

> l'écart est important, plus le nombre de conformations possibles se réduit – et l'entropie avec. On le voit aisément sur l'exemple d'une petite chaîne à une dimension (voir l'encadré de la page précédente). Cette diminution de l'entropie est encore plus marquée lorsque la chaîne comporte des centaines ou des milliers de maillons et qu'elle peut se mouvoir dans les trois dimensions de l'espace.

Quelle est la conséquence de ce fait sur les propriétés physiques de la chaîne polymérique? On peut l'anticiper en invoquant un système plus familier qui présente certaines similitudes avec notre chaîne: un gaz très peu dense.

ANALOGIE AVEC UN GAZ DILUÉ

L'énergie interne d'un tel gaz est la simple somme des énergies cinétiques de ses molécules, et ne dépend donc pas du volume dans lequel le gaz est confiné. S'il n'est pas confiné (volume infini), le nombre de configurations possibles – le nombre de façons qu'ont les molécules de se répartir dans l'espace – est maximal. La pression du gaz est alors nulle.

Si l'on confine le gaz dans un volume fini, le nombre de configurations de ses molécules diminue, et avec elle l'entropie. Dans ce cas, le gaz exerce une pression non nulle sur les parois, et il faut par conséquent exercer des forces pour maintenir ce volume ou le réduire.

De façon analogue, lorsqu'on cherche à maintenir les extrémités de la chaîne polymérique écartées d'une distance non nulle, on réduit le nombre de configurations possibles de la chaîne et, en y regardant de plus près, le volume accessible à ses différentes unités (voir l'encadré ci-dessus). Il apparaît alors naturellement, comme la pression pour le gaz, une force qui s'oppose à ce que les extrémités soient plus écartées, ce qui réduirait encore l'entropie.

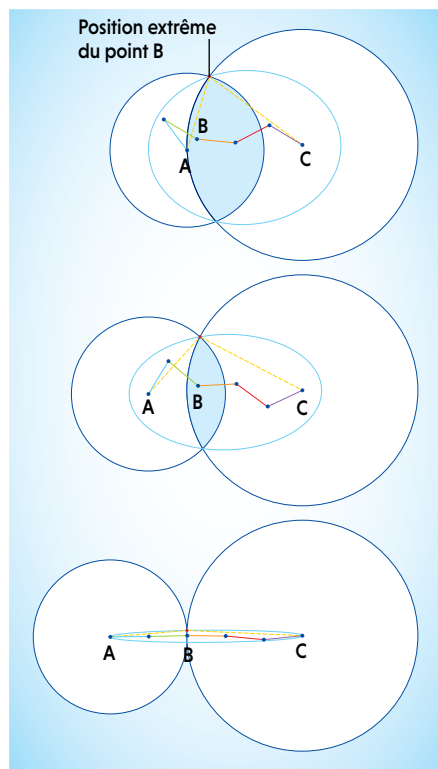
Dans les deux cas, c'est la réduction du nombre des configurations/conformations accessibles, soit un effet purement entropique, qui explique l'origine de la pression/force de rappel.

Cette interprétation par des considérations d'entropie est, dans le cas d'un gaz, parfaitement compatible avec l'approche cinétique, qui consiste à comprendre comment les molécules du gaz, par leurs chocs sur les parois (qui sont de plus en plus fréquents à mesure que le volume diminue), exercent une pression.

Dans le cas de la chaîne polymérique, une autre interprétation est aussi possible, mais elle est plus complexe à mener.

RÉDUCTION DU CHAMP DES POSSIBLES

Pour une chaîne de 5 maillons, longs chacun de 1 unité, et ayant pour extrémités les points A et C, on considère l'espace (ici la surface) qui lui est accessible en fonction de l'écartement AC. Cet espace est délimité par une ellipse (en bleu clair) dont les foyers sont A et C (car pour tout point X de la chaîne, on doit avoir $AX + XC \leq 5$, la longueur de la chaîne). Pour le point particulier B, situé à 2 unités de A et à 3 unités de C, l'espace accessible (en bleu) est l'intersection du cercle de centre A et de rayon 2 avec le cercle de centre C et de rayon 3. On voit que quand A et C s'écartent, ces espaces accessibles se réduisent : l'entropie diminue. Cela permet d'expliquer l'échauffement d'un élastomère que l'on étire.



Elle consiste à considérer les contraintes dues aux liaisons chimiques au sein de la chaîne, d'où résultent des forces qui se transmettent le long de la chaîne jusqu'aux extrémités. On en conclut qu'il faut appliquer une force pour maintenir la distance entre ces extrémités.

Et de la même façon que la paroi d'un piston que l'on comprime accélère comme une raquette les molécules qui le frappent, ce sont les liaisons entre monomères qui transforment en énergie cinétique des maillons de la chaîne, donc en chaleur, le travail que l'on fournit lorsque l'on étire cette dernière.

Reste à passer d'une chaîne moléculaire unique à un élastomère massif. Les chaînes sont dans cette situation beaucoup moins libres de se mouvoir, car elles sont fortement confinées par les chaînes environnantes et reliées entre elles par des ponts moléculaires qui assurent la cohésion de l'ensemble et son caractère solide. Il en résulte un réseau tridimensionnel extrêmement complexe où, entre deux nœuds, les chaînes comportent quelques centaines de maillons.

Il n'en demeure pas moins que la réduction du nombre de conformations de tout ce réseau reste à l'œuvre quand on étire l'élastomère. D'où les mêmes propriétés élastiques et thermiques que pour la chaîne unique. ■

BIBLIOGRAPHIE

D. Roundy et M. Rogers, **Exploring the thermodynamics of a rubber band**, *American Journal of Physics*, vol. 81(1), pp. 20-23, 2013.

J. H. Weiner, **Entropic versus kinetic viewpoints in rubber elasticity**, *American Journal of Physics*, vol. 55(8), pp. 746-749, 1987.

L'AUTEUR



HERVÉ LE GUYADER
professeur émérite de biologie
évolutive à Sorbonne Université,
à Paris

QUAND LES PLANTES GRAVISSSENT LES MONTAGNES

Les plantes à fleurs du volcan Chimborazo, en Équateur, poussent plusieurs centaines de mètres plus haut qu'en 1802 sous l'effet du réchauffement climatique. Mais elles ne font pas que se déplacer...

Le Chimborazo, en Équateur, est un volcan colossal, dont la base mesure 20 kilomètres de diamètre. Déjà en 1736, l'explorateur français Charles Marie de La Condamine avait gravi ses pentes, jusqu'à 4755 mètres d'altitude, lors d'un voyage visant à mesurer la longueur d'un arc de méridien de 1 degré près de l'équateur. Le 23 juin 1802, c'est au tour du naturaliste allemand Alexander von Humboldt et de son acolyte, le botaniste français Aimé Bonpland, d'entreprendre son ascension. Ils arrivent à 5920 mètres, dans le glacier sommital qui débute dès 4814 mètres.

À partir de 4600 mètres, plus de plantes à fleurs, ils ne trouvent que des lichens. Au fur et à mesure de leur ascension, les deux naturalistes herborisent en relevant avec précision les altitudes de leurs prélèvements. C'est alors qu'ils remarquent que le port des plantes

d'altitude ressemble à celui des plantes en haute latitude: elles sont plus ramassées, à croissance lente, avec des formes en rosette ou en coussinet. Sur les pentes du Chimborazo, ils ont l'impression de parcourir en réduction les climats de la Terre, des Tropiques à l'Arctique.

En 2012, une équipe internationale organisée par Jens-Christian Svenning, de l'université d'Aarhus, au Danemark, décide de rééditer cette mémorable ascension, et de retrouver les lieux des prélèvements de Humboldt et Bonpland. Surprise: la limite des plantes à fleurs est de 5185 mètres, soit plus de 500 mètres plus haut qu'il y a 210 ans! Le glacier a fondu et s'est rétracté à 5270 mètres, soit 450 mètres plus haut qu'auparavant. La végétation a donc gagné en altitude sous l'effet du réchauffement climatique. On pourrait penser que les plantes se sont contentées de garder leur environnement de prédilection: elles ont tenté leur chance aux alentours et persisté



Hervé Le Guyader
a récemment publié:
**L'Aventure de
la biodiversité,**
(Belin, 2018).

