. A partir de ce modèle géométrique

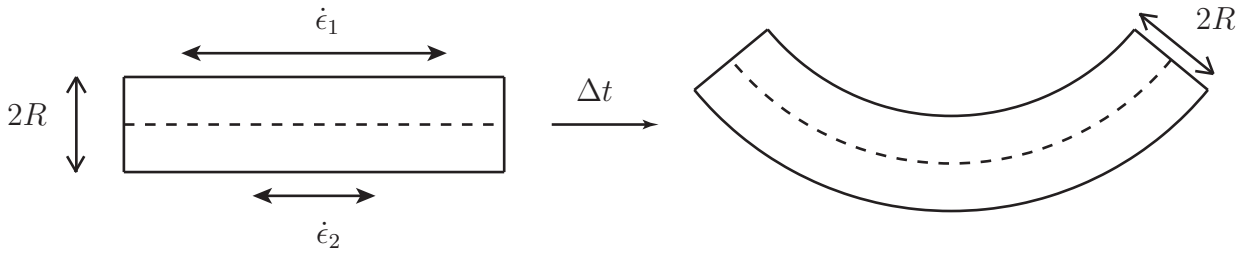

Figure *A.1* – *Un petit élément de tige est considéré comme un cylindre de raton R dont la face supérieure est de longueur δs_1 et la face inférieure δs_2. Chaque face grandit avec un taux d'élongation respectivement $\dot{\epsilon}_1$ et $\dot{\epsilon}_2$. Après un temps dt la courbure de la tige est modifiée.*

simple, nous allons calcuer la variation de courbure lors de l'élongation. Il existe une relation géométrique entre les longueurs de chaque face

$$\frac{\delta s_1}{\delta s_2} = \frac{1+CR}{1-CR} \tag{A.28}$$

$$CR = \frac{\delta s_1 - \delta s_2}{\delta s_1 + \delta s_2} \tag{A.29}$$

Après un temps Δt, chaque face s'est allongée et donc

$$\delta s_1 \rightarrow \delta s_1 + \dot{\epsilon}_1 \delta s_1 dt \tag{A.30}$$

$$\delta s_2 \rightarrow \delta s_2 + \dot{\epsilon}_2 \delta s_2 dt \tag{A.31}$$

$$C \rightarrow C + dC \tag{A.32}$$

L'équation A.29 se réécrit

$$R(C+dC) = \frac{(\delta s_1 + \dot{\epsilon}_1 \delta s_1 dt) - (\delta s_2 + \dot{\epsilon}_2 \delta s_2 dt)}{(\delta s_1 + \dot{\epsilon}_1 \delta s_1 dt) + (\delta s_2 + \dot{\epsilon}_2 \delta s_2 dt)} \tag{A.33}$$

$$R(C+dC) = \frac{(\delta s_1 - \delta s_2) + dt(\dot{\epsilon}_1 \delta s_1 - \dot{\epsilon}_2 \delta s_2)}{(\delta s_1 + \delta s_2) + dt(\dot{\epsilon}_1 \delta s_1 + \dot{\epsilon}_2 \delta s_2 dt)} \tag{A.34}$$

$$R(C+dC) = \frac{1}{\delta s_1 + \delta s_2} \frac{(\delta s_1 - \delta s_2) + dt(\dot{\epsilon}_1 \delta s_1 - \dot{\epsilon}_2 \delta s_2)}{1 + dt\frac{\dot{\epsilon}_1 \delta s_1 + \dot{\epsilon}_2 \delta s_2}{\delta s_1 + \delta s_2}} \tag{A.35}$$

Nous savons que si $u \ll 1$

$$\frac{1}{1+u} \sim 1 - u \tag{A.36}$$

en prenant $dt \ll 1$ avec $u = dt\frac{\dot{\epsilon}_1\delta s_1 + \dot{\epsilon}_2\delta s_2}{\delta s_1 + \delta s_2}$, et en se limitant au premier ordre en dt

$$R(C+dC) = \frac{\delta s_1 - \delta s_2}{\delta s_1 + \delta s_2} + dt\left(\frac{\dot{\epsilon}_1\delta s_1 - \dot{\epsilon}_2\delta s_2}{\delta s_1 + \delta s_2} - \frac{\delta s_1 - \delta s_2}{\delta s_1 + \delta s_2}\frac{\dot{\epsilon}_1\delta s_1 + \dot{\epsilon}_2\delta s_2}{\delta s_1 + \delta s_2}\right) \quad \text{(A.37)}$$

Avec l'équation A.29, nous obtenons

$$\frac{R}{2}\frac{dC}{dt} = \frac{\delta s_1 \delta s_2}{(\delta s_1 + \delta s_2)^2}(\dot{\epsilon}_1 - \dot{\epsilon}_2) \quad \text{(A.38)}$$

$$\frac{R}{2}\frac{dC}{dt} = \frac{\delta s_1}{\delta s_2}\frac{1}{(1+\frac{\delta s_1}{\delta s_2})^2}(\dot{\epsilon}_1 - \dot{\epsilon}_2) \quad \text{(A.39)}$$

avec l'équation A.28

$$\frac{R}{2}\frac{dC}{dt} = \frac{1+CR}{1-CR}\frac{1}{(1+\frac{1+CR}{1-CR})^2}(\dot{\epsilon}_1 - \dot{\epsilon}_2) \quad \text{(A.40)}$$

$$R\frac{dC}{dt} = \frac{1}{2}(1+CR)(1-CR)(\dot{\epsilon}_1 - \dot{\epsilon}_2) \quad \text{(A.41)}$$

et à la fin

$$R\frac{dC}{dt} = \frac{1}{2}\left(1 - C^2R^2\right)(\dot{\epsilon}_1 - \dot{\epsilon}_2) \quad \text{(A.42)}$$

$$\frac{DCR}{Dt} = \frac{1}{2}\left(1 - C^2R^2\right)(\dot{\epsilon}_2 - \dot{\epsilon}_1) \quad \text{(A.43)}$$

Qui est équivalent aux expressions que donnent la littérature (Silk [1984], Chavarria-Krauser [2006]). Mais la variation de courbure est directement exprimée comme la différence d'élongation entre chaque face.

A.3.2 Solution stationnaire lors de la croissance homogène

Nous cherchons la solution stationnaire de l'équation en croissance homogène

$$D_tC(s,t) = \Delta(s,t)\dot{E}(s,t) \quad \text{(A.44)}$$

nous rappelons la relation matérielle

$$D_t = \partial_t + \int_0^s dl\dot{E}(l,t)\partial_s \tag{A.45}$$

Ce qui donne immédiatement

$$\partial_t C(s,t) = D_t C(s,t) - \int_0^s dl\dot{E}(l,t)\partial_s C(s,t) \tag{A.46}$$

Dans le cas de la croissance exponentielle si l'élongation est constante nous pouvons simplifier

$$\partial_t C(s,t) = D_t C(s,t) - \dot{E}s\partial_s C(s,t) \tag{A.47}$$

Sachant que nous avons posé $\Delta(s,t) = -\beta A(s,t) - \gamma C(s,t)$ alors

$$\partial_t C(s,t) = \dot{E}(-\beta A(s,t) - \gamma C(s,t) - s\partial_s C(s,t)) \tag{A.48}$$

La solution stable est donnée par $\partial_t C(s,t) = 0$, donc

$$-\beta A(s,t) - \gamma C(s,t) - s\partial_s C(s,t) = 0 \tag{A.49}$$

En réécrivant en fonction de $A(s,t)$

$$-\beta A(s,t) - \gamma \partial_s A(s,t) - s\partial_s^2 A(s,t) = 0 \tag{A.50}$$

La solution de cette équation est donnée par

$$A(s,t) = s^{\frac{1-\gamma}{2}} \left(C_1 J_{\gamma-1}(2\sqrt{\beta s}) + C_2 Y_{\gamma-1}(2\sqrt{\beta s}) \right) \tag{A.51}$$

