



HAL
open science

Percevoir et bouger : les plantes aussi !

Catherine Lenne, Olivier Bodeau, Bruno Moulia

► **To cite this version:**

Catherine Lenne, Olivier Bodeau, Bruno Moulia. Percevoir et bouger : les plantes aussi!. Pour la science, 2014, 438 (Avril 2014), pp.40-47. hal-01268518

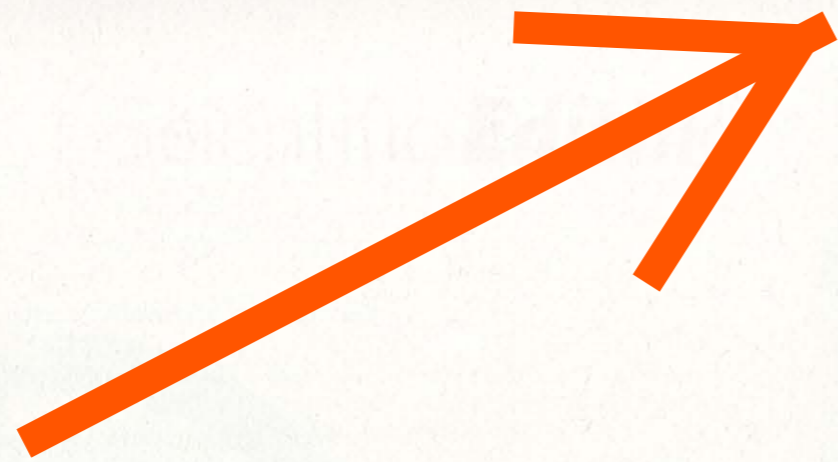
HAL Id: hal-01268518

<https://hal.science/hal-01268518v1>

Submitted on 27 May 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



A NE PAS RATER !!
Chez les Plantes aussi
ça bouge !!!

SCIÈNCI

Les plantes, elles aussi, perçoivent leur environnement !

■ POUR LA
SCIENCE

Avril 2014 - n° 438

www.pourlascience.fr

Édition française de Scientific American



Les couleurs des exoplanètes

Les coïncidences
au loto : prévisibles !

Oxygéner les tumeurs
pour mieux les détruire

La préhistoire
du fromage



Allemagne : 9,30 € - Belgique : 7,20 € - Canada /S : 10,95 CAD - Grèce /S : 7,60 € - Guadeloupe/St Martin /S : 7,30 € - Guyane /S : 7,30 € - Italie : 7,20 € - Luxembourg : 7,20 €
Maroc : 60 MAD - Martinique /S : 7,30 € - Nlle Calédonie Wallis /S : 980 XPF - Polynésie Française /S : 980 XPF - Portugal : 7,20 € - Réunion /A : 9,30 € - Suisse : 12 CHF

Percevoir et bouger : les plantes aussi !

Catherine Lenne, Olivier Bodeau et Bruno Moulia

Les plantes perçoivent leur environnement et s'y adaptent par diverses formes de mouvements. Des capacités qu'on a longtemps cru réservées aux animaux et que l'on commence à décrypter.

Les animaux perçoivent le monde extérieur et réagissent en conséquence, souvent par des mouvements visibles et rapides. À l'inverse, les plantes sont fixées au sol par leurs racines et paraissent immobiles. Seul le vent semble les mettre en mouvement. Dès lors, on a longtemps cru les plantes incapables de percevoir leur environnement et d'y répondre par des mouvements actifs adaptés (voir l'encadré page 44).

Toutefois, cette passivité végétale n'est qu'une apparence, due à la lenteur des mouvements en jeu. Quand on filme une plante et que l'on passe la séquence d'images en accéléré, le résultat est spectaculaire : les fleurs s'ouvrent et se ferment, des tiges artificiellement penchées se redressent et s'élancent vers le ciel, les lianes explorent l'espace puis s'enroulent autour d'un support... Qui plus est, comme on le verra, certaines plantes ont même des mouvements rapides et étonnants, visibles à l'œil nu.

Au cours des 20 dernières années, l'étude quantitative des mouvements lents a connu un essor important, notamment grâce à de nouvelles techniques d'imagerie *in vivo*. Elle a révélé chez les plantes une sensorimotricité complexe et généralisée, c'est-à-dire une sensibilité qui leur permet d'effectuer des mouvements adaptés à leur environnement. Par sensibilité, on entend une capacité à percevoir des stimulus de natures diverses (lumière, température, gravité, pression mécanique, concentration d'une espèce chimique, etc.), émis ou non par d'autres organismes vivants. Et par motricité, on entend des mouvements actifs utilisant l'énergie des cellules. C'est probablement en partie grâce à cette sensorimotricité que les plantes à fleurs (angiospermes) ont colonisé la terre ferme il y a environ 140 millions d'années.

L'ESSENTIEL

- On a longtemps considéré les plantes comme des organismes passifs dépourvus de capacités perceptives.
- En réalité, elles sont sensibles à de multiples stimulus, telles la lumière ou la gravité. Elles seraient même sensibles à leur propre posture.
- Elles y répondent par des mouvements rapides, fondés sur le gonflement réversible de certaines cellules, ou par un contrôle de leur croissance, grâce auquel elles se redressent, se courbent ou tournent sur elles-mêmes...

© Eye Ubiquitous/Corbis

Quels sont les mécanismes qui assurent cette sensibilité ? Chez les animaux, les stimulus physiques ou chimiques sont captés par des cellules particulières et traduites en signaux électriques : l'influx nerveux. Ce dernier est acheminé jusqu'à un système nerveux central – le cerveau ou la moelle épinière –, où il est intégré à d'autres informations pour former une perception de l'environnement extérieur. Une réaction motrice (mobilisant le moteur biomécanique qu'est la musculature) est alors déclenchée – ou pas. Quand la moelle épinière est le seul centre nerveux impliqué, le mouvement

est stéréotypé et qualifié de réflexe. Chez les plantes, les scientifiques ont découvert des moteurs biomécaniques différents de la musculature. Ils ont aussi montré que les perceptions et les réactions qui s'ensuivent reposent à la fois sur des mécanismes locaux et sur la circulation d'hormones et de signaux électriques comparables, dans une certaine mesure, à l'influx nerveux.

Comme nous le verrons, certains des mécanismes en jeu ont été élucidés au cours des dernières années. Mais avant de les décrire, présentons les différents types de mouvements observés chez les plantes.

L'étude des mouvements des plantes en réponse à des stimulus a fait l'objet d'une longue série de découvertes, qui s'accélère aujourd'hui. Au XIX^e siècle, Charles Darwin a étudié avec son fils Francis la réaction des plantes à une perturbation environnementale. Ils ont par exemple éclairé latéralement des graminées qui venaient de germer et constaté qu'elles se courbent lentement, finissant par s'aligner sur la direction de la source lumineuse. On qualifie de tropismes (du grec *tropéin*, tourner) de tels mouvements directionnels en réaction à une anisotropie du milieu.



1. LA DIONÉE ATTRAPE-MOUCHE se referme comme un piège à loup sur les insectes qui effleurent ses poils sensibles. Cette plante carnivore est donc dotée de sensibilité et de motricité. Chez la plupart des autres plantes, ces facultés sont moins visibles, mais néanmoins présentes.

Jusqu'à ces dernières années, les tropismes ont été classés selon la nature du facteur orientant le mouvement. Celui de l'expérience des Darwin est ainsi un phototropisme, lié à la lumière. À la fin des années 1990, les biologistes ont mis en évidence un autre type de phototropisme, associé à des longueurs d'onde particulières : lorsque des réflecteurs renvoient une lumière caractéristique de celle réfléchie par les tissus chlorophylliens des végétaux, les plantes situées à proximité s'en écartent (leur croissance s'oriente dans la direction opposée) ou accélèrent leur croissance en hauteur. Ainsi, les plantes « voient » leurs voisines.

En 1999, l'un de nous (B. Moulià) et ses collègues ont même montré qu'un plant de maïs peut détecter les autres végétaux à plus de trois mètres de distance. Grâce à cette capacité sensorimotrice, les plantes évitent que leurs voisines ne leur fassent trop d'ombre, ce qui est utile dans la compétition entre espèces ou entre individus partageant la même niche écologique.

Il existe de multiples tropismes. L'héliotropisme, un type particulier de phototropisme, est lié à la course du soleil (ainsi, avant la floraison, le tournesol tourne son capitule vers le soleil au fil de la journée). Le gravitropisme est lié à la perception de la verticale (il peut concerner les racines, qui s'enfoncent dans le sol parallèlement au champ de pesanteur, ou les tiges et les troncs inclinés, qui se redressent vers le ciel). Le thigmotropisme est lié à une stimulation tactile (le grec *thigmo* signifie toucher). C'est ainsi que des lianes s'allongent jusqu'à toucher un support, puis s'enroulent autour de lui.

Outre les tropismes, il existe des mouvements végétaux non orientés, nommés nasties. Ils peuvent être déclenchés par la lumière (photonastie, comme avec le pissenlit qui s'ouvre le matin et se referme plus tard dans la matinée), par la température ambiante (thermonastie, comme avec les tulipes qui s'ouvrent quand elles sont placées au chaud) ou par une stimulation tactile (thigmonastie).

Ce dernier cas a constitué le premier exemple connu de sensorimotricité, car il est associé à des réponses rapides. Ainsi, la sensitive (*Mimosa pudica*), une petite plante tropicale d'origine américaine, replie ses feuilles en quelques secondes quand on les touche (voir l'encadré page ci-contre). Chez la dionée attrape-mouche (*Dionaea musci-*

pula), une plante carnivore, les feuilles se referment comme des pièges à loup sur les insectes qui effleurent les poils sensibles de leur nervure centrale.

Certaines plantes, tel le haricot, manifestent une troisième catégorie de mouvements actifs, constituée de révolutions régulières et nommée circumnutation : le sommet de la jeune tige monte en spirale, jusqu'à ce qu'il touche un support. La circumnutation évolue ensuite en thigmotropisme et la tige s'enroule autour de l'obstacle.

Enfin, la croissance en hauteur est elle aussi influencée par divers facteurs, tels que les sollicitations mécaniques (on parle alors de thigmomorphogénèse). Par exemple, quand on courbe une plante et qu'on la relâche (imitant ainsi l'effet du vent), elle ralentit sa croissance en hauteur pour privilégier l'augmentation de son épaisseur. Nous avons montré en 2000 que cette adaptation est déclenchée par une sensibilité à la déformation de certaines cellules.

Cette classification est aujourd'hui remise en cause, accusée d'être trop restrictive. Elle suggère qu'un stimulus unique déclenche un comportement stéréotypé, tandis qu'on s'est aperçu que les plantes combinent de multiples signaux et mouvements. En 2012, Mieke de Wit, de l'Université d'Utrecht aux Pays-Bas, et ses collègues ont montré que l'arabette des dames (*Arabidopsis thaliana*), une plante formant une rosette de feuilles horizontales plaquées au sol, perçoit les contacts prolongés avec ses voisines. Ce toucher appuyé entraîne le redressement des feuilles en quelques heures, ce qui accentue la réflexion de certains rayonnements caractéristiques. Ce « geste » est alors perçu par les voisines et provoque l'arrêt de leur croissance foliaire, limitant ainsi les risques de se faire de l'ombre.

Les moteurs végétaux

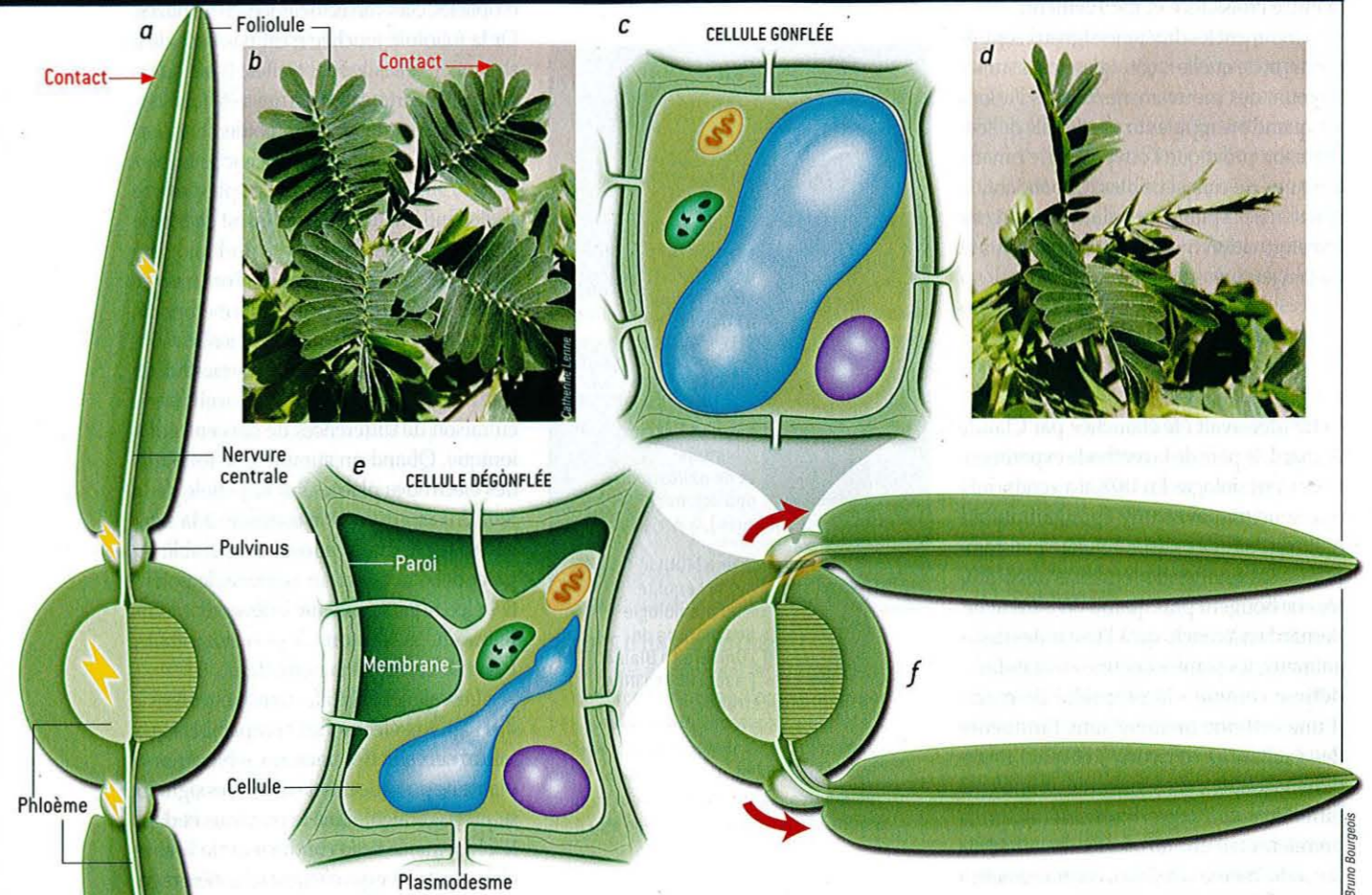
Comment les plantes exécutent-elles les mouvements observés ? Les mécanismes des mouvements rapides, tels ceux de la sensitive, sont connus depuis plusieurs décennies. Les cellules végétales sont remplies d'eau sous pression. Cette pression, dite de turgescence, atteint cinq à dix fois la pression atmosphérique (près de 100 fois plus que dans les cellules animales et deux à quatre fois plus que dans les pneumatiques des voitures). Elle résulte d'un phénomène d'osmose, c'est-à-dire d'une diffusion de l'eau à travers la membrane cellulaire du

milieu le moins concentré en composés divers (l'extérieur de la cellule) vers le milieu le plus concentré (l'intérieur de la cellule). Quand on appuie sur une feuille de sensitive, on provoque l'ouverture de canaux ioniques mécanosensibles, des canaux membranaires qui s'ouvrent brièvement sous l'effet d'une tension de la membrane et qu'on trouve aussi chez les bactéries et les animaux. Cela entraîne une entrée d'ions (par ces canaux), puis d'eau par osmose, dans les cellules du pulvinus, un organe moteur situé à la base de la feuille. En conséquence, les cellules se déforment élastiquement, comme un ballon qui se gonfle. Lors du phénomène inverse, dit de plasmolyse, les cellules se vident et se dégonflent. Ainsi, le déploiement et le repliement des feuilles sont provoqués par les variations de volume des cellules situées à leur base, qui agissent comme un vérin hydraulique (voir l'encadré ci-dessus).

Ce mécanisme moteur est dit hydro-osmotique et on le retrouve dans tous les

Quand on touche une feuille de sensitive (b), elle se replie rapidement (d). Le toucher provoque l'ouverture de canaux ioniques mécanosensibles et la propagation de signaux électriques (a, éclairs jaunes). Des ions pénètrent alors dans les cellules de la face externe du pulvinus, à la base de la foliole (une subdivision de la feuille). Cela entraîne une entrée d'eau par un phénomène d'osmose. En conséquence, les cellules se gonflent (c). Sur la face interne du pulvinus, le phénomène inverse se produit et les cellules se dégonflent (e). La foliole touchée se replie en moins d'une seconde (f). Elle est ensuite imitée par les autres folioles, voire par la feuille entière. Leur repliement est déclenché par les signaux électriques, qui se propagent dans le phloème (le tube conducteur de la sève élaborée, contenant les matières organiques). Certains traversent aussi les pulvinus. Ils passent d'une cellule à l'autre via les plasmodesmes (des tunnels dans les parois cellulaires). Quand ils atteignent un pulvinus, ils provoquent l'ouverture de canaux ioniques dits voltage-dépendants, et là encore un gonflement par osmose se produit, à l'origine du repliement.

LE RÉFLEXE DE LA SENSITIVE



mouvements réversibles. Ainsi, la plupart des mouvements dits de veille-sommeil (ceux des fleurs qui s'ouvrent le jour et se ferment la nuit) reposent sur le gonflement et le dégonflement réversibles des cellules de la base des pétales.

Les autres mouvements lents sont irréversibles. C'est le cas des plantes placées horizontalement, qui se redressent en un temps dépendant de leur taille : une dizaine d'heures pour une plante en germination (croissant encore en longueur), trois mois pour un petit arbre.

Chez les jeunes plantes herbacées et les arbres de moins d'un an, le redressement est dû à une croissance plus rapide d'un côté que de l'autre : le végétal se courbe alors dans la direction de moindre expansion. Le moteur de la croissance est aussi la pression hydrostatique d'origine osmotique : grâce à des pompes ioniques (qui consomment

de l'énergie pour transporter des ions à travers la membrane cellulaire) et divers autres mécanismes, la concentration des cellules en certains composés change, ce qui modifie la pression hydrostatique interne par osmose ; on parle d'osmorégulation.

Mais contrairement au mouvement de la sensitive, les parois cellulaires se ramollissent, et ce de façon contrôlée. Seul un côté de la cellule s'assouplit, d'où un allongement directionnel. Après cette phase, les parois durcissent à nouveau. Lorsqu'une jeune plante placée à l'horizontale se redresse, la croissance inférieure du côté concave est due à un plus faible ramollissement des parois cellulaires de ce côté.

Dans le cas d'un arbre mature poussant dans une pente, dont le tronc s'arque lentement par la base pour retrouver la verticale, le moteur ne peut être identique. D'une part, les forces hydro-osmotiques ne sont pas assez puissantes ; d'autre part, la taille des cellules ne varie plus à la base du tronc. Dans cette zone, seule une crois-

sance dite secondaire se déroule encore, c'est-à-dire une production de bois provoquant l'épaississement. Le bois est formé de plusieurs types cellulaires et comprend notamment des fibres, constituées de cellules mortes aux parois épaissies et collées les unes aux autres, qui augmentent sa rigidité. Le redressement est provoqué par la fabrication d'un bois spécial, dit de tension, dont les fibres se rétractent peu à peu. Comme il ne se dépose que d'un côté, il forme une sorte de hauban interne, qui entraîne la flexion de l'arbre.

La plupart des mouvements végétaux résultent de tels phénomènes de croissance contrôlée. Certains chercheurs vont jusqu'à considérer la croissance en hauteur comme une forme de motricité, dirigée vers le haut. Or les plantes croissent toute leur vie (en longueur au sommet des tiges, des branches et des racines, et en épaisseur ailleurs), d'où des capacités motrices permanentes. Celles-ci sont assurées par les mêmes tissus qui servent à la rigidité. Il n'y a donc pas

de distinction entre squelette et « muscle », ni entre croissance et mouvement.

Comment les différents signaux sont-ils perçus et de quelle façon agissent-ils sur les moteurs des mouvements? Nous l'avons vu, quand on appuie sur une feuille de sensitive, on provoque l'ouverture de canaux ioniques mécanosensibles. Cependant, la réaction de la plante ne se limite pas à cette transformation mécanique du stimulus et met en jeu une sensibilité complexe.

De la sensibilité à la motricité

Cette idée avait été ébauchée par Claude Bernard, le père de la méthode expérimentale en physiologie. En 1878, il a « endormi » une sensitive avec une éponge imbibée d'éther. Pour des raisons encore mal comprises, les feuilles de la plante ainsi traitées ne bougent plus quand on les touche. Bernard en a conclu qu'à l'instar des tissus animaux, les plantes ont une « irritabilité », définie comme « la propriété de réagir d'une certaine manière sous l'influence des excitants extérieurs », et que l'irritabilité végétale et la sensibilité animale ne diffèrent qu'en degré. Il considérait que la première était une forme élémentaire de la seconde, même si celle-ci, contrairement à l'irritabilité végétale, peut impliquer une perception consciente.

LES AUTEURS



Catherine LENNE est maître de conférences en botanique à l'Université Blaise Pascal.



Olivier BODEAU est doctorant à l'IHPST (Institut d'histoire et de philosophie des sciences et des techniques), à Paris.



Bruno MOULIA dirige l'équipe Mécanobiologie des plantes de l'Université Blaise Pascal et de l'INRA, à Clermont-Ferrand.

Les feuilles de la sensitive sont divisées en folioles, elles-mêmes scindées en foliolules. Or la foliolule touchée n'est pas la seule à se replier : elles le font toutes, l'une après l'autre, en partant de celle qui a été touchée. Un signal se propage donc rapidement dans la feuille. Ce signal, qui déclenche la turgescence (le gonflement) et la plasmolyse (le dégonflement) des cellules, est de nature électrique. Les expériences du biologiste indien Jagadish Chandra Bose l'ont montré dès les années 1900. Au repos, la membrane cellulaire est polarisée négativement, c'est-à-dire que le potentiel électrique intracellulaire est inférieur au potentiel extracellulaire, en raison de différences de concentration ionique. Quand on stimule une foliolule, des électrodes placées sur le pétiole de la feuille (la partie qui la connecte à la tige) enregistrent une réponse comparable au potentiel d'action d'un neurone : le potentiel électrique augmente brièvement, puis redescend au-dessous de sa valeur initiale, avant de revenir à la normale.

Les cellules végétales transmettent donc des signaux électriques comparables aux influx nerveux des animaux – bien que la plante ne possède pas de nerfs. Ces signaux se propageraient dans le pulvinus et dans le phloème, le tissu conducteur de la sève élaborée (la sève qui contient la matière organique synthétisée par les feuilles), en partie constitué de cellules vivantes. Comme dans

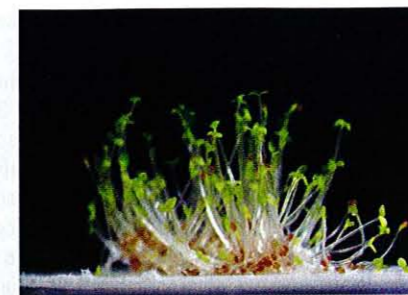
de nombreux tissus végétaux, les cellules y partagent la même membrane plasmique : elles communiquent par des plasmodesmes, sortes de tunnels creusés dans les parois (le matériau composite à base de cellulose et de gel pectique qui entoure les cellules végétales, en plus de la membrane). Les signaux électriques se propageraient le long de cette membrane commune. Ainsi, le phloème constituerait une sorte de grand axone (les prolongements neuronaux qui forment les fibres nerveuses chez les animaux).

Les signaux électriques se propagent bien moins vite le long de la nervure d'une feuille que dans un axone (un à cinq centimètres par seconde, contre plusieurs dizaines de mètres par seconde). Comme chez les animaux, ils résultent de multiples échanges ioniques à travers la membrane, déclenchés par les canaux mécanosensibles et amplifiés puis propagés par des canaux dits voltage-dépendants (qui s'ouvrent et se ferment en fonction de la différence de potentiel de part et d'autre de la membrane). Chez les animaux, l'influx nerveux passe d'un neurone à l'autre en franchissant une synapse, grâce à des molécules nommées neurotransmetteurs. Les synapses sont « plastiques », c'est-à-dire que leurs caractéristiques peuvent évoluer, une propriété essentielle à l'apprentissage et au traitement de l'information. On ne connaît pas à ce jour d'équivalents végétaux des synapses, mais des molécules chimiquement proches des neurotransmetteurs sont produites par les plantes (tel le GABA, un neurotransmetteur inhibiteur).

Des synapses végétales ?

Plusieurs équipes recherchent de telles « synapses végétales ». Celles-ci pourraient se situer par exemple au niveau des plasmodesmes du phloème (bien que la membrane soit continue, l'intérieur du plasmodesme contient des structures protéiques complexes, susceptibles d'être modifiées par le passage du signal électrique). En 2013, l'équipe d'Ed Spalding, de l'Université du Wisconsin, a montré que dans les racines de l'arabette des dames, le voisinage de ces tunnels cellulaires contient des récepteurs du glutamate (un autre neurotransmetteur animal) voisins des nôtres.

Quoi qu'il en soit, l'existence de signaux électriques n'est pas limitée aux feuilles de la sensitive. Plusieurs équipes en ont aussi observé dans d'autres organes, sur



2. LORS D'UN PHOTOTROPISME, les plantes se courbent lentement vers une source lumineuse. Comme la plupart des mouvements végétaux, cet effet résulte d'un phénomène de croissance différentielle : la face éclairée de la tige pousse moins vite que la face opposée, d'où une courbure dirigée vers la source.

des plantes différentes. Ainsi, en 2009, Elisa Masi, de l'Université de Florence, et ses collègues ont mesuré une activité électrochimique intense et temporellement organisée dans les racines de maïs. Les signaux sont déclenchés par de multiples stimulus, telle la rencontre d'un caillou ou d'un composé chimique particulier. Leur rôle est pour l'instant moins bien compris que chez la sensitive, mais les travaux récents montrent qu'ils sont aussi impliqués dans la régulation des mouvements lents et irréversibles liés à la croissance. Ils semblent là encore circuler dans les cellules du réseau phloémien, qui assurerait donc à la fois une fonction « vasculaire » (transport des sucres et des acides aminés) et une fonction « neurale ». Une même structure pour deux fonctions : l'évolution végétale est économe.

Les signaux électrochimiques du phloème ne sont pas les seuls utilisés dans le contrôle des mouvements. Prenons le cas d'une lumière latérale, qui a pour effet de courber les tiges vers la source lumineuse. La zone de perception de la lumière se situe au sommet de la tige et la zone de réaction, où les cellules s'allongent, plus bas. Entre les deux zones circule un signal de nature chimique, identifié depuis les années 1920 : il s'agit d'une hormone de croissance, l'auxine. Selon le modèle de Cholodny-Went (du nom des deux biologistes qui l'ont proposé de façon indépendante en 1927 et 1928, le Russe Nikolai Cholodny et le Néerlandais Frits Went), l'éclairage anisotrope de la tige provoque une redistribution latérale d'auxine vers la face ombrée. La concentration de l'hormone augmente sur cette face et y stimule l'allongement des cellules. La croissance différentielle qui en résulte produit la courbure.

Par quel mécanisme une lumière anisotrope déclenche-t-elle la redistribution latérale de l'auxine? Sous un éclairage homogène, l'hormone, synthétisée au sommet des tiges, circule vers le bas de la plante. Le transport a lieu de cellule en cellule, dans les tissus vivants des nervures (les cellules qui entourent les vaisseaux de transport de la sève) ou dans l'épiderme. Des protéines membranaires spécialisées, les transporteurs d'auxine, assurent la traversée des membranes cellulaires. Celles qui pompent l'hormone hors des cellules ne sont localisées que sur leur face inférieure, ce qui explique que l'auxine ne circule que vers le bas. Une expérience simple confirme que ce sont bien ces protéines, et non la

La lente remontée des plantes sur l'échelle du vivant

Depuis la naissance de la physiologie en Grèce antique, on distingue la vie métabolique, qui assure les fonctions de nutrition et de croissance, et la vie « de relation », où l'organisme interagit avec l'environnement grâce à des organes sensoriels et moteurs. Les végétaux n'auraient accès qu'à la première. On parle ainsi de vie végétative pour décrire le fonctionnement automatique des poumons, de l'estomac, des intestins... L'appareil nerveux qui en règle le fonctionnement est aussi qualifié de végétatif. Sur cette sorte de tronc commun aux végétaux et aux animaux, nos organes sensoriels et moteurs ajouteraient une enveloppe animale.

Cette représentation des plantes comme des organismes passifs remonte au moins à Aristote. Dans son traité *De l'âme*, le philosophe grec

leur reconnaissait pourtant une faculté à se mouvoir (leur croissance était assimilée à un mouvement), mais non couplée à la capacité de sentir. Il distinguait différentes âmes dans la nature (l'âme étant entendue comme ce qui anime la matière d'un organisme) : l'âme nutritive, la plus basse, qui permet aux êtres vivants de se reproduire, de croître et de se nourrir ; l'âme sensitive, qui confère le pouvoir de sentir les propriétés du monde environnant ; et enfin, l'âme rationnelle ou intellectuelle, qui préside à la pensée. Selon Aristote, les végétaux n'ont que la première, tandis que les animaux possèdent aussi la deuxième et que les trois réunies sont l'apanage de l'homme. Dès l'Antiquité, les végétaux sont ainsi placés tout en bas de l'échelle. Cette conception aura

la vie longue. En 1753, Buffon compare le végétal à « un animal qui dort » et, en 1800, le physiologiste Bichat formule la même idée : « On dirait que le végétal est l'ébauche, le canevas de l'animal, et que, pour former ce dernier, il n'a fallu que revêtir ce canevas d'un appareil d'organes extérieurs, propres à établir des relations ». La notion moderne de vie végétative radicalisera ce modèle, faisant de la sensorimotricité la ligne de rupture entre l'animal et le végétal.

Cette idée n'a commencé à être remise en cause qu'au milieu du XIX^e siècle, par les Darwin (le biologiste Charles, père de la théorie de l'évolution, et son fils Francis, un botaniste) et par les physiologistes allemands des végétaux, en particulier Wilhem Pfeffer et Julius von Sachs.

Ils ont mis en évidence une certaine réactivité des plantes aux perturbations extérieures. Les recherches ultérieures ont amplifié leurs découvertes et révélé chez les plantes une sensorimotricité riche et originale, dont on commence juste à apercevoir l'ampleur. Elles ont permis de dépasser un double obstacle épistémologique, d'origine anthropomorphique. Tout d'abord, croissance et mouvement nous semblent des processus séparés, de vitesses différentes, mais chez les plantes, ils se confondent : la croissance est le moteur de la motricité. En outre, la sensorimotricité animale est fondée sur des organes dédiés et localisés (les yeux, les mains, les muscles, etc.), tandis que chez les plantes, elle est plus répartie. C'est pourquoi sa mise en évidence a été moins immédiate.

pesanteur, qui polarisent la circulation de l'hormone: quand on retourne la plante, l'auxine circule vers le haut.

Lors de la réponse phototropique, la lumière agit sur des pigments solubles, les phototropines, dont elle provoque la phosphorylation (l'ajout d'un groupe phosphate). Cela déclenche, par un mécanisme qui reste à préciser, la relocalisation des transporteurs membranaires d'auxine sur les faces latérales des cellules, du côté opposé à la lumière. Dès lors, l'hormone se propage latéralement et s'accumule sur la face ombrée.

De même, des pigments photosensibles, les phytochromes, sont en cause dans la perception des plantes voisines évoquée précédemment. Ces pigments influent sur l'expression du génome d'une façon qui dépend de leur configuration tridimensionnelle. Or cette configuration varie selon les longueurs d'onde reçues. Il en résulterait une modulation de l'expression du génome, qui modifierait la croissance.

Dans les autres tropismes, l'auxine semble jouer un rôle: dans une racine placée à l'horizontale, par exemple, la croissance différentielle des deux faces qui entraîne la courbure vers le bas est aussi liée à une redistribution latérale de l'hormone. Celle-ci s'accumule sur la face inférieure, dont elle inhibe l'allongement. L'effet est inversé par rapport à la tige, car il dépend de la concentration d'auxine et de l'organe végétal (tige ou racine): l'hormone stimule la croissance au-dessous d'une concentration critique et l'inhibe au dessus. Or cette concentration critique est, dans la racine, 10000 fois inférieure à celle de la tige. Comme dans le phototropisme, la redistribution de l'hormone repose sur la migration des transporteurs d'auxine. Les mécanismes qui provoquent cette migration restent à élucider, mais ils doivent être liés à la capacité des plantes à percevoir la verticale.

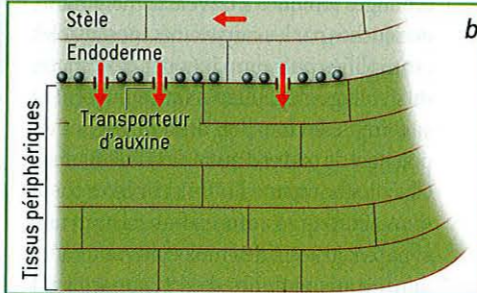

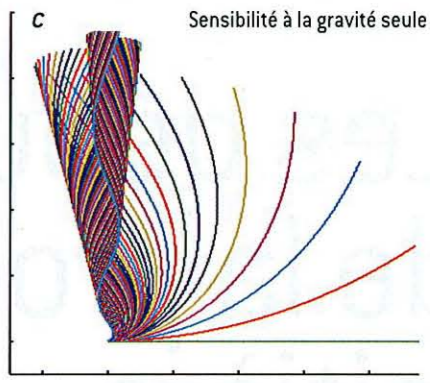
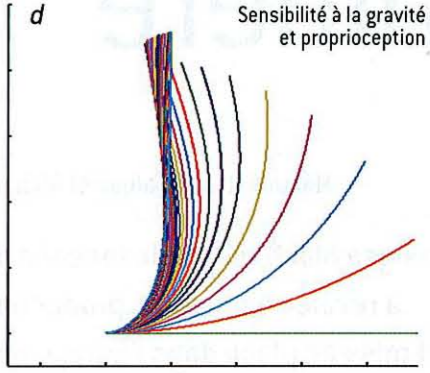
La gravité est perçue dans les pointes des racines, ainsi que dans les tissus périphériques des tiges chez les jeunes plantes herbacées et les rayons ligneux du bois chez les arbres. Dans les deux cas, des cellules spécialisées, nommées statocytes, contiennent des grains d'amidon, les statolithes, plus denses que le cytoplasme environnant. D'une taille de l'ordre du micromètre, ces grains se déposent sous l'action de la gravité sur le fond de la cellule. La plante dispose ainsi de petits «sabliers cellulaires» qui lui indiquent le sens de la gravité (la direction «bas»).

SENSIBILITÉ À LA PESANTEUR ET PROPRIOCEPTION : LES DEUX CLEFS DU REDRESSEMENT

Quand on incline une jeune pousse, elle se redresse peu à peu (a, les positions successives d'une tige d'arabette des dames). Le phénomène est en partie dû à l'action de l'auxine, une hormone de croissance synthétisée au sommet de la plante et qui descend par son centre (la stèle et l'endoderme). Dans une tige verticale, l'auxine ne fait que descendre, car elle est pompée à travers les membranes par des «transporteurs» situés sur la face inférieure des cellules. L'inclinaison horizontale de la tige entraîne une relocalisation de ces pompes sur la face cellulaire latérale, maintenant orientée vers le bas (b). L'hormone se concentre alors sur la face inférieure de la plante, qui pousse plus vite, d'où la courbure vers le haut. La relocalisation des transporteurs d'auxine serait provoquée par des statocytes, des grains d'amidon qui pèsent sur le fond des cellules et sont donc à l'origine de la sensibilité de la plante à la pesanteur.

Cependant, quand on simule le redressement de la plante en supposant qu'il n'est piloté que par cette sensibilité, on constate qu'elle oscille autour de la position verticale (c, les positions successives de la tige). Pour que la simulation reproduise la rectitude observée dans la nature (d), il faut supposer que chaque cellule perçoit sa déformation et réagit de façon à minimiser la courbure, c'est-à-dire que la plante est dotée d'une proprioception.

DANS UNE TIGE INCLINÉE, l'auxine venue du sommet s'accumule sur le côté inférieur (dans la demi-tige ci-contre, sa concentration est d'autant plus élevée que le vert est foncé). En effet, elle est pompée à travers les membranes (flèches rouges) par des transporteurs, qui se relocalisent sur la face latérale des cellules suite à l'action de statocytes (grains noirs) dans l'endoderme.

Ce mécanisme présente une certaine ressemblance avec notre propre système de perception de la gravité. Chez l'homme, de petites concrétions minérales de carbonate de calcium, aussi nommées statolithes (ou otolithes), sont inclus dans le liquide visqueux des canaux de l'oreille interne. Elles pèsent sur des cellules ciliées excitables, qui créent un signal électrique. Transmis au cerveau, ces signaux le renseignent sur la position du corps dans l'espace.

Des perceptions coordonnées

Chez les plantes, on pense que le poids des statolithes sur le fond des cellules, ainsi que celui de la cellule appuyant sur la paroi qui l'entoure, provoquent l'ouverture de canaux mécanosensibles. En conséquence, des courants ioniques locaux sont créés lorsqu'on incline la tige ou la racine. Ces courants déclencheraient une série de réactions locales, qui aboutiraient à la redistribution des transporteurs d'auxine.

Cependant, l'un d'entre nous (B. Moulià), en collaboration avec Stéphane Douady, physicien au CNRS, et Renaud Bastien, alors

doctorant à l'INRA, a montré que la sensibilité à la gravité ne suffit pas à expliquer les caractéristiques exactes du redressement gravitropique des tiges. Dans une étude publiée en 2013, ces chercheurs ont simulé ce redressement sur ordinateur, en supposant que le mouvement n'était piloté que par la perception de l'écart angulaire de la tige par rapport à la verticale. Le tronc oscillait alors autour de cette dernière, car chaque élément de tige essayait de se redresser indépendamment en entraînant les autres.

Pour obtenir l'alignement sur la direction de la gravité observé dans la nature, il faut supposer que la courbure est rectifiée en continu en tout point de la tige. Il doit donc exister un mécanisme correcteur qui permet à la plante de contrôler sa posture. Il s'agit d'un phénomène de proprioception, terme qui étymologiquement signifie «perception de la configuration géométrique du corps». Il est comparable à celui rencontré chez les animaux et les humains, même s'il est fondé sur des mécanismes locaux et non sur un traitement nerveux central.

Après avoir incorporé une telle proprioception à leur modèle, les chercheurs ont simulé le redressement de 11 espèces de

plantes à fleurs terrestres, qu'ils ont filmé et quantifié par ailleurs. Leur simulation a reproduit fidèlement le redressement de toutes les tiges, de la minuscule germination du blé aux troncs de peupliers. Ainsi, la coordination de millions de cellules motrices est possible par la combinaison d'une perception locale de l'inclinaison et de la déformation (la courbure) des cellules. C'est une nouvelle preuve que les plantes sont capables d'intégrer plusieurs signaux et ne se contentent pas d'une réponse réflexe déclenchée par un stimulus unique, comme on le pensait récemment encore.

Comment la courbure est-elle perçue et intégrée? Pour le déterminer, B. Moulià et ses collègues ont réexaminé les travaux antérieurs où la modification de la courbure et la redistribution latérale de l'auxine étaient mesurées. Cette redistribution se révèle trop lente pour provoquer la modification de courbure observée. L'auxine ne semble donc pas intervenir dans la correction proprioceptive de la courbure, même si des travaux supplémentaires seront nécessaires pour le confirmer. Là encore, des canaux mécanosensibles pourraient être en cause.

Ainsi, les plantes réajustent leur posture en permanence, en réponse à plusieurs types de signaux, telles la lumière, la gravité et la déformation. L'ensemble des signaux perçus sont intégrés pour conduire à une coordination des mouvements. L'originalité de la sensitive n'est pas tant sa sensibilité ni sa motricité, mais sa rapidité, qui rend ses mouvements perceptibles. Les mécanismes de sensorimotricité se sont probablement développés lors de la colonisation de la terre ferme, permettant aux plantes de pousser vers le haut en l'absence d'un fluide porteur.

Des réseaux complexes

L'étude des mécanismes en jeu demande des analyses allant de l'échelle moléculaire à celle de la plante entière, et associant biologistes, mécaniciens et physiciens. On commence seulement à comprendre les réseaux de signalisation et de régulation impliqués dans la coordination des mouvements végétaux. En particulier, l'auxine semble jouer un rôle important pour traduire les perceptions en motricité et elle interagit avec d'autres signaux (courants ioniques, potentiels d'action, hormones).

Ces découvertes ont remis en cause nombre de nos repères épistémologiques et brouillé la frontière entre les plantes et les animaux. Certains chercheurs, comme Tony Trewavas, de l'Université d'Édimbourg, ou Francisek Baluska et Stephano Mancuso, de l'Université de Florence, envisagent ainsi un traitement complexe de l'information chez les végétaux, qui permettrait d'adapter le comportement moteur à la combinaison de signaux reçus de l'environnement. On parle de neurobiologie végétale, terme contesté, mais qui révèle le bouleversement de nos conceptions.

Soulignons pour terminer l'originalité et l'élégance des mécanismes développés par l'évolution végétale. La sensorimotricité des plantes est fondée sur un nombre restreint de structures. Les mêmes cellules assurent à la fois la fonction squelettique et la fonction motrice, et les «influx nerveux» sont transportés par la voie «vasculaire». En outre, l'ensemble du corps de la plante est doué de sensorimotricité. De nombreuses zones d'ombre persistent dans les mécanismes en jeu. Nul doute que les recherches des années à venir seront passionnantes et permettront d'y voir un peu plus clair. ■