Le Chimborazo (ici vu depuis le plateau de Tapia, en Équateur, sur une gravure illustrant le récit du voyage de Humboldt et Bonpland, publié en 1810) est le plus haut volcan du monde.

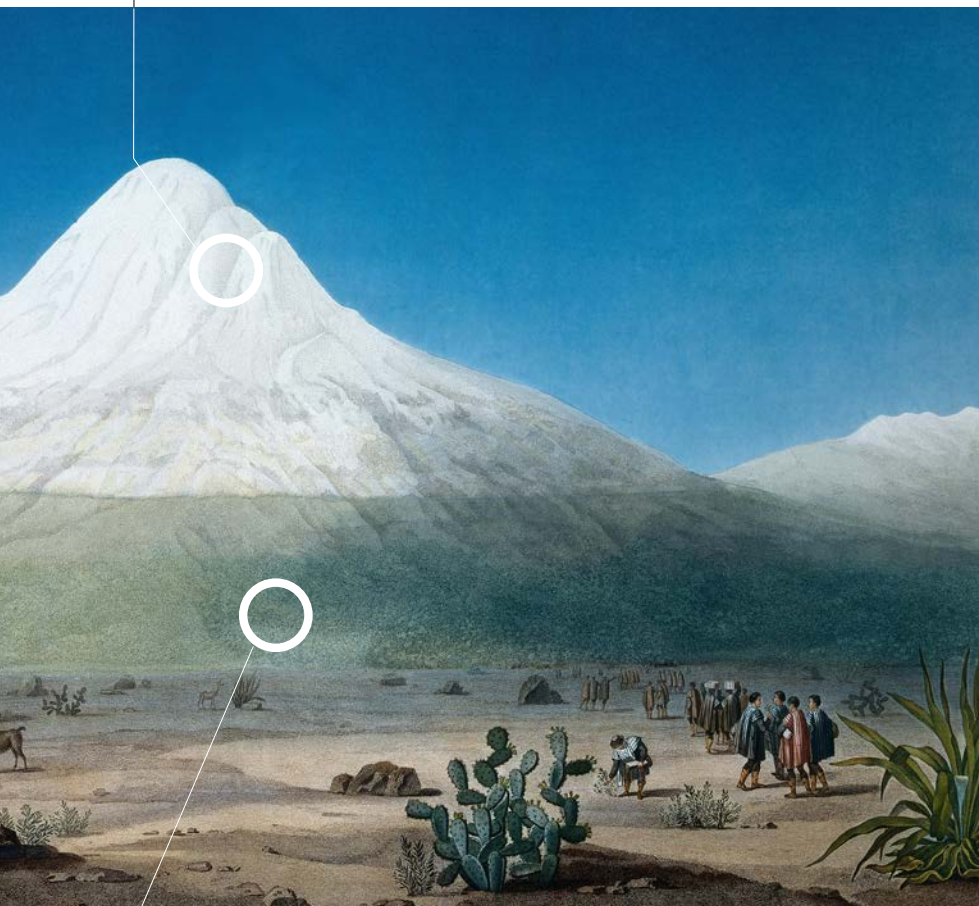
EN CHIFFRES

6 268

C'est la hauteur en mètres du Chimborazo au-dessus du niveau de la mer. Mais, vu l'aplatissement de la Terre aux pôles, il dépasse l'Everest (8 848 mètres au-dessus du niveau de la mer) de 2 kilomètres, si l'on mesure à partir du centre de la Terre.

500 ou 250 ?

La végétation sur le Chimborazo est-elle montée de 500 ou de 250 mètres depuis les relevés d'Alexander von Humboldt, en 1802 ? Telle est la question que Pierre Moret, de l'université de Toulouse, et ses collègues ont soulevée en mai 2019. En effet, après une analyse fine des archives du naturaliste, il apparaît que les données correspondant aux plus hautes altitudes n'ont pas été mesurées sur le Chimborazo, mais sur un volcan andin plus au nord, l'Antisana. Or, sur celui-ci, les plantes ont plutôt migré de l'ordre de 250 mètres. Néanmoins, que les plantes soient montées de 500 ou 250 mètres en deux siècles, cela reste énorme.



Le 23 juin 1802, Alexander von Humboldt et Aimé Bonpland entreprirent son ascension. En s'appuyant sur l'étagement de sa végétation en fonction de l'altitude, ils ont posé les bases de l'écologie et de la biogéographie végétale – l'étude de la répartition des végétaux dans le paysage et des facteurs de cette répartition.

là où les conditions étaient optimales. Toutefois, plusieurs indices suggèrent que les choses sont plus complexes...

DES PLANTES GRIMPENT, D'AUTRES DESCENDENT...

Humboldt avait souligné deux étages importants : l'espace entre 2 000 et 4 100 mètres, caractérisé par l'association de gentianes et d'astéracées des Andes, et l'alpage, entre 4 100 et 4 600 mètres, dominé par les poacées. Aujourd'hui, les gentianes et les astéracées se détectent à partir de 3 800 mètres et sont très abondantes entre 4 200 et 4 800 mètres ; les poacées, elles, peuplent l'alpage entre 3 800 et 4 600 mètres, avec des stations isolées

jusqu'à 5 000 mètres. Globalement, les étages ont donc eux aussi migré de 400 à 500 mètres. Cependant, les zones définies par Humboldt et Bonpland se retrouvent maintenant chevauchantes : certes, les plantes grimpent, mais aussi descendent !

Or, à la fin du XIX^e siècle, le botaniste Gaston Bonnier s'est aperçu que les plantes non seulement se déplacent, mais ont aussi la capacité de modifier leurs traits avec l'altitude. Il avait lancé une série d'expériences pour étudier le port particulier des plantes alpines. Il souhaitait se focaliser sur des espèces vivant en plaine comme en montagne, mais avec des morphologies caractéristiques de leurs milieux, comme l'héliantheme commun (*Helianthemum nummularium*) ou le buplèvre en faux (*Bupleurum falcatum*). En plaine, Bonnier avait donc choisi des pieds, les avait divisés et en avait laissé une moitié sur place pour planter l'autre en altitude, dans les Alpes ou les Pyrénées. En dix ans, il avait traité plus de cent cinquante espèces !

Il a ainsi remarqué que les caractères de montagne s'acquièrent rapidement, en quelques années (voir l'encadré page 94). Il suggéra que les espèces purement alpines étaient apparues de cette manière, après disparition de la forme de plaine.

Le mécanisme de ces transformations est resté mystérieux pendant un siècle, mais les travaux récents de trois ➤

> équipes qui se sont inspirées du protocole de Bonnier suggèrent qu'il s'agirait de régulation épigénétique, c'est-à-dire des modifications de l'expression des gènes, transmissibles au cours des divisions cellulaires ou à travers les générations et qui ne changent pas la séquence d'ADN.

LA PISTE ÉPIGÉNÉTIQUE

Une première équipe, autour de Vigdis Vandvik, de l'université de Bergen, en Norvège, s'est intéressée à la plasticité phénotypique des feuilles des espèces les plus courantes des alpages du mont Gongga, le plus haut sommet du Tibet oriental, dans l'actuelle province chinoise du Sichuan. En d'autres termes, elle a suivi les variations de leurs traits : surface et épaisseur des feuilles, masse de matière sèche, teneur en carbone, azote et phosphore, ainsi qu'en isotopes du carbone et de l'azote. Les traits les plus plastiques étaient la surface des feuilles, et la teneur en isotope ^{15}N de l'azote et en phosphore, qui augmentaient avec l'altitude, témoignant d'un métabolisme plus actif.

Une deuxième équipe, autour d'Adrienne Nicotra, de l'université de Canberra, en Australie, s'est intéressée à *Wahlenbergia ceracea*, une campanulacée classique des alpages des montagnes australiennes. Cette fois, les chercheurs ont collecté les graines suivant un gradient d'altitude (entre 1600 et 1975 mètres) sur le mont Kosciuszko, en Nouvelle-Galles du Sud. Afin de tester la plasticité adaptative des plantes en réponse au réchauffement climatique, ils ont réalisé des germinations sous différentes températures et suivi différents traits : hauteur, diamètre de la rosette, nombre de feuilles, masse, nombre des fruits.

L'origine des graines s'est révélée déterminante : seules les plantes provenant d'une basse altitude présentaient une plasticité adaptative. Les autres ne changeaient pas d'aspect avec la température. De plus, les germinations issues de graines collectées à basse altitude répondaient par des variations épigénétiques importantes : le profil de méthylation de leur ADN (la cartographie des groupes méthyl associés à l'ADN) variait selon la température de culture.

La troisième équipe, autour de Sonja Siljak-Yakovlev, de l'université Paris-Sud, s'est intéressée à trois populations de lys bosniaque (*Lilium bosniacum*). L'une correspondait aux conditions optimales de la plante, à moyenne altitude (1200 mètres), sur roche calcaire ; les deux autres à des

PLAINE OU ALTITUDE ?

Le buplèvre en faux (*Bupleurum falcatum*) est une apiacée qui vit en plaine comme en montagne (à gauche, un spécimen de plaine). Au XIX^e siècle, Gaston Bonnier a divisé un pied en plaine, gardant une partie à cette altitude et plantant l'autre dans les Pyrénées, à 2 400 mètres d'altitude. Dix ans plus tard, la plante d'altitude ressemblait, en plus petit, à un *Bupleurum ranunculoides* (à droite) : système racinaire plus développé, tige simple, entrenœuds courts et feuilles seulement à la base, plus épaisses et foncées, formant une pseudorosette. Ainsi, l'environnement peut transformer l'aspect d'un organisme, ce qu'à l'époque n'expliquait pas le darwinisme...



conditions stressantes – haute altitude (entre 1800 et 2000 mètres), sur roche calcaire, et plus basse altitude (850 mètres), mais sur sol riche en serpentines, c'est-à-dire contenant des éléments toxiques tels que des ions nickel.

Les lys d'altitude présentaient un faciès alpin, avec une réduction de leur taille et du nombre de fleurs par plant. Les lys issus des serpentines arboraient aussi des différences morphologiques et des réarrangements de leurs chromosomes. Par ailleurs, l'ADN de ces deux populations était très peu méthylé. Or un rôle de la méthylation est d'empêcher des fragments mobiles d'ADN – les « éléments transposables » – de se déplacer ou de se dupliquer au sein du génome. De tels éléments pourraient être à la source des réarrangements chromosomiques et, par là, des traits observés.

Ces études suggèrent que la migration des plantes le long des pentes du Chimborazo, sous l'influence du réchauffement, ne correspond pas uniquement à la recherche d'un optimum climatique. Le dérèglement écologique semble sous-tendu par un dérèglement moléculaire – épigénétique – qui, autorisant une mobilisation d'éléments transposables, induit des changements génétiques définitifs. Ainsi, la réaction au réchauffement climatique est un problème non seulement écologique, mais aussi, et surtout, évolutif. ■

BIBLIOGRAPHIE

J. J. Henn et al., **Intraspecific trait variation and phenotypic plasticity mediate alpine plant species response to climate change**, *Front. Plant Sci.*, vol. 9, article 1548, 2018.

V. Zoldoš et al., **Epigenetic differentiation of natural populations of *Lilium bosniacum* associated with contrasting habitat conditions**, *Genome Bio. Evol.*, vol. 10(1), pp. 291-303, 2018.

N. Morueta-Horne et al., **Strong upslope shifts in Chimborazo's vegetation over two centuries since Humboldt**, *PNAS*, vol. 112, pp. 12741-12745, 2015.

A. Nicotra et al., **Adaptive plasticity and epigenetic variation in response to warming in an alpine plant**, *Ecol. Evol.*, vol. 5(3), pp. 634-647, 2015.

