

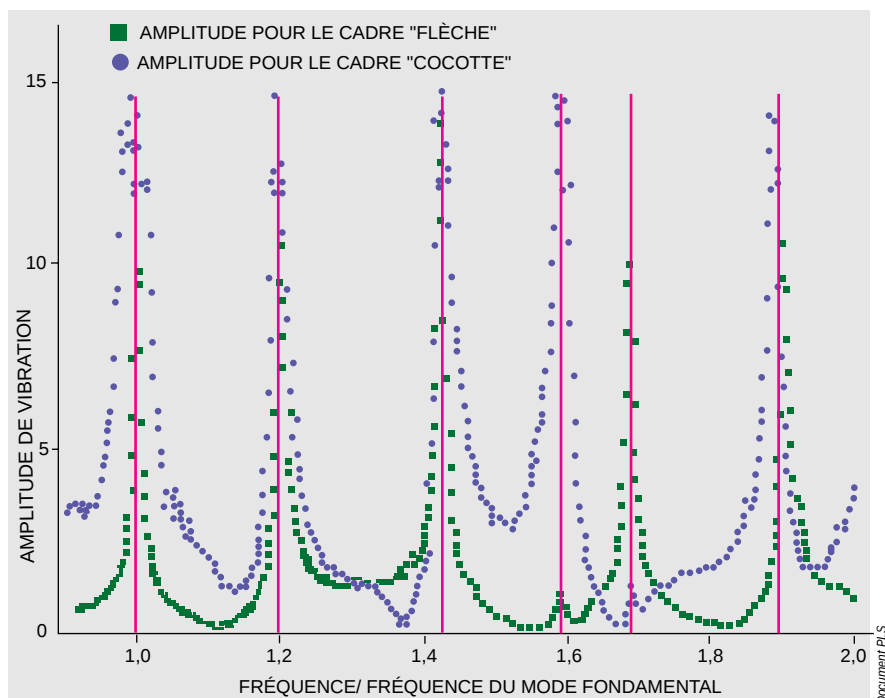
sait l'expérience dans l'air, ce dernier serait également mis en vibration, de sorte qu'il modifierait la vibration du film. De plus, un film sous vide a une durée de vie bien supérieure. L'inconvénient est qu'on ne peut pas exciter des ondes sonores à l'aide d'un haut-parleur dans le film mis sous vide. On utilise donc un dispositif d'excitation électrique, et ponctuel : il s'agit d'une électrode placée au-dessus du film. Le système de détection des vibrations du film est également ponctuel : on utilise en effet la réflexion d'un faisceau laser sur le film.

Nous avons donc tendu des films sur des cadres ayant la forme de «flèche» et de «cocotte». La figure 5 représente une courbe obtenue expérimentalement. On voit que les deux séries de pics d'amplitude (correspondant aux fréquences propres) pour «flèche» et pour «cocotte» se correspondent bien. Certains pics n'apparaissent que très écrasés : le mode correspondant est soit mal excité, soit mal détecté.

Effet Beg-Rohu

Ainsi, nous avons observé le comportement d'un film en vibration dans le régime linéaire, où nous avons adopté l'approximation que les trajectoires des points du film sont verticales. Cela revient à négliger la valeur de l'amplitude de vibration devant la taille du film. Lorsque les deux sont du même ordre de grandeur, le film se casse telle une corde trop tirée (néanmoins les cordes, étant plus rigides, se brisent plus difficilement). Mais quel est le comportement du film en vibration dans le cas intermédiaire, lorsque l'amplitude est très petite, mais non négligeable par rapport à la dimension du film ?

En réalité, les trajectoires des points d'un film en vibration sont toujours légèrement courbées, et cette courbure est d'autant plus importante que l'amplitude de vibration est grande. La force centrifuge agit sur chaque corps se déplaçant sur une courbe et tend à le ramener vers une trajectoire rectiligne. Cette force lutte par exemple contre l'effet de gravitation et empêche les planètes en rotation de tomber sur le Soleil. Dans le cas des films smectiques, cette force a été baptisée force non linéaire. Cette force est proportionnelle à l'épaisseur



5. CES DEUX COURBES OBTENUES EXPÉRIMENTALEMENT correspondent aux cadres «flèche» et «cocotte». Une courbe représente l'amplitude de la déviation du faisceau laser réfléchi en un point donné du film en fonction de la fréquence d'excