

L'ESSENTIEL

● On a longtemps cru les plantes passives et dépourvues de capacités perceptives.

● En réalité, elles sont sensibles à de multiples stimulus, telles la lumière ou la gravité, et sont même sensibles à leur propre posture.

● Elles sont aussi capables de mouvements rapides, fondés sur le gonflement réversible de certaines cellules, ou de mouvements lents, liés à la croissance, grâce auxquels elles se redressent, se courbent ou tournent sur elles-mêmes...

LES AUTEURS



CATHERINE LENNE est chercheuse au laboratoire Piaf (INRA-UCA), à l'université Clermont-Auvergne.



OLIVIER BODEAU était doctorant à l'Institut d'histoire et de philosophie des sciences et des techniques, à Paris.



BRUNO MOULIA dirige le laboratoire Piaf (INRA-UCA), à l'université Clermont-Auvergne.

Et pourtant elles bougent !

Se tourner vers le Soleil, s'enrouler sur un support, se rétracter lors d'un choc... Les plantes sont beaucoup plus mobiles qu'on ne le pense.

U

ne mouche, par l'odeur d'un nectar attirée, se pose sur une feuille étrange, hérissée de piquants. L'insecte, à la recherche de la nourriture promise, erre sur la surface verte et rouge. Elle effleure un poil, puis un second... et le piège se referme soudain, les deux parties de la feuille se rapprochent : les piquants deviennent des barreaux. La mouche ainsi emprisonnée est la victime d'une dionée attrape-mouche (*Dionaea muscipula*), une plante carnivore. Cette scène contredit de façon spectaculaire la supposée

Le palmier *Socratea exorrhiza* marche. En développant ses racines d'un côté et en abandonnant celles de l'autre, il peut se déplacer vers la lumière.

passivité des plantes. De fait, on a longtemps cru les plantes incapables de percevoir leur environnement et d'y répondre par des mouvements actifs adaptés (voir l'encadré page 20). Il est temps de déconstruire cette idée reçue.

Elle s'explique en partie par la lenteur de l'essentiel des mouvements en jeu. Mais ils sont réels : 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, et la dionée attrape-mouche le prouve, certaines plantes sont même capables de mouvements rapides et étonnants.

Ces dernières années, notamment grâce à de nouvelles techniques d'imagerie *in vivo*, on a découvert chez les plantes une sensorimotricité complexe et généralisée. De quoi s'agit-il ? D'une sensibilité qui leur permet d'effectuer des mouvements adaptés à leur environnement. Par sensibilité, on entend une capacité à percevoir divers ➤

➤ stimuli (lumière, température, gravité, pression mécanique, substance chimique...). Et la motricité implique des mouvements actifs utilisant l'énergie des cellules. Cette sensorimotricité a probablement favorisé les plantes à fleurs (les Angiospermes) lorsqu'elles ont colonisé la terre ferme il y a environ 140 millions d'années.

Chez les animaux, les stimulus physiques ou chimiques sont captés par des cellules particulières et traduites en signaux électriques : les influx nerveux. Chez les espèces dotées d'un système nerveux central, ces signaux sont acheminés jusqu'au cerveau ou la moelle épinière, où ils sont intégrés avec d'autres informations pour former une perception de l'environnement extérieur. Une réaction motrice (mobilisant les muscles) peut alors se déclencher. Quand la moelle épinière est le seul centre nerveux impliqué, le mouvement est stéréotypé, c'est un réflexe.

Chez les plantes, 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 (voir *La neurobiologie végétale, une idée folle ?*, par F. Bouteau, page 36). Les mouvements, en revanche, ne dépendent pas de muscles. Mais de quels mouvements parle-t-on ?

LA VISION DES PLANTES

L'étude des mouvements des plantes en réponse à des stimulus a fait l'objet d'une longue série de découvertes, qui s'accroît 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. De tels mouvements directionnels en réaction à une anisotropie du milieu sont des tropismes (du grec *tropéin*, tourner).

Jusqu'à ces dernières années, les tropismes ont été classés selon la nature du facteur orientant le mouvement. Celui de l'expérience de 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 (voir *Une communication pleine de sens*, par C. Lenne, page 30).

En 1999, l'un de nous (B. Mouliat) 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 capitule du tournesol suit le soleil). 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.

Distinctes des tropismes, les nasties sont des mouvements non orientés. Ils peuvent être déclenchés par la lumière (nastie, comme avec le pissenlit qui s'ouvre le matin et

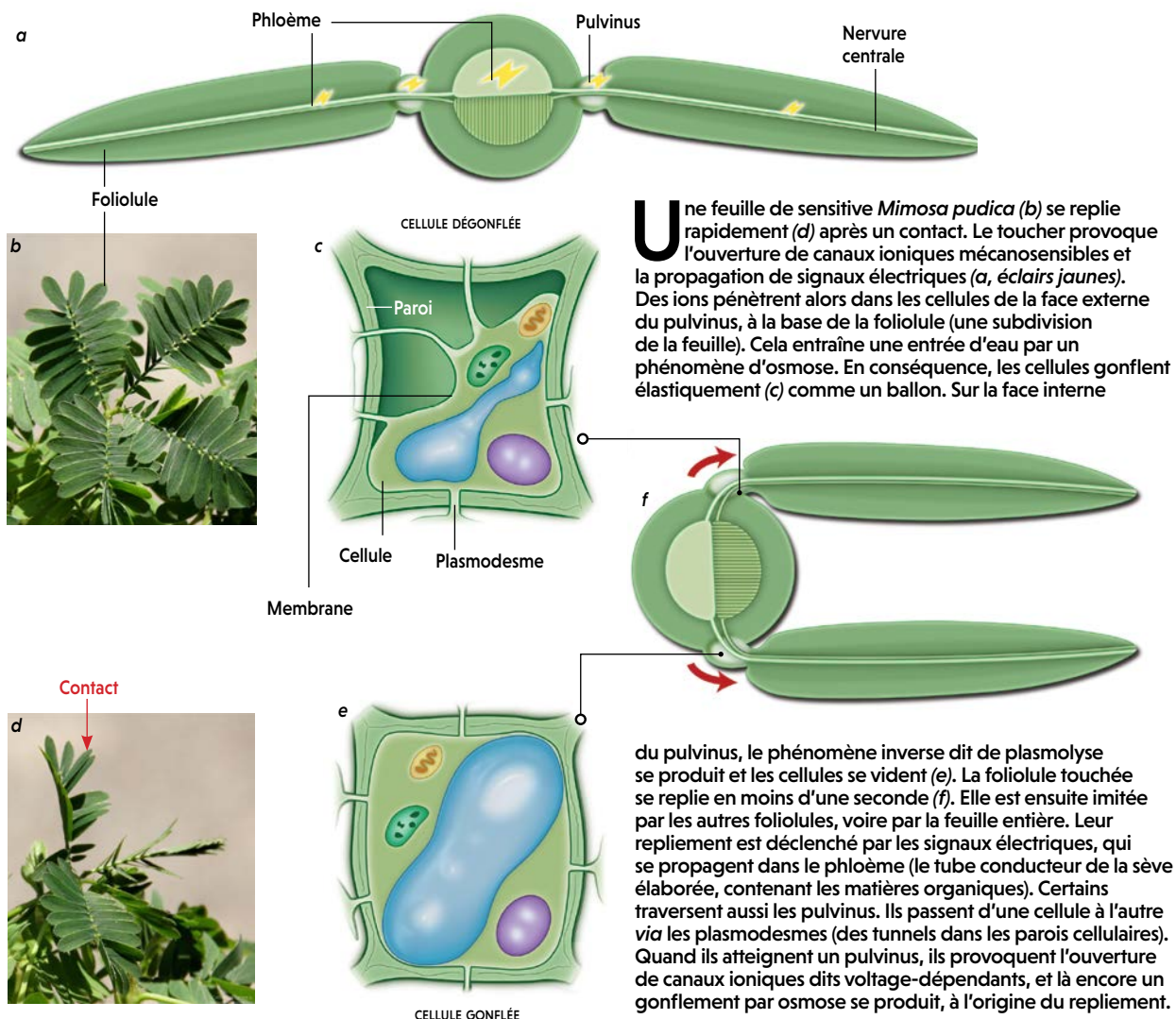
UN PLANT DE MAÏS PEUT DÉTECTER LES AUTRES VÉGÉTAUX À PLUS DE TROIS MÈTRES DE DISTANCE

se ferme 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 est le premier exemple connu de sensorimotricité, car il est associé à des réponses rapides. C'est le cas de la dionée attrape-mouche, mais aussi de la sensitive (*Mimosa pudica*), une petite plante tropicale d'origine américaine, replie ses feuilles en quelques secondes quand on les touche.

Certaines plantes, tel le haricot, manifestent une troisième catégorie de mouvements actifs, la circumnutation consistant en des révolutions régulières : le sommet de la jeune tige monte en spirale, jusqu'à ce qu'il touche un support. La

UNE PUDEUR DE SENSITIVE



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 (la 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 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, alors 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.

Comment les plantes exécutent-elles les mouvements observés ? Les mécanismes des mouvements rapides, tels ceux de la sensitive, ➤

➤ sont connus depuis plusieurs décennies (voir l'encadré page précédente) : 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.

Ces changements sont le fruit de phénomènes 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). Grâce à ce déplacement de liquide, 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 supérieure à celle des cellules animales et deux à quatre fois plus que dans les pneus des voitures).

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 père et fils (Charles et Francis) 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.

Ce mécanisme moteur hydro-osmotique se retrouve dans tous les 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.

LE REDRESSEMENT PRODUCTIF

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. Les cellules s'allongent ensuite moins vite d'un côté de la tige que de l'autre. Après cette phase, les parois durcissent à nouveau. Ainsi, une jeune plante placée à l'horizontale se redresse grâce à un allongement moindre des cellules du côté concave, dû à un ralentissement de la croissance cellulaire.

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 croissance 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 par la lignine, 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 vont jusqu'à considérer la croissance en hauteur comme une forme de motricité, dirigée vers le haut. Or les plantes croissent toute leur vie, 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.

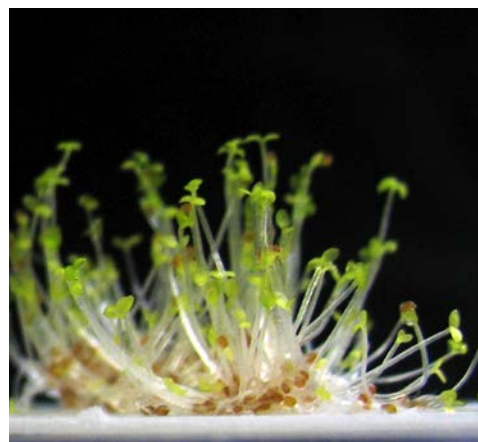
DES PLANTES IRRITABLES

Cette idée avait été ébauchée par Claude Bernard. En 1878, il a «endormi» une sensitive avec de l'éther. Pour des raisons encore mal comprises, les feuilles de la plante ainsi traitées ne bougent plus quand on les touche. Le père de la méthode expérimentale en physiologie 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 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 le gonflement et 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 (voir *les Repères*, page 6), 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 (voir *les Repères*, page 6). Les signaux électriques se propageraient

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.



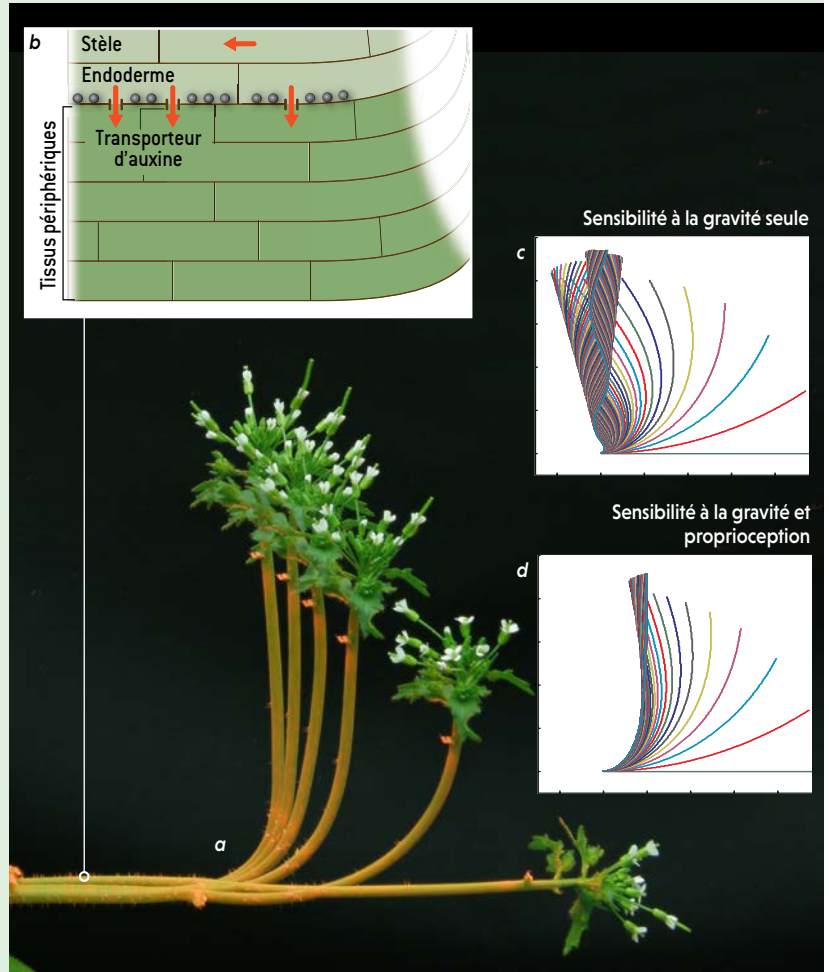
le long de cette membrane commune. Ainsi, le phloème constituerait une sorte de grand axone (voir *La neurobiologie végétale, une idée folle ?*, par F. Bouteau, page 36).

Les signaux électrochimiques du phloème ne sont pas les seuls à contrôler 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'éclairement 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 >

LES CLÉS 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 produite 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 est pompée à travers les membranes (flèches rouges) et se concentre alors sur la face inférieure de la plante (la concentration est d'autant plus élevée que le vert est foncé), qui pousse plus vite, d'où la courbure vers le haut. La relocalisation des transporteurs d'auxine serait provoquée par des statocytes (b, les grains noirs), 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.



➤ cellules qui entourent les vaisseaux de transport de la sève) ou dans l'épiderme. Des protéines 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.

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 déjà évoquée. 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 « plombs cellulaires » qui lui indiquent le sens de la gravité (la direction « bas »). Ce dispositif ressemble dans son principe à notre propre système de perception de la gravité.

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. Moulia), 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. 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.

PERCEVOIR SON CORPS

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. Moulia 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.

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).

Soulignons 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.

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. Le terme est contesté, mais il révèle le bouleversement de nos conceptions. ■

BIBLIOGRAPHIE

D. CHAMOVITZ, *La plante et ses sens*, Buchet-Chastel, 2014.

A. BARBACCI ET AL., A robust videogrametric method for the velocimetry of wind-induced motion in trees, *Agricultural and Forest Meteorology*, vol. 184, pp. 220-229, 2014.

R. BASTIEN ET AL., A unifying model of shoot gravitropism reveals proprioception as a central feature of posture control in plant, *PNAS*, vol. 110, pp. 755-760, 2013.

Advances in plant tropisms, American Journal of Botany, vol. 100, n°1, janvier 2013.

Les végétaux insolites, *Dossier Pour la Science*, n°77, 2012.

P. PELLEGRIN, *Aristote, Les Génies de la Science*, n° 25, 2005.

L'ESSENTIEL

- Comme les animaux, les plantes partagent leur vie avec une multitude de microorganismes.
- Ces communautés bactériennes et fongiques se sont spécialisées en fonction des parties de la plante qu'elles colonisent.
- Ce microbiote rend de nombreux services à la plante, qui contrôle en partie sa composition.
- L'étude de l'arabette révèle le rôle du microbiote et une partie des mécanismes de sa sélection.

LES AUTEURS

STÉPHANE UROZ est directeur de recherche de l'Inra dans l'unité Interactions arbres-microorganismes (unité mixte Inra-université de Lorraine), où travaillent également

AURÉLIE DEVEAU, chargée de recherche, et FRANCIS MARTIN, directeur du laboratoire d'excellence arbre.

AURÉLIE CÉBRON est chargée de recherche CNRS au Laboratoire interdisciplinaire des environnements continentaux (unité mixte CNRS-université de Lorraine).

Le charme discret... de la racine

Les plantes ont, elles aussi, leur microbiote : des milliards de microorganismes vivent contre leurs racines, sur leurs feuilles, dans leurs graines... et leur rôle dans le développement et la santé des végétaux est primordial.



Spermosphère
10¹ à 10³ par gramme

Sol environnant
10⁶ à 10⁹ par gramme