

Sur la similitude des morphologies des nervations des feuilles et de celles des fractures

Y. Couder*, L. Pauchard**, C. Allain**, M. Adda-Bedia* et S. Douady*

*LPS, 24 rue Lhomond 75231 PARIS cedex 05, **FAST, Bât. 502 Campus Universitaire d'Orsay, 91405 ORSAY cedex Yves.Couder@lps.ens.fr

Abstract

Il existe une grande variété d'organisations des nervures des feuilles des plantes supérieures. Les théories avancées jusqu'à présent pour la formation de ces réseaux reposent sur des phénomènes de diffusion. Cependant, en raison des boucles fermées qu'elles présentent les formes de ces nervations diffèrent des formes engendrées lors de croissances dans des champs scalaires diffusifs. Des expériences analogiques sur la croissance de fractures dans des gels collodaux en cours de séchage montrent qu'il est possible de générer des morphologies analogues à celles qui sont observées en botanique. Ces expériences suggèrent que la croissance initiale des nervures se fait sous l'effet d'un champ tensoriel plutôt que scalaire. Sur la base de travaux botaniques antérieurs nous discuterons les contraintes qui apparaissent lors de la croissance de tissus végétaux et de leur possible effet sur la différenciation des nervures.

1 Introduction

Les figures formées par les nervures des feuilles présentent une grande variété d'organisations. Différentes chez les dicotylédones et les monocotylédones, elles ont été soigneusement classifiées par les botanistes [1]. Parmi les nombreuses morphologies existantes, il existe néanmoins certaines propriétés fondamentales communes [2] [3]. - Il existe une hiérarchie de nervures de tailles différentes correspondant à des formations successives au cours de la croissance de la feuille. - La densité des nervures est spatialement uniforme. Cette uniformité existe à tous les stades du développement de la feuille. - Une des caractéristiques les plus originales de la nervation des feuilles est l'aptitude des nervures à former des reconnexions par le processus qualifié d'anastomose. Les théories destinées à comprendre la croissance des nervures sont généralement basées sur l'hypothèse selon laquelle leur différenciation est l'effet d'hormones spécifiques qui diffusent dans les tissus et induisent des canaux préférentiels par lesquels elles sont évacuées [4] [5] [6]. Dans cette hypothèse, les figures formées par les nervures résultent de la croissance dans un champ diffusif, i.e. un champ scalaire. De tels champs régissent [7] entre autres la croissance dendritique des cristaux, l'agrégation limitée par la diffusion ou la croissance des colonies de bactéries. Dans ces systèmes, la vitesse du front de croissance est proportionnelle à un gradient de concentration et les morphologies qui en résultent conduisent à des structures arborescentes ouvertes dépourvues de toute reconnexion d'une branche à une autre. Dans ce cadre, il est difficile de comprendre les anastomoses. Les figures qui résultent de la croissance dans un champ tensoriel présentent des morphologies différentes de celles obtenues dans un champ scalaire. Preuve en est donnée par les fractures qui se propagent dans un solide homogène, processus régi par la présence d'un champ de contraintes mécaniques dont la représentation mathématique est donnée par le tenseur des contraintes de Hooke. En

particulier les fractures se raccordent (figure 1) rendant ainsi possible les phénomènes de reconnections. Le but de l'étude qui suit est de montrer que les figures formées par les nervures des feuilles appartiennent à la classe de formes de croissance obtenues dans un champ tensoriel. L'archétype de telles croissances est la formation des fractures apparaissant dans un champ de contrainte mécanique. Pour cette raison nous avons utilisé comme système modèle la croissance de fractures dans des gels colloïdaux au cours de leur séchage [8]. En fonction de la géométrie imposée au système, et des conditions spécifiques du séchage les fractures dans les gels que nous obtenons présentent, ainsi que nous allons le montrer, des motifs très analogues avec des motifs caractéristiques des nervations des feuilles.

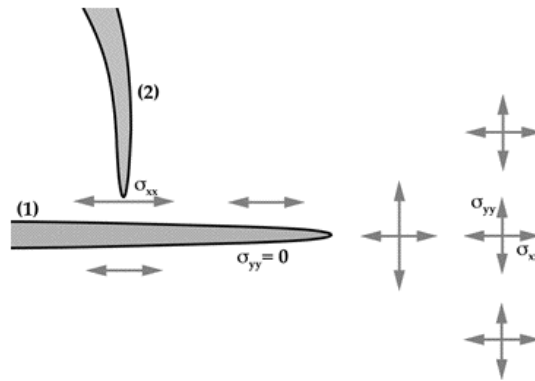


Figure 1: Schéma d'une fracture se propageant dans la direction Ox dans un solide homogène et isotrope. L'existence de cette fracture modifie le champ de contrainte en son voisinage. La contrainte transverse, perpendiculaire à la fracture, est intense au front de la pointe de la fissure et est réduite à zéro aux bords de celle-ci. Après sa propagation, le matériau reste étiré dans la direction Ox, la contrainte longitudinale étant importante. Pour cette raison, une seconde fracture se propageant au voisinage de la première choisira une direction telle que la contrainte rémanente soit relaxée. Le raccordement s'effectuera alors obligatoirement à $\pi/2$.

2 Figures de fractures induites par séchage de suspensions colloïdales

2.1 Système modèle

Les matériaux de départ de nos expériences sont des suspensions colloïdales aqueuses de particules de latex rigides d'environ 0.1 microns de diamètre. On dépose cette suspension sur un substrat plan (lame de verre ayant subi un protocole de nettoyage bien défini, ou wafer de silicium) et on laisse l'eau s'évaporer. En se concentrant la solution subit une première transition de gélification. Ultérieurement le séchage du gel le fait se rétracter. Cependant, l'adhésion sur le substrat l'empêche de le faire librement. Il en résulte une désadaptation par rapport au support qui crée dans le gel des contraintes internes qui vont croissantes. Après nucléation sur des inhomogénéités [10] le gel se fracture.

2.2 Croissance dans un milieu isotrope

Dans le cas d'une couche mince de gel, uniforme en épaisseur et quasi-infinie dans la géométrie considérée, les fractures forment un réseau plus ou moins régulier de polygones comme on peut en observer dans les boues asséchées par exemple. Les premières fractures qui apparaissent sont formées autour d'un centre de nucléation (Figure 2). Elles peuvent être soit linéaires et croissant par ses deux extrémités, soit en étoile à trois branches. On peut noter que la formation des fractures en étoile à trois branches est plus favorable énergétiquement lorsque l'épaisseur de la couche diminue [9].

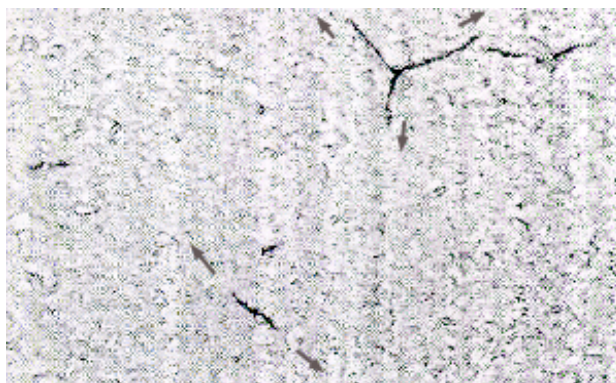


Figure 2: Formation de fractures linéaires et en étoile à trois branches autour d'un centre de nucléation dans une couche mince de gel. Les flèches désignent les sens de propagation des fractures.

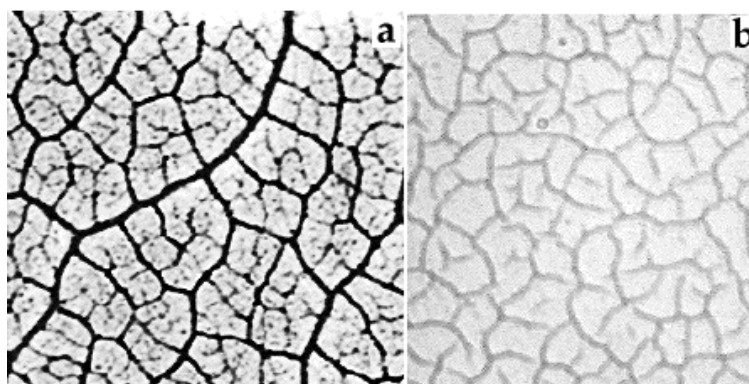


Figure 3: Comparaison entre le comportement des nervures et des fractures dans un milieu isotrope. (a) Zone de nervation présentant des nervures d'ordre élevées dans un *Polygonum Polystachium*, appartenant au groupe des dicotylédones. Les petites nervures sont connectées perpendiculairement aux plus grandes laissant apparaître des structures polygonales. A noter la présence de nervures "ouvertes" qui existent bien qu'elles n'aient aucun rôle physiologique. (b) Figure de fractures formée dans une couche mince de gel, d'environ 10 microns d'épaisseur. Comme dans le cas des nervures, des fractures n'atteignent pas le reste du réseau. (largeur du cliché : 1 mm).

Ces premières fractures se propagent dans le gel et correspondent aux plus longues fractures présentes dans la figure finale 3-b. Ensuite dans les régions intermédiaires appa-

raissent d'autres fractures qui se raccordent perpendiculairement à celles précédemment formées. La figure finale est donc dominée par des angles de $\pi/2$. Pour des couches de gel plus minces, certaines fractures sont stoppées car il n'y a plus assez d'énergie élastique pour induire leur propagation. Il en résulte des fractures isolées, non connectées au reste du réseau (Figure 3-b). La figure 3 compare les figures formées par les nervures d'ordre élevé dans les feuilles et une figure de fractures dans un milieu isotrope. Nous retrouvons dans le système biologique une figure dominée par des angles de $\pi/2$, les petites nervures étant connectées perpendiculairement aux plus grandes. Une première limite à la comparaison entre les deux figures provient du manque d'étendue de la gamme d'échelle dans notre système modèle par rapport à la botanique. Au cours de la croissance de la feuille il y a un changement d'échelle de plusieurs ordres de grandeur alors que dans notre système modèle la rétraction au cours du séchage est de l'ordre de quelques dizaines de pour cent.

2.3 Croissance dans un milieu anisotrope

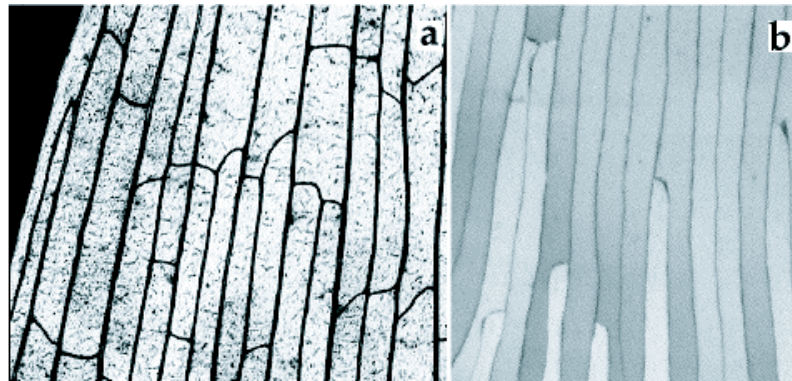


Figure 4: Comparaison entre le comportement des nervures et des fractures dans un milieu anisotrope. (a) Zone de nervation dans une feuille de muguet (*Convallaria Maialis*) caractéristique du groupe des monocotylédones. Proche de la pointe de la feuille le nombre de nervures diminue. Lorsqu'une nervure cesse de croître, elle se connecte perpendiculairement à ses plus proches voisines. (b) Figure de fractures obtenue dans une couche de gel présentant un gradient d'épaisseur. Les fractures se propagent dans la direction du gradient d'épaisseur. Lorsque la distance entre les fractures devient trop faible, certaines fractures en se raccordant perpendiculairement soit à la fracture voisine, soit à leurs deux voisines. (largeur du cliché : 1 mm).

On peut ensuite examiner le cas où on dépose sur le substrat une quantité finie de solution. Le mouillage de la suspension est imparfait et la goutte est donc entourée d'un ménisque avec un angle de contact fini et une ligne triple de raccordement substrat-liquide-air. L'angle étant faible, le séchage est très rapide au voisinage de la ligne triple entraînant un fort ancrage de celle-ci. Ultérieurement, des épaisseurs de plus en plus grandes devenant sèches, un front de séchage se propage du bord vers le centre de la goutte. Le front de séchage se propage alors dans la direction du gradient d'épaisseur. Les contraintes perpendiculaires à ce gradient sont plus importantes que celles orientées dans la direction du gradient. Il en résulte des fractures qui se propagent dans la direction du gradient d'épaisseur et qui forment un réseau régulier de fractures parallèles avec une périodicité proportionnelle à l'épaisseur de la couche. On a ainsi un régime de croissance

directionnelle des fractures [8, 9] qui produit un motif de fractures parallèles dont la morphologie est très voisine de celle des nervures longitudinales des monocotylédones [10]. Mais une analogie plus frappante peut être observée. Il est possible de contraindre les fractures à se rapprocher les unes des autres en se plaçant par exemple en géométrie circulaire (goutte déposée sur le substrat et séchant par le bord). Lorsque la distance entre les fractures devient trop faible certaines d'entre elles s'arrêtent de croître. Ceci se produit d'une façon caractéristique, la fracture tournant pour rejoindre une de ses voisines à angle droit. Habituellement une seconde petite fracture vient la connecter aussi à son autre voisine si bien qu'on voit apparaître une forme caractéristique en Y (Fig. 4). Dans les feuilles de monocotylédones, près de leur extrémité distale, les nervures se rapprochent et certaines d'entre elles s'arrêtent. Elles sont connectées à leur deux voisines par la même reconnexion en Y [10]. Comme dans le cas des fractures ces reconnexions se font à angle droit (Fig. 4).

2.4 Fractures dans une bande limitée

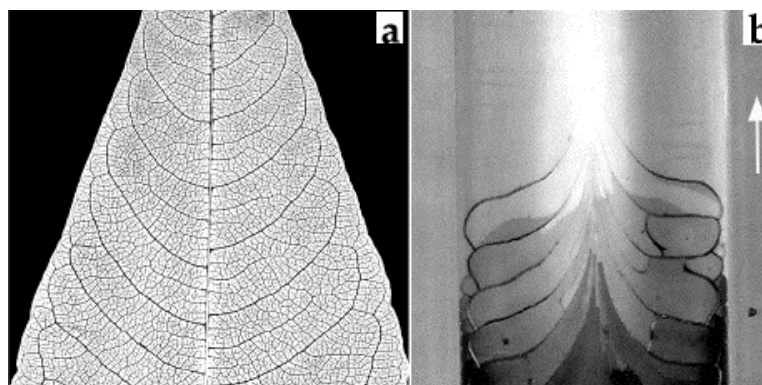


Figure 5: Comparaison entre le comportement des nervures et des fractures proche d'un bord. (a) Photographie de la nervuration dans un *Polygonum Polystachium* : chaque nervure se forme perpendiculairement à la nervure précédente, formant des boucles proche du bord de la feuille et décrivant ainsi une anastomose. Cette organisation, appelée "brochidodrome" par Hickey, est fréquente dans les feuilles des dicotylédones. (b) Figure de fractures dans une bande de gel de largeur 1 mm et d'épaisseur non constante. La première fracture, longitudinale, apparaît le long de la région la plus mince de la bande. Puis des fractures secondaires transversales, se propageant vers le bord du gel, subissent une déviation et se raccordent perpendiculairement à la fracture longitudinale, laissant apparaître un ensemble de boucles au bord de la bande de gel.

On peut enfin examiner la croissance des fractures dans un échantillon de taille très limitée. (c'est à dire de l'ordre de grandeur de la périodicité des fractures). La condition d'ancrage de la ligne triple va alors jouer un rôle essentiel en imposant des conditions aux limites particulières au réseau de fractures. On va considérer ici le cas d'une goutte étalée de telle façon qu'elle présente une pointe effilée. Dans ce cas, les ménisques étant fortement ancrés, la première fracture est longitudinale et affecte le milieu de la pointe. Les fractures secondaires seront transverses et vont donc se diriger vers le bord de la goutte. La région des ménisques latéraux étant mince et ancrée sur le verre la contrainte longitudinale va s'affaiblir dans cette région. Tout se passe alors comme si le bord repoussait la

fracture. En s'en approchant chaque fracture va tourner avant de faire pratiquement un demi tour avant d'entrer en collision (ou s'anastomoser) avec sa plus proche voisine (Fig. 5). Cette morphologie reproduit avec précision celle des nervations secondaires des feuilles de dicotylédones qui croissent dans la morphologie appelée "Brochidodrome" [1] (Fig. 5).

3 Discussion

Il est clair que l'analogie de leurs morphologies ne signifie en aucun cas que les nervures des feuilles soient des sortes de fractures. Elle suggère seulement un mode de croissance voisin. La question est plutôt de savoir s'il est possible que les nervures des feuilles se différencient sous l'action d'un champ tensoriel de contrainte qui serait lié à la croissance de la feuille elle-même. Dans une feuille, à maturité, les nervures sont constituées de deux tissus : le xylème (ou bois) qui conduit l'eau des racines vers les feuilles et le phloème (ou liber) qui achemine la sève dite élaborée en sens inverse. Dans l'étape initiale de leur formation, un précurseur des nervures apparaît lorsque des lignes de cellules du tissu interne à la feuille (le mésophylle) se différencient en filaments de cellules spécifiques appelés procambium. Ces cellules sont caractérisées par leur allongement qui provient de divisions cellulaires spécifiques. C'est le réseau de ces cellules procambiales qui définit le futur réseau des nervations. C'est donc sa formation qu'il faut comprendre. Des travaux sur des tiges juvéniles ont montré que la croissance parallèle de différents tissus (l'épiderme et le mésoderme) génère des contraintes de signes opposés: l'épiderme est soumis à une tension tandis que le mésoderme est soumis à une compression [11, 12, 13]. On peut supposer que la répartition des contraintes est similaire dans l'embryon de feuille, le mésophylle étant donc soumis à une contrainte de compression. Nous présentons l'hypothèse *qu'au dessus d'un certain seuil l'action de cette contrainte est suffisante pour orienter la division cellulaire*. Cette hypothèse n'est pas dépourvue d'appui. Des expériences faites dans d'autres tissus végétaux [14, 15] ont montré que l'application d'une contrainte mécanique extérieure pouvait avoir pour résultat d'orienter les plans de division cellulaire. Ces plans s'orientent alors perpendiculairement à la direction principale de compression. *Dans le cas présent ce sont ces cellules qui ont subi une division cellulaire orientée qui forment le procambium*. Avec cette hypothèse où le procambium résulte d'une sorte d'écrasement du tissu cellulaire sa formation va être définie par le champ tensoriel des contraintes, d'où son analogie morphologique avec les fractures.

References

- [1] Hickey, L. J. *Amer. J. Bot.* **60**, 17-33, (1973)
- [2] Esau, K., *Plant anatomy*, John Wiley, New York (1953)
- [3] Nelson, T. and Dengler, N. *The Plant cell.* **9**, 1121-1135, (1997)
- [4] Mitchison, G.J. *Proc. Roy. Soc. Lond.* **B 207**, 79-109, (1980)
- [5] Meinhardt, H. in : *Positional controls in plant development* (W. Barlow and D.J. Carr Editors), Cambridge University Press (1984)
- [6] Sachs, T. *Pattern formation in plant tissues*, Cambridge University Press (1991)
- [7] Couder Y., in : *Chaos, Order and Patterns*, Editor P. Cvitanovic, Plenum (1991)
- [8] Pauchard L., Parisse F., Allain C., *Phys. Rev. E.*, **59**, pp 3737-3740 (1999)
- [9] Groisman, A. and Kaplan E., *Europhys. Lett.* **25**, 415-420, (1994)
- [10] Blackman, E., *Ann. Bot.* **35**, 653-665, (1971)
- [11] Kutschera, U., *Physiologia Plantarum*, **77**, 157-163, (1989)
- [12] Peters, W.S. and Tomos, A.D. *Ann. Bot.* **77**, 657-665, (1996)
- [13] Hejnowicz, Z. and Sievers, J. *Exp. Bot.* **46**, 1045-1053, (1995)
- [14] Brown, C.L. and Sax, K., *Amer J. Bot.* **48**, 683-691, (1962)
- [15] Lintilhac, P.M. and Vesecky, T. B., *Amer. J. Bot.* , **68**, 1222-1230, (1981).