Où J_n représentent les fonctions de Bessel de première espèce et Y_n celles de deuxième espèce. Tout d'abord pour que la fonction converge à l'infini, il faut que $\frac{1-\gamma}{2} < 0$ et donc $\gamma > 1$ qui était la condition trouvée précédemment pour la courbure passive et

la réorientation active. Pour identifier les constantes C_1 et C_2 nous avons besoin de la condition à la base $A(0,t) = A_0$. Le terme $s^{\frac{1-\gamma}{2}}$ diverge à la base, $s = 0$ et comme $Y_n(2\sqrt{\beta s})$ aussi il faut donc que $C_2 = 0$. $J_n(2\sqrt{\beta s})$ tend vers 0 quand s tend vers 0. Le développement de J_n est donné par

$$J_n(x) = \left(\frac{x}{2}\right)^n \sum_{p=0}^{\infty} \frac{(-1)^p}{2^{2p} p!(n+p)!} x^{2p} \tag{A.52}$$

et donc pour $x = 2\sqrt{\beta s}$ et $n = \gamma - 1$

$$J_{\gamma-1}(2\sqrt{\beta s}) = (\beta s)^{\frac{\gamma-1}{2}} \sum_{p=0}^{\infty} \frac{(-1)^p}{p!\Gamma(\gamma+p)} (\beta s)^{2p} \tag{A.53}$$

la fonction $\Gamma(x+1)$ étant l'extension de $x!$ au continu. L'équation A.51 devient alors

$$A(s,t) = C_1 \beta^{\frac{\gamma-1}{2}} \sum_{p=0}^{\infty} \frac{(-1)^p}{p!\Gamma(\gamma+p)} (\beta s)^{2p} \tag{A.54}$$

et donc l'orientation locale à la base, $A(0,t)$, est immédiatement donné par

$$A(0,t) = C_1 \beta^{\frac{\gamma-1}{2}} \frac{1}{\Gamma(\gamma)} \tag{A.55}$$

Comme $A(0,t) = A_0$ nous obtenons

$$C_1 = \Gamma(\gamma) \beta^{\frac{1-\gamma}{2}} A_0 \tag{A.56}$$

La solution d'équilibre est alors donnée immédiatement par

$$A(s,t) = \Gamma(\gamma) A_0 (\beta s)^{\frac{1-\gamma}{2}} J_{\gamma-1}(2\sqrt{\beta s}) \tag{A.57}$$

La fonction de bessel est une fonction oscillante, si le terme $s^{\frac{1-\gamma}{2}}$ ne converge pas assez vite, nous aurons alors une solution stationnaire avec des oscillations. L'une des solutions pour les éviter consiste à augmenter l'ordre de la fonction de Bessel pour déplacer la

position de premier zéro au-delà de la longueur de la tige et donc les oscillations avec.

En reprenant le développement nous avons

$$J_{\gamma-1}(2\sqrt{\beta s}) = (\beta s)^{\frac{\gamma-1}{2}} \sum_{p=0}^{\infty} \frac{(-1)^p}{p!(\gamma-1+p)!}(\beta s)^p \tag{A.58}$$

Ne reste plus qu'à trouver la valeur de $\Gamma(\gamma+p)$ mais par définition que $\Gamma(z)$ satisfait

$$\Gamma(z+1) = z\Gamma(z) \tag{A.59}$$

et donc

$$\Gamma(\gamma+p) = (\gamma+p-1)(\gamma+p-2)...(\gamma+1)\gamma\Gamma(\gamma) \tag{A.60}$$

Si γ tend vers l'infini

$$\Gamma(\gamma+p) = \gamma^p\Gamma(\gamma) \tag{A.61}$$

qu'on peut replacer dans l'équation A.58

$$J_{\gamma-1}(2\sqrt{\beta s}) = (\beta s)^{\frac{\gamma-1}{2}} \sum_{p=0}^{\infty} \frac{(-1)^p}{p!\Gamma(\gamma)} \left(\frac{\beta s}{\gamma}\right)^p \tag{A.62}$$

et donc nous pouvons transformer l'équation A.57

$$A = \Gamma(\gamma)A_0(\beta s)^{\frac{1-\gamma}{2}} \frac{(\beta s)^{\frac{\gamma-1}{2}}}{\Gamma(\gamma)} \sum_{p=0}^{\infty} \frac{(-1)^p}{p!} \left(\frac{\beta s}{\gamma}\right)^p \tag{A.63}$$

$$A = A_0 \sum_{p=0}^{\infty} \frac{(-1)^p}{p!} \left(\frac{\beta s}{\gamma}\right)^p \tag{A.64}$$

En se rappelant que

$$e^{-x} = \sum_{p=0}^{\infty} \frac{(-1)^p}{p!} x^p \tag{A.65}$$

$$\tag{A.66}$$

Nous trouvons

$$A(s,t) = A_0 e^{-\frac{\beta s}{\gamma}} \tag{A.67}$$

Ainsi si nous voulons éviter d'avoir une solution stationnaire courbée, nous nous ramenons au cas sans croissance.

Annexe B

Un aperçu de la diversité du développement des plantes

Dans cette annexe nous allons balayer les différents organes et plantes, pour compléter notre discussion sur les plantes modèles et faire ressortir les avantages et inconvénients expérimentaux qu'elles peuvent présenter.

B.1 Les monocotylédones

Chez les plantes monocotylédones nous nous sommes focalisés sur les organes germinatifs. Notre approche doit pouvoir être étendue aux tiges des plantes adultes. Mais chez les plantes adultes, le mécanisme de redressement implique la présence d'un organe qui agit comme un "soufflet" au niveau des entre noeuds (Moulia et al. [2006]). La distribution des degrés de liberté n'est alors plus continue, mais discrète, le modèle développé doit donc être modifié pour prendre en compte le caractère discret du mécanisme. Pour autant le comportement n'est que peu modifié.

B.1.1 Le coléoptile

Lors de la croissance d'une graine de blé, le premier organe à apparaître, outre les racines, est le coléoptile. Cet organe cylindrique et bouché à son extrémité agit comme une gaine autour de la première feuille. Cette feuille vient percer le coléoptile au bout d'un certain temps. L'inconvénient principal est que, une fois percé le coléoptile cesse e croître et ne réalise plus aucun mouvement. La feuille a alors un comportement complètement différent et ne se redresse pas toujours vers la verticale (Figure B.1).

Pour notre variété, Récital, et dans nos conditions de culture, la taille à laquelle le coléoptile éclate varie entre $15mm$ et $40mm$ pour une valeur moyenne de $L_{ec} = 27 \pm 7mm$ (Figure B.2). Sachant que la taille de la zone de croissance est de l'ordre de $20mm$, il est

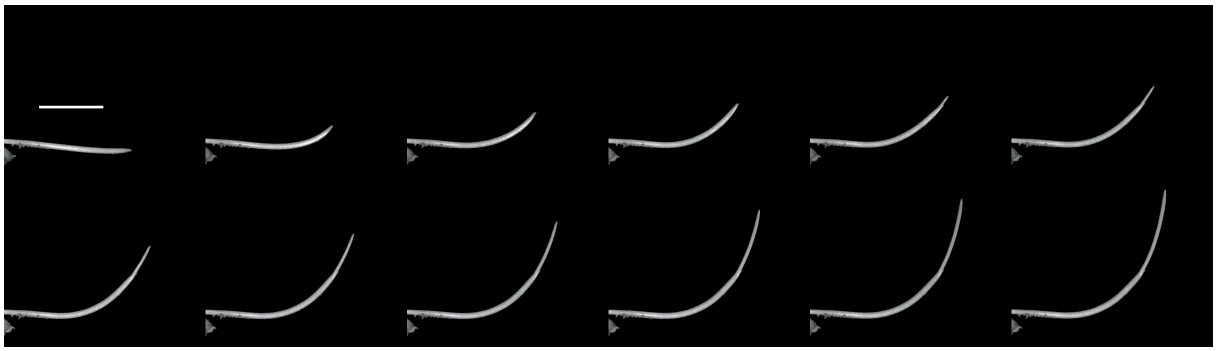

Figure *B.1* – *Redressement d'un coléoptile, l'intervalle entre chaque image est de 2 heures, la barre blanche représente* 1cm. *Après 8 heures le coléoptile devenu trop grand est percé par la feuille intérieure dont la croissance s'est accélérée. une fois percée le coléoptile s'arrête de croître et seule la feuille pousse avec une réponse gravitropique différente.*

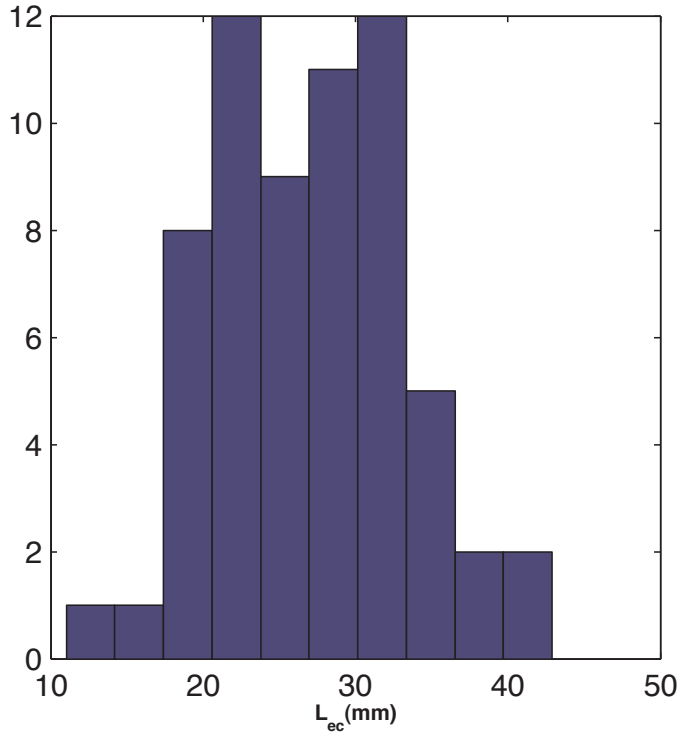

Figure *B.2* – *Longueur à laquelle le coléoptile éclate L_{ec} pour différentes expériences.*

alors assez difficile de réaliser des expériences proprement, car la durée de vie de l'organe est de l'ordre de $2-3$ jours.