POUR LA SCIENCE

Édition française de Scientific American

**COMPLÉTEZ VOTRE COLLECTION
DÈS MAINTENANT !**



N° 502 (août 19)
réf. PL502



N° 501 (juillet 19)
réf. PL501



N° 500 (juin 19)
réf. PL500



N° 499 (mai. 19)
réf. PL499



N° 498 (avr. 19)
réf. PL498



N° 497 (mar. 19)
réf. PL497



N° 496 (févr. 19)
réf. PL496



N° 495 (jan. 19)
réf. PL495



N° 494 (déc. 18)
réf. PL494



N° 493 (nov. 18)
réf. PL493



N° 492 (oct. 18)
réf. PL492



N° 491 (sept. 18)
réf. PL491

À retourner accompagné de votre règlement à :

Pour la Science – Service VPC – 19 rue de l'Industrie – BP 90053 – 67402 Illkirch Cedex – email : pourlascience@abopress.fr



OUI, je commande des numéros de Pour la Science,
au tarif unitaire de 9,90 €.

1 / JE REPORTE CI-DESSOUS LES RÉFÉRENCES à 5 chiffres
correspondant aux numéros commandés :

1^{re} réf. _____ 01 x 9,90 € = 9,90 €
2^e réf. _____ x 9,90 € = _____ €
3^e réf. _____ x 9,90 € = _____ €
4^e réf. _____ x 9,90 € = _____ €
5^e réf. _____ x 9,90 € = _____ €
6^e réf. _____ x 9,90 € = _____ €

TOTAL À RÉGLER _____ €

Groupe Pour la Science – Siège social : 170 bis, boulevard du Montparnasse, CS20012, 75680 Paris
Cedex 14 – Sarl au capital de 32000 € – RCS Paris B 311 797 393 – Siret : 311 797 393 000 23 – APE 5814 Z

Offre valable jusqu'au 31/12/2019 en France Métropolitaine uniquement. Pour l'export, rendez-vous sur notre site internet boutique.pourlascience.fr. Les prix affichés incluent les frais de port et les frais logistiques.
Les informations que nous collectons dans ce bulletin d'abonnement nous aident à personnaliser et à améliorer les services que nous vous proposons. Nous les utiliserons pour gérer votre accès à l'intégralité de nos services, traiter vos commandes et paiements, et vous faire part notamment par newsletters de nos offres commerciales moyennant le respect de vos choix en la matière. Le responsable du traitement est la société Pour la Science. Vos données personnelles ne seront pas conservées au-delà de la durée nécessaire à la finalité de leur traitement. Pour la Science ne commercialise ni ne loue vos données à caractère personnel à des tiers. Les données collectées sont exclusivement destinées à Pour la Science. Nous vous invitons à prendre connaissance de notre charte de protection des données personnelles à l'adresse suivante : <https://rebrand.ly/charte-donnees-pls>. Conformément à la réglementation applicable (et notamment au Règlement 2016/679/UE dit « RGPD ») vous disposez des droits d'accès, de rectification, d'opposition, d'effacement, à la portabilité et à la limitation de vos données personnelles. Pour exercer ces droits (ou nous poser toute question concernant le traitement de vos données personnelles), vous pouvez nous contacter par courriel à l'adresse protection-donnees@pourlascience.fr.

2 / J'INDIQUE MES COORDONNÉES

☐ M. ☐ Mme

Nom : _____

Prénom : _____

Adresse : _____

Code postal _____ Ville : _____

Téléphone _____

J'accepte de recevoir les offres de Pour la Science ☐ OUI ☐ NON

3 / JE CHOISIS MON MODE DE RÈGLEMENT

☐ Par chèque à l'ordre de Pour la Science

☐ Carte bancaire

N° _____

Date d'expiration _____

Clé (les 3 chiffres au dos de votre CB) _____

Signature obligatoire :



RETROUVEZ TOUS LES ANCIENS NUMÉROS SUR
BOUTIQUE.POURLASCIENCE.FR