B.1.2 Le mésocotyle, un organe méconnu

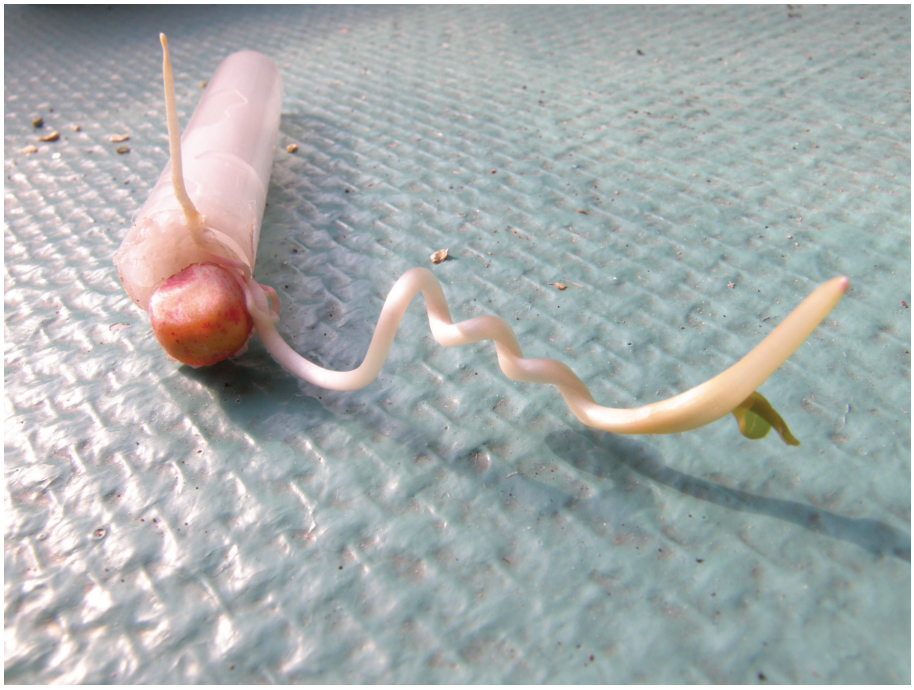

Figure *B.3* – *Un grain de maïs a germé, mais contrairement au blé, un organe intermédiaire entre le coléoptile et le grain est ici clairement visible, c'est le mésocotyle. Ici ce dernier présente une forme extravagante en tire-bouchons. La forme de l'organe n'est pas toujours aussi peu rectiligne mais son comportement gravitropique et sa section sont différents de celui du coléoptile. L'étude du redressement doit donc prendre en compte les deux éléments constitutifs du germe.*

Dans certains cas, le coléoptile est précédé d'un mésocotyle, le maïs par exemple (Figure B.3). Cet organe présente des propriétés différentes du coléoptile, section plus petite et sensibilité différente. Son comportement gravitropique est différent de celui de son coléoptile, ce qui rend difficile toute interprétation sans une analyse cinématique poussée. Il arrive de plus qu'il prenne des formes des plus étranges.

B.2 Les dicotylédones

Chez les plantes dicotylédones, nous avons été moins limités sur les organes étudiés. Ainsi nous avons observé des organes germinatifs, hypocotyles et épicotyles, ou des tiges et des inflorescences.

B.2.1 L'hypocotyle

L'hypocotyle est le premier organe à pousser chez les dicotylédones. Contrairement au coléoptile, ce dernier est une tige[1] qui pousse sous les cotylédons. Une crosse est parfois apparente au niveau des cotylédons. Les cotylédons posent de nombreux problèmes lors de la visualisation, car ils peuvent cacher les parties de l'hypocotyle qui sont derrière. Dans certaines variétés de haricots, la présence des cotylédons permet de révéler une croissance en torsion (Figure B.4). L'organe croît sans nutation, mais l'axe d'élongation principale des cellules, et donc des tissus, est légèrement décalé par rapport à l'axe de l'hypocotyle ce qui entraîne la rotation des cotylédons.

Lors du redressement gravitropique sous une perturbation de 90°, cette torsion disparaît et le mouvement peut se faire dans le plan de la perturbation, la crosse reste par contre apparente.

Il arrive parfois que la présence d'une nutation rende l'observation délicate (Figure B.5). La nutation, à ne pas confondre avec la torsion est due à une croissance différentielle oscillante sur les différentes faces de l'hypocotyle et entraîne un mouvement à 3 dimensions (Berg and Peacock [1992]).

B.2.2 L'épicotyle

Certaines plantes dicotylédones ne développent pas d'hypocotyle et le premier organe croît donc au-delà des cotylédons, aucune crosse n'est alors visible (Figure B.6). Cet organe présente une belle symétrie axiale et en fait donc un bon sujet d'étude.

Néanmoins les mesures cinématiques d'élongation nous indiquent pourtant que la longueur de la zone de croissance est très faible (Figure B.7).

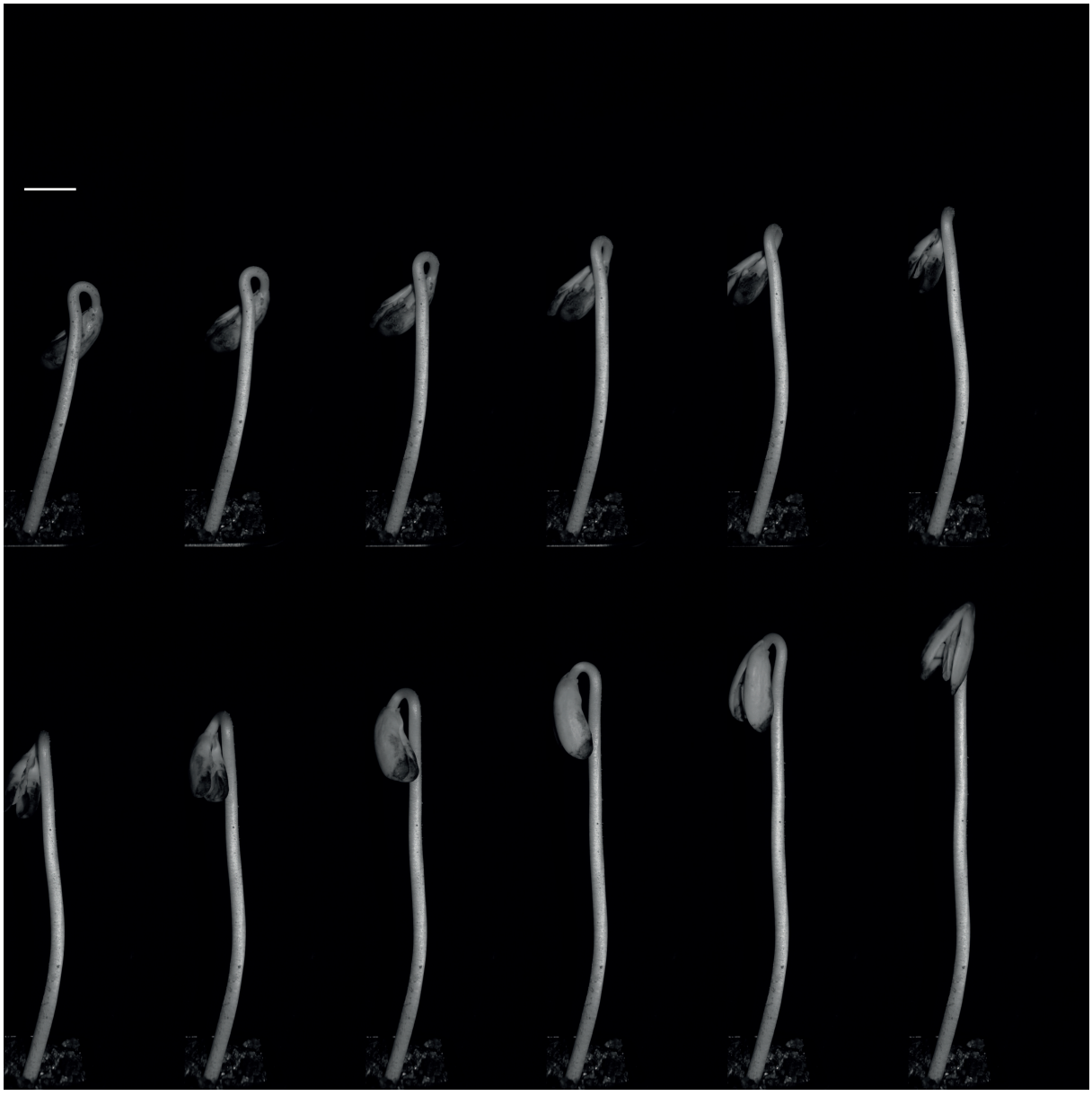

Figure *B.4* – *Un hypocotyle de haricot pousse verticalement, l'intervalle entre chaque image est de 2 heures, la barre blanche représente* $1cm$*. Les cotylédons réalisent une rotation autour de l'axe, suggérant que la croissance n'est pas tangentielle à l'axe de l'hypocotyle mais est légèrement décalé.*

Figure *B.5* – *Redressement d'un hypocotyle de tournesol, l'intervalle entre chaque image est de 1 heure 20 minutes, la barre blanche représente* $1cm$. *Après s'être redressé, l'hypocotyle commence à nuter, il sort ainsi du plan de redressement (4 dernières images).*

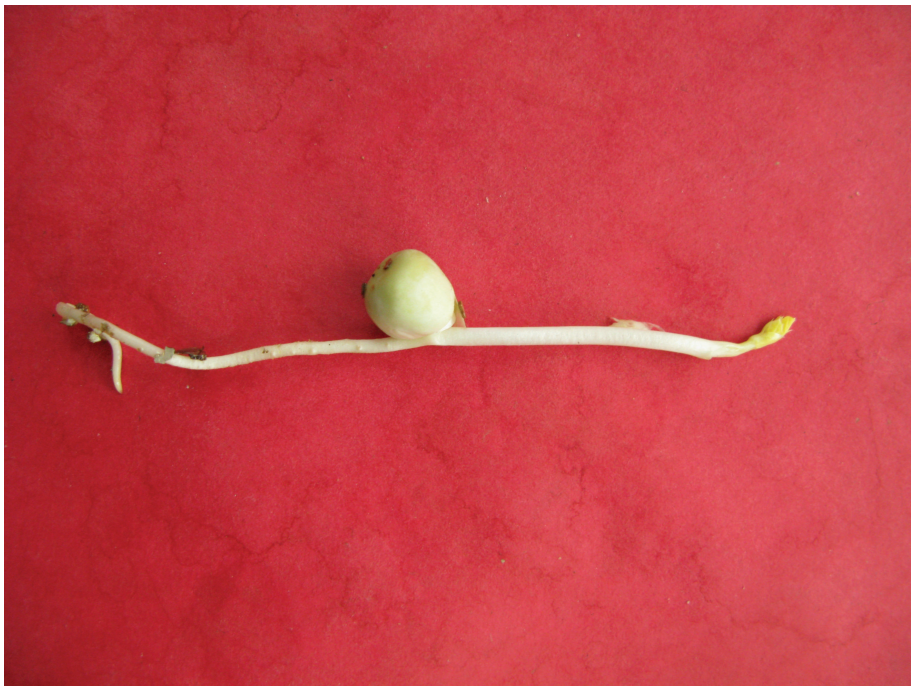

Figure *B.6* – *Un épicotyle de pois. A gauche des cotylédons, nous voyons partir les racines, à droite, l'épicotyle*

Figure *B.7* – *Redressement d'un épicotyle de pois, la barre blanche représente* $1cm$*, l'intervalle entre chaque image est de 2 heures. La zone courbée est très faible, et la courbure est très vite concentrée.*

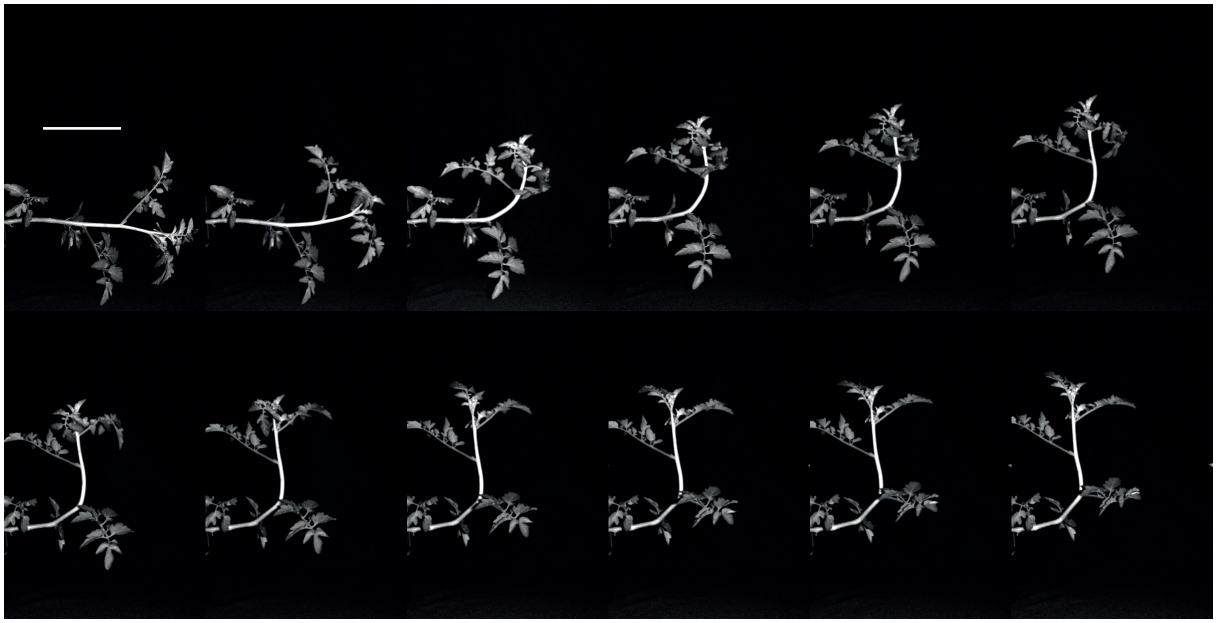

Figure *B.8* – *Redressement d'une tige de plant de tomates, l'intervalle entre chaque image est de 2 heures, la barre blanche représente* $10cm$*.*

B.2.3 Les tiges

Nous avons étudié plusieurs tiges ou inflorescences, ce qui à notre échelle d'analyse n'a impliqué que peu de différences. Des études cinématiques sont ici difficiles à réaliser du fait de la présence de feuilles latérales, voire de branche entière. L'observation du redressement d'un plant de tomates est très instructive (Figure B.8). Ainsi la forme finale est moins douce que ce que nous avions pu observer sur d'autres organes, le coléoptile par exemple. A chaque point d'encastrement d'une feuille, la courbure est modifiée de manière brutale.

1. Au sens strict ce n'est pas exactement une tige, mais un organe un peu chimérique. L'hypocotyle partage ainsi des caractères de tige, son orientation par exemple, avec des caractères de racine, l'absence de feuilles et de bourgeon.

Annexe C

La Rod-PIV

Nous détaillons ici la méthode expérimentale de mesure de cinématique développée durant cette thèse. Cette technique s'inspire d'un outil couramment utilisé en mécanique des fluides, la PIV (particle image velocimetry) (Cowen and A. [2004], Supatto [2005]). En plaçant des marqueurs dans un fluide et en prenant des photographies à intervalle régulier, il est possible de suivre le mouvement des marqueurs par corrélation d'images entre deux instants successifs. La précision de la mesure est alors donnée par la taille des fenêtres de corrélation.

Une telle méthode appliquée brutalement au mouvement des plantes est, au premier ordre, dominée par le mouvement de la plante dans l'espace. Néanmoins en considérant l'hypothèse de poutre[1], la section plane de la tige reste plane, il est possible de faire glisser les fenêtres de corrélation le long de la ligne médiane de la tige et de récupérer ainsi l'allongement médian de la tige. Nous parlerons ainsi de Rod-PIV.

C.1 Préparation des plantes

Les plantes sont disposées de sorte à croître verticalement. Dans le cas des organes germinatifs, ces derniers sont cultivés dans le noir afin de les laisser croître sans qu'ils développent de nouveaux organes. Une fois qu'ils ont atteint une taille raisonnable pour l'expérience, dépendant par exemple de la longueur de la zone de croissance, nous les recouvrons de marqueurs fluorescents orange. Différents marquages ont été testés, mais nous avons fini par utiliser des pigments de couleur fluorescent orange (Sennelier 648). Il suffit ainsi de saupoudrer la tige pour obtenir un marquage qu'il sera possible de suivre pour récupérer l'élongation.

Les plantes sont ensuite posées, dans l'obscurité sur fond noir, face à l'appareil photo (Olympus SP-560UZ[2]) qui prend des prises de vue toutes les $10 - 15$ minutes. Un fond

1. Une poutre en anglais se dit Rod
2. ce dernier possède une fonction d'intervallomètrie intégrée. Malheureusement le nombre de prises

noir est disposé. La lumière est apportée par le flash de l'appareil filtré par un filtre vert (Green Lee Filter 139). Le pigment orange est réactif dans le vert, il s'affichera donc en orange sur les images (Figure C.1). Deux groupes d'expérience sont menés en parallèle. Un premier groupe reste vertical, pour obtenir la cinématique non perturbée. le deuxième groupe est penché à 90° par rapport à la verticale.

C.2 Le squelette

Le coléoptile étant un organe élancé nous avons choisi de baser l'analyse cinématique du redressement sur le suivi du champ de courbure $C(s,t)$ de la ligne médiane du coléoptile. A l'aide de la ligne médiane nous sommes capables de calculer de nombreuses données locales, l'angle local $A(s,t)$ et la courbure locale $C(s,t)$ avec s l'abscisse curviligne le long de cette ligne de l'apex à la base et t le temps.

Pour réaliser l'analyse, nous avons besoin de récupérer la ligne médiane. Pour ce faire, nous commençons par séparer les canaux de couleur de l'image (Figure C.1). Sur le canal rouge, nous n'aurons que le marqueur orange, car il est seul à émettre dans le rouge. Dans le canal vert, nous récupérerons la tige non affectée par le marquage, car ce dernier émet aussi dans le vert. En effet en optique, la couleur orange est obtenue par addition de vert et de rouge.

Sur cette image verte, nous récupérons un contour subpixellaire (Figure C.2). A partir de là, nous réalisons le diagramme de voronoi, sur lequel nous extrayons le contour subpixellaire. Cette technique mise au point par Etienne Couturier est détaillée dans Couturier [2009]. Le squelette obtenu possède une meilleure résolution que sa représentation pixellaire.

C.3 L'orientation et la Courbure

Muni de ce squelette, il est aisé de calculer une abscisse curviligne telle que

$$ds^2 = \sqrt{dx^2 + dy^2} \tag{C.1}$$

$$s = \int_0^s dx \sqrt{1 + \frac{dy}{dx}^2} \tag{C.2}$$

Nous pouvons alors obtenir l'orientation locale grâce à la relation

de vue consécutives est limité à 99.

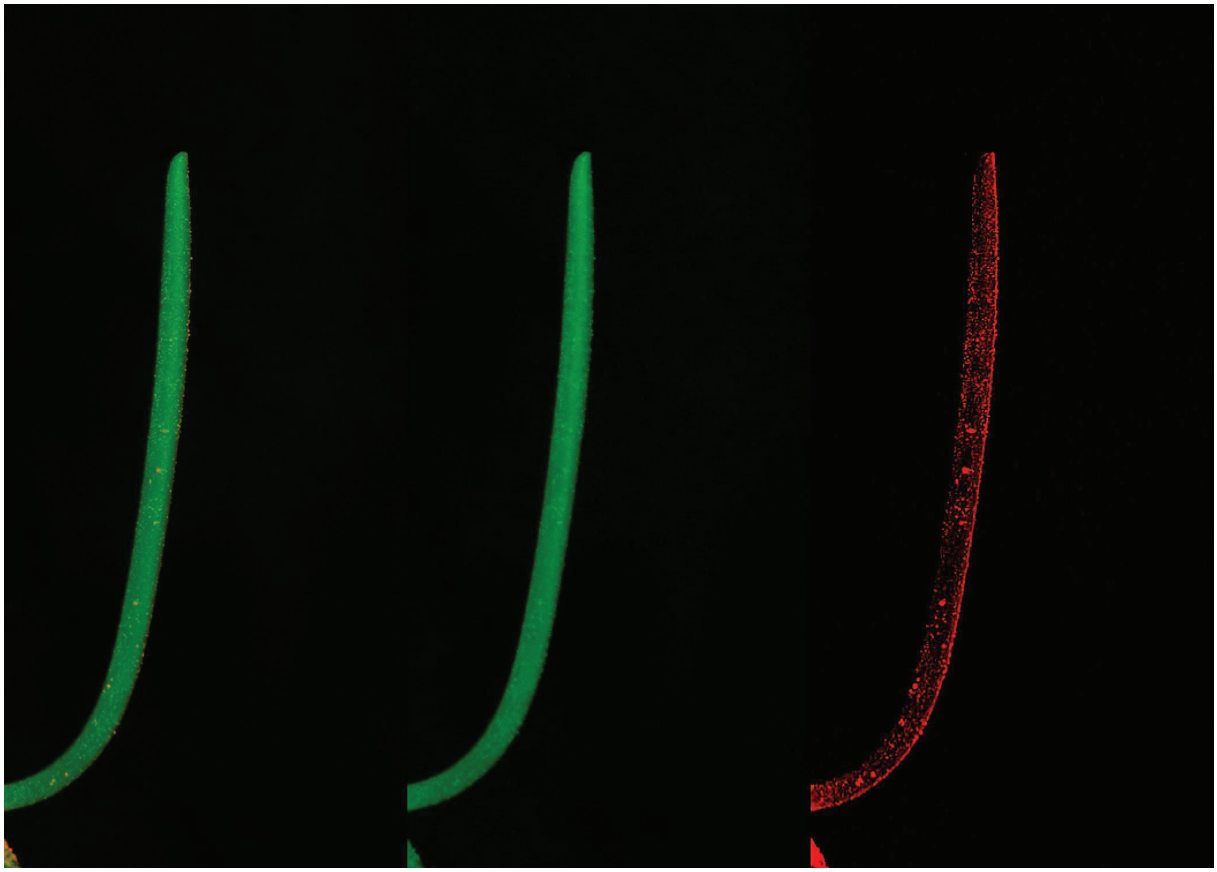

Figure *C.1* – *A partir de l'image de base (à gauche), nous séparons les canaux rouge et vert. Sur le canal vert, nous gardons complète l'information de la tige tandis que sur le canal rouge seul le marqueur est présent.*

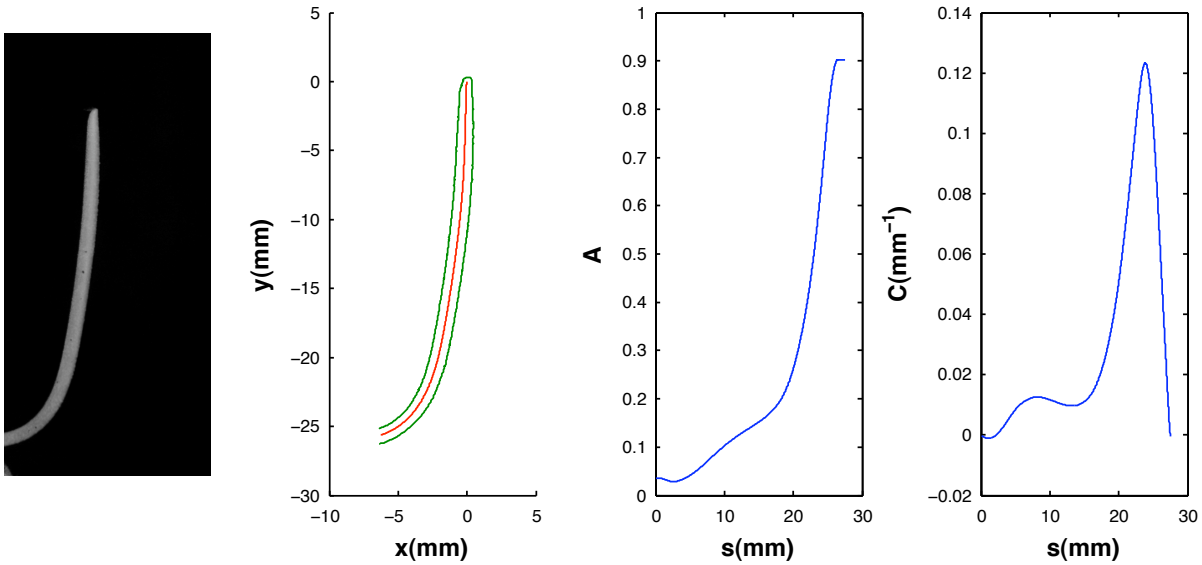

Figure *C.2* – *A partir de l'image verte (à gauche), nous récupérons par seuillage le contour subpixellaire sur lequel nous calculons la position de la ligne médiane. Nous pouvons alors obtenir l'angle et la courbure locale comme fonction de l'abscisse curviligne d l'apex à la base.*

$$A(s,t) = A_0 + \int_L^s atan\left(\frac{dy(s,t)}{dx(s,t)}\right) \tag{C.3}$$

et de là, la courbure est directement obtenue par dérivation le long de l'abscisse curviligne (Figure C.2)

$$C(s,t) = \frac{dA(s,t)}{ds} \tag{C.4}$$

C.4 L'élongation

Nous avons modifié l'algorithme de corrélation d'image utilisé en PIV (particle image velocimetry) (Cowen and A. [2004], Supatto [2005]) pour avoir le déplacement $\delta(s,t)$ des éléments sur l'abscisse curviligne (Figure C.3). Cet algorithme original d'accrochage de la fenêtre de recherche sur la ligne médiane (PIV sur la ligne gauche directrice) évite de balayer toute l'image lors du calcul des corrélations spatiales avec un gain de temps et de précision de la méthode. En dérivant le déplacement par rapport à l'abscisse curviligne

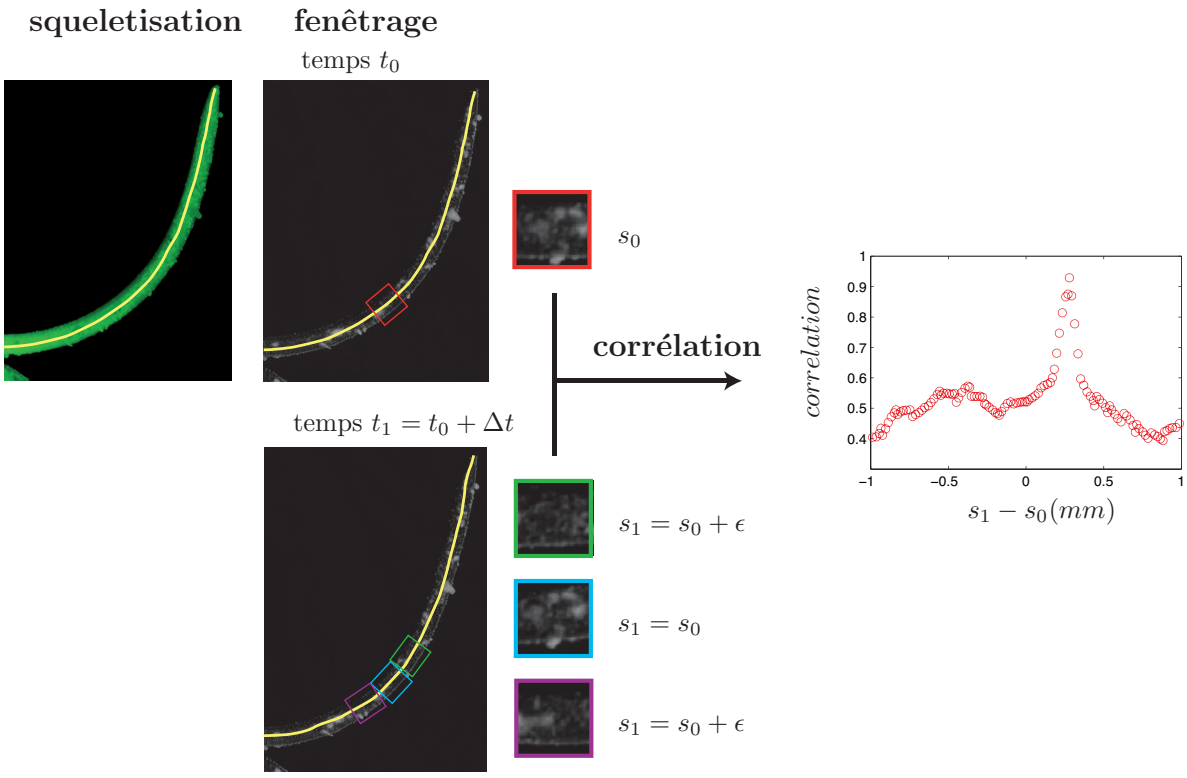

Figure *C.3* – *Algorithme d'élongation le long de la ligne médiane. Les filtres rouge et vert de l'image sont séparés. A partir de la composante verte, on calcule le squelette (section C.2). Nous définissons ensuite des sous fenêtres sur le canal rouge de l'image. Ces dernières sont centrées sur le squelette, nous avons donc directement leur position sur l'abscisse curviligne s. Chaque fenêtre $s = s_0$ du temps t_0 est corrélée avec les fenêtres au temps $t_1 = t_0 + \Delta t$, dont la distance $s_1 - s_0$ est inférieure à ϵ. Ici nous prenons $\epsilon < 1mm$. Nous ajustons ensuite une gaussienne sur le pic de corrélation, et nous obtenons le déplacement $\delta = s_1 - s_0$.*

nous obtenons directement la mesure de l'élongation moyenne le long de la tige E.

$$\dot{E}(s,t) = \frac{d\delta(s,t)/\Delta t}{ds} \tag{C.5}$$

Où Δt est le temps entre deux images.

C.5 La variation de courbure

A partir de là, il est aisé de calculer la variation de courbure avec la relation

$$\frac{DC(s,t)}{Dt} = \frac{\partial C(s,t)}{\partial t} + \int_0^s \dot{E}(s,t)\frac{\partial C(s,t)}{\partial s} \tag{C.6}$$

Annexe D

Notations

	Coordonnées
s	abscisse curviligne le long de la tige, de l'apex à la base
s_c	abscisse curviligne le long de la tige depuis le début de la zone courbée à l'apex
t	temps
$A(s,t)$	orientation par rapport à la veticale de l'élément à la distance s de l'apex au temps t
$C(s,t)$	courbure locale de l'élément à la distance s de l'apex au temps t

	Paramètres du modèle
γ	paramètre graviceptif
β	paramètre proprioceptif
$\tilde{\beta}$	paramètre graviceptif adimensionné
$\tilde{\gamma}$	paramètre proprioceptif adimensionné
$f(s)$,$g(s)$	fonction de distribution
m,n	puissance

	Elongation
$\dot{\epsilon}_1$, $\dot{\epsilon}_2$	taux d'élongation
$\dot{E}(s,t) = \frac{\dot{\epsilon}_2 + \dot{\epsilon}_1}{2}$	taux d'élongation médian
$v(s,t)$ $=$ $\int_0^s dl \dot{E}(l,t)$	vitesse d'élongation
$\Delta(s,t) = \frac{\dot{\epsilon}_2 - \dot{\epsilon}_1}{\dot{\epsilon}_2 + \dot{\epsilon}_1}$	coefficient de croissance différentielle

	Longueurs
R	section de la tige
L	Longueur de la tige
L_{zc}	longueur de la zone de croissance
L_0	longueur initiale de la tige
L_{eff}	longueur effective
$L_f = L - L_{zc}$	longueur de la tige figée, qui ne peut plus croitre
L_c	longueur de convergence à la verticale
L_{effm}, L_{cm}	longueur effective et de convergence mesurées par la méthode morpomètrique
L_{effc}, L_{cc}	longueur effective et de convergence mesurées par la méthode cinématique
	Temps
T_v	temps pour amener l'apex à la verticale
T_c	temps de convergence
T_f	en croissance apicale, temps nécessaire à la fixation de la verticale
	Nombres sans dimension
$B_l = \frac{L_{eff}}{L_c}$	nombre sans dimension définit comme le rapport de la longueur effective sur la longueur de convergence
$B_t = \frac{T_c}{T_v}$	nombre sans dimension définit comme le rapport du temps de convergence sur le temps pour amener l'apex à la verticale
B	si $B_l = B_t$ unique nombre définissant le problème
	Notations usuelles
$\frac{d}{dx}$, d_x	dérivée totale par rapport à la coordonnée x
$\frac{\partial}{\partial x}$, ∂_x	dérivée partielle par rapport à la coordonnée x
$\frac{D}{Dt}$, D_t	dérivée matérielle par rapport au temps t
∇	opérateur gradient, à 1 dimensions $\nabla = \partial_s$

Bibliographie

T. Almeras and M. Fournier. Biomechanical design and long-term stability of trees : Morphological and wood traits involved in the balance between weight increase and the gravitropic reaction. *Journal of Theoretical Biology*, 256(3) :370–381, 2009.

J. Astruc. Conjecture sur le redressement des plantes inclinées à l'horizon. *Mémoires de l'Académie Royale des Sciences de Paris*, 1708 :463–470, 1709.

L. J. Audus. Geotropism and the modified sine rule ; an interpretation based on the amyloplast statolith theory. *Physiologia Plantarum*, 17(3) :737–745, 1964.

A. Barbacci, T. Constant, and G. Nepveu. Theoretical and experimental study of a mechanical model describing the trunk behaviour of mature beech trees (fagus sylvatica l.) under the static loading of the crown. *Trees-Structure and Function*, 23(6) :1137–1147, 2009.

T. I. Baskin. Redistribution of growth during phototropism and nutation in the pea epicotyl. *Planta*, 169(3) :406–414, 1986.

T. I. Baskin. On the alignment of cellulose microfibrils by cortical microtubules : A review and a model. *Protoplasma*, 215(1) :150–171, 2001.

T. I. Baskin. Ultradian growth oscillations in organs : Physiological signal or noise ? In Shabala S. Mancuso S., editor, *Rythms in Plants*. Springer, 2006.

P. Basu, A. Pal, J. P. Lynch, and K. M. Brown. A novel image-analysis technique for kinematic study of growth and curvature. *Plant Physiol.*, 145(2) :305–316, 2007.

A. R. Berg and K. Peacock. Growth-patterns in nutating and nonnutating sunflower (helianthus-annuus) hypocotyls. *American Journal of Botany*, 79(1) :77–85, 1992.

S. R. Bisgrove. The roles of microtubules in tropisms. *Plant Science*, 175(6) :747–755, 2008.

E. B. Blancaflor. The cytoskeleton and gravitropism in higher plants. *Journal of Plant Growth Regulation*, 21(2) :120–136, 2002.

A. H. Brown, A. Johnsson, D. K. Chapman, and D. Heathcote. Gravitropic responses of the avena coleoptile in space and on clinostats. iv. the clinostat as a substitute for space experiments. *Physiologia Plantarum*, 98(1) :210–214, 1996.

D. K. Chapman, A. Johnsson, C. Karlsson, A. Brown, and D. Heathcote. Gravitropically-stimulated seedlings show autotropism in weightlessness. *Physiologia Plantarum*, 90(1) : 157–162, 1994.

A. Chavarria-Krauser. Quantification of curvature production in cylindrical organs, such as roots and hypocotyls. *New Phytologist*, 171(3) :633–641, 2006.

F. Corson, O. Hamant, S. Bohn, J. Traas, A. Boudaoud, and Y. Couder. Turning a plant tissue into a living cell froth through isotropic growth. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(21) :8453–8458, 2009.

D. J. Cosgrove. Rapid, bilateral changes in growth rate and curvature during gravitropism of cucumber hypocotyls : implications for mechanism of growth control. *Plant Cell Environ*, 13(3) :227–34, 1990.

C. Coutand and B. Moulia. Biomechanical study of the effect of a controlled bending on tomato stem elongation : local strain sensing and spatial integration of the signal. *J. Exp. Bot.*, 51(352) :1825–1842, 2000.

C. Coutand, M. Fournier, and B. Moulia. The gravitropic response of poplar trunks : Key roles of prestressed wood regulation and the relative kinetics of cambial growth versus wood maturation. *Plant Physiol.*, 144(2) :1166–1180, 2007.

E. Couturier. *Pli et forme des feuilles*. PhD thesis, Université Paris 7, 2009.

J. K. Sveen Cowen and E. A. Quantitative imaging techniques and their applications to wavy flows. 2004.

P. Curie. Sur la symétrie dans les phénomènes physiques, symétrie d'un champ électrique et d'un champ magnétique. *Journal de Physique Théorique et Appliquée*, 3(1) :393–415, 1894.

F. Czapek. Weitere beiträge zur kenntniss der geotropischen reizbewegungen. *Jahrbucher fur wissenschaftliche Botanik*, 32 :175–201, 1898.

C. Darwin. *The Power of Movements in Plants*. New York : D. Appleton and Company, 1880.

F. Darwin and E. H. Acton. *The practical physiology of plants*. Cambridge : University Press., 1894.

E. de Langre. Effects of wind on plants. *Annual Review of Fluid Mechanics*, 40(1) : 141–168, 2008.

D. Dodart. Sur l'affectation de la perpendiculaire remarquable dans toutes les tiges , dans plusieurs racines , et autant qu'il est possible sur toutes les branches des plantes. *Mémoires de l'Académie Royale des Sciences de Paris*, 1700(47-63), 1703.

H. E. Dolk. *Geotropie en Groeistof*. PhD thesis, Botanical Institute, Utrecht, 1930.

R. D. Firn, C. Wagstaff, and J. Digby. The use of mutants to probe models of gravitropism. *Journal of Experimental Botany*, 51(349) :1323–1340, 2000.

R.D. Firn and J. Digby. A study of the autotropic straightening reaction of a shoot previously curved during geotropism. *Plant, Cell and Environment*, 2(2) :149–154, 1979.

R.D. Firn, J. Digby, and A. Hall. The role of the shoot apex in geotropism. *Plant, Cell and Environment*, 4(2) :125–129, 1981.

K. Fischer and P. Schopfer. Interaction of auxin, light, and mechanical stress in orienting microtubules in relation to tropic curvature in the epidermis of maize coleoptiles. *Protoplasma*, 196(1-2) :108–116, 1997.

K. Fischer and P. Schopfer. Physical strain-mediated microtubule reorientation in the epidermis of gravitropically or phototropically stimulated maize coleoptiles. *The Plant Journal*, 15 :119–123, 1998.

Y. Forterre, J. M. Skotheim, J. Dumais, and L. Mahadevan. How the venus flytrap snaps. *Nature*, 433(7024) :421–425, 2005.

M. Fournier, A. Stokes, C. Coutand, T. Fourcaud, and B. Moulia. Tree biomechanics and growth strategies in the context of forest functional ecology. In Nicholas P. Rowe Eds Anthony Herrel, Thomas Speck, editor, *Ecology and biomechanics : a mechanical approach to the ecology of animals and plants*, pages 1–33. CRC Press, 2006.

H. Friedman, S. Meir, A. H. Halevy, and S. Philosoph-Hadas. Characterization of the asymmetric growth of gravistimulated snapdragon spikes by stem and cell dimension analyses. *American Journal of Botany*, 90(6) :849–856, 2003.

P. Galland. Tropisms of avena coleoptiles : sine law for gravitropism, exponential law for photogravitropic equilibrium. *Planta*, 215(5) :779–84, 2002.

P. Galland, Y. Wallacher, H. Finger, M. Hannappel, S. Troster, E. Bold, and F. Grolig. Tropisms in phycomyces : sine law for gravitropism, exponential law for photogravitropic equilibrium. *Planta*, 214(6) :931–938, 2002.

H. Gradmann. Untersuchungen uber die wasserverhatnisse des bodens als grundlage des pflanzenwachstums. *Jahrbuch furwissenschafliche Botanik*, 69 :1–100, 1928.

The Angiosperm Phylogeny Group. An update of the angiosperm phylogeny group classification for the orders and families of flowering plants : Apg ii. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 141(4) :399–436, 2003.

F. Hallé. *Eloge de la plante*. Seuil, 1999.

O. Hamant, M. G. Heisler, H. Jonsson, P. Krupinski, M. Uyttewaal, P. Bokov, F. Corson, P. Sahlin, A. Boudaoud, E. M. Meyerowitz, Y. Couder, and J. Traas. Developmental patterning by mechanical signals in arabidopsis. *Science*, 322(5908) :1650–1655, 2008.

P. Hanggi. Stochastic resonance in biology - how noise can enhance detection of weak signals and help improve biological information processing. *Chemphyschem*, 3(3) :285–290, 2002.

E. S. Haswell. Gravity perception : How plants stand up for themselves. 13(19) :R761–R763, 2003.

M. Iino. Toward understanding the ecological functions of tropisms : interactions among and effects of light o.n tropisms - commentary. *Current Opinion in Plant Biology*, 9 (1) :89–93, 2006.

M. Iino, Y. Tarui, and C. Uematsu. Gravitropism of maize and rice caleoptiles : Dependence on the stimulation angle. *Plant Cell and Environment*, 19(10) :1160–1168, 1996.

D. Israelsson and A. Johnsson. A theory for circumnutations in ¡i¿helianthus annuus¡/i¿. *Physiologia Plantarum*, 20(4) :957–976, 1967.

T.-H. Iversen and P. Larsen. The starch statolith hypothesis and the optimum angle of geotropic stimulation. *Physiologia Plantarum*, 25(1) :23–27, 1971.

A. Johnsson, C. Jensen, W. Engelmann, and J. Schuster. Circumnutations without gravity : a two-oscillator model. *J Gravit Physiol*, 6(1) :P9–12, 1999.

L. Jost and R. J. Gibson. *Lectures on plant physiology. Authorized English translation by R.J. Harvey Gibson*, volume suppl. Clarendon Press, Oxford, 1907.

T. A. Knight. On the direction of the radicle and germen during the vegetation of seeds. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 96 :99–108, 1806.

O. A. Kuznetsov and K. H. Hasenstein. Magnetophoretic induction of curvature in coleoptiles and hypocotyls. *Journal of Experimental Botany*, 48(316) :1951–1957, 1997.

P. Larsen. Geotropic responses in roots as influenced by their orientation before and after stimulation. *Physiologia Plantarum*, 18(3) :747–765, 1965.

P. Larsen. The optimum angle of geotropic stimulation and its relation to the starch statolith hypothesis. *Physiologia Plantarum*, 22(3) :469–488, 1969.

W. Magnus and F. Oberhettinger. *Formulas and theorems for the functions of mathematical physics*. Chelsea Publishing. Co., New York, 1949.

A. Meskauskas, D. Moore, and L. Novak Frazer. Mathematical modelling of morphogenesis in fungi : spatial organization of the gravitropic response in the mushroom stem of coprinus cinereus. *New Phytol*, 140(1) :111–23, 1998.

A. Meskauskas, S. Jurkoniene, and D. Moore. Spatial organization of the gravitropic response in plants : applicability of the revised local curvature distribution model to triticum aestivum coleoptiles. *New Phytol*, 143(2) :401–7, 1999a.

A. Meskauskas, L. Novak Frazer, and D. Moore. Mathematical modelling of morphogenesis in fungi : a key role for curvature compensation ('autotropism') in the local curvature distribution model. *New Phytol*, 143(2) :387–99, 1999b.

M. T. Morita and M. Tasaka. Gravity sensing and signaling. *Current Opinion in Plant Biology*, 7(6) :712–718, 2004.

B. Moulia and M. Fournier. The power and control of gravitropic movements in plants : a biomechanical and systems biology view. *J. Exp. Bot.*, 60(2) :461–486, 2009.

B. Moulia and H. Sinoquet. Three-dimensional digitizing systems for plant canopy geometrical structure : a review. In C. Varlet-Grancher, R. Bonhomme, and H. Sinoquet, editors, *Crop structure and light microclimate*, pages 183–194. Publ. INRA, science update edition, 1993.

B. Moulia, C. Coutand, and C. Lenne. Posture control and skeletal mechanical acclimation in terrestrial plants : Implications for mechanical modeling of plant architecture. *American Journal of Botany*, 93(10) :1477–1489, 2006.

B. Moulia, C. Der Loughian, R. Bastien, O. Martin, M. Rodriguez, D. Gourcilleau, A. Barbacci, E. Badel, G. Franchel, C. Lenne, P. Roeckel-Drevet, J. M. Allain, J. M. Frachisse, E. de Langre, C. Coutand, N. Fournier-Leblanc, and J. L. Julien. Integrative mechanobiology of growth and architectural development in changing mechanical environments. In P. Wojtaszek, editor, *Mechanical Integration of Plant Cells and Plants*. Springer-Verlag GmbH Berlin Heidelberg, 2010.

A. B. Myers, G. H. Glyn, J. Digby, and R. D. Firn. The effect of displacement angle on the gravitropic and autotropic growth responses of sunflower hypocotyls. *Ann Bot*, 75 (3) :277–280, 1995.

A. Parsons, R. D. Firn, and J. Digby. The role of the coleoptile apex in controlling organ elongation .1. the effects of decapitation and apical incisions. *Journal of Experimental Botany*, 39(207) :1331–1341, 1988a.

A. Parsons, R. D. Firn, and J. Digby. The role of the coleoptile apex in controlling organ elongation .2. effects of auxin substitution and auxin transport inhibitors on decapitated coleoptiles. *Journal of Experimental Botany*, 39(207) :1343–1354, 1988b.

G. Perbal and D. Driss-Ecole. Mechanotransduction in gravisensing cells. *Trends in Plant Science*, 8(10) :498–504, 2003.

G. Perbal, B. Jeune, A. Lefranc, E. Carnero-Diaz, and D. Driss-Ecole. The dose-response curve of the gravitropic reaction : a re-analysis. *Physiologia Plantarum*, 114(3) :336–342, 2002.

W. S. Peters and A. D. Tomos. The mechanic state of "inner tissue" in the growing zone of sunflower hypocotyls and the regulation of its growth rate following excision. *Plant Physiology*, 123(2) :605–612, 2000.

K. Philippar, I. Fuchs, H. Lüthen, S. Hoth, C. S. Bauer, K/ Haga, G. Thiel, K. Ljung, G. Sandberg, M. Böttger, D. Becker, and R. Hedrich. Auxin-induced k+ channel expression represents an essential step in coleoptile growth and gravitropism. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 96(21) :12186–12191, 1999.

B. G. Pickard and K. V. Thimann. Geotropic response of wheat coleoptiles in absence of amyloplast starch. *J Gen Physiol*, 49(5) :1065–86, 1966.

J. Sachs. Ueber ausschliessung der geotropischen und heliotropischen krämmungen wärend des wachsthums. *Würzburger Arbeiten*, 2 :209–225, 1879.

J. Sachs. *Lectures on the Physiology of Plants*. Oxford University Press Warehouse, english edition, 1888.

J. Shen-Miller. Rhythmic differences in the basipetal movement of indoleacetic acid between separated upper and lower halves of geotropically stimulated corn coleoptiles. *Plant Physiol.*, 52(2) :166–170, 1973.

R. Sierra-De-Grado, V. Pando, P. Martinez-Zurimendi, A. Penalvo, E. Bascones, and B. Moulia. Biomechanical differences in the stem straightening process among pinus pinaster provenances. a new approach for early selection of stem straightness. *Tree Physiology*, 28(6) :835–846, 2008.

W. K. Silk. Quantitative descriptions of development. *Annual Review of Plant Physiology*, 35 :479–518, 1984.

W. K. Silk and R. O. Erickson. Kinematics of hypocotyl curvature. *American Journal of Botany*, 65(3) :310–319, 1978.

W. K. Silk, E. M. Lord, and K. J. Eckard. Growth patterns inferred from anatomical records. empirical tests using longisections of roots of zea mays l. *Plant Physiology*, 90 (2) :708–713, 1989.

J. M. Skotheim and L. Mahadevan. Physical limits and design principles for plant and fungal movements. *Science*, 308(5726) :1308–1310, 2005.

B. Stankovic, D. Volkmann, and F. D. Sack. Autotropism, automorphogenesis, and gravity. *Physiologia Plantarum*, 102(2) :328–335, 1998.

B. Stankovic, F. Antonsen, A. Johnsson, D. Volkmann, and F. D. Sack. Autonomic straightening of gravitropically curved cress roots in microgravity. *Advances in Space Research*, 27(5) :915–919, 2001.

A. Stockus and D. Moore. Comparison of plant and fungal gravitropic responses using imitational modelling. *Plant Cell and Environment*, 19(7) :787–800, 1996.

E. Strasburger, F. Noll, H. Schenck, and A.F.W. Schimper. *A Text-Book of Botany*. Macmillian and Co., english edition edition, 1898.

W. Supatto. *Imagerie multiphoton quantitative et ablation laser par impulsions femtosecondes pour l'étude de l'expression génétique mécano-sensible chez l'embryon de drosophile sauvage*. PhD thesis, 2005.

H. Tanaka, P. Dhonukshe, P. Brewer, and J. Friml. Spatiotemporal asymmetric auxin distribution : a means to coordinate plant development. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 63(23) :2738–2754, 2006.

F. Tardieu. Virtual plants : modelling as a tool for the genomics of tolerance to water deficit. *Trends in Plant Science*, 8(1) :9–14, 2003.

Y. Tarui and M. Iino. Gravitropism of oat and wheat coleoptiles : Dependence on the stimulation angle and involvement of autotropic straightening. *Plant and Cell Physiology*, 38(12) :1346–1353, 1997.

A. Walter, H. Spies, S. Terjung, R. Kusters, N. Kirchgessner, and U. Schurr. Spatio-temporal dynamics of expansion growth in roots : automatic quantification of diurnal course and temperature response by digital image sequence processing. *J. Exp. Bot.*, 53(369) :689–698, 2002.

A. Walter, W. K. Silk, and U. Schurr. Environmental effects on spatial and temporal patterns of leaf and root growth. *Annual Review of Plant Biology*, 60(1) :279–304, 2009.

S. E. Weise, O. A. Kuznetsov, K. H. Hasenstein, and J. Z. Kiss. Curvature in arabidopsis inflorescence stems is limited to the region of amyloplast displacement. *Plant and Cell Physiology*, 41(6) :702–709, 2000.

K. Wiesenfeld and F. Moss. Stochastic resonance and the benefits of noise - from ice ages to crayfish and squids. *Nature*, 373(6509) :33–36, 1995.

T. Yoshihara and M. Iino. Circumnutation of rice coleoptiles : its occurrence, regulation by phytochrome, and relationship with gravitropism. *Plant Cell and Environment*, 28 (2) :134–146, 2005.

T. Yoshihara and M. Iino. Circumnutation of rice coleoptiles : its relationships with gravitropism and absence in lazy mutants. *Plant Cell and Environment*, 29(5) :778–792, 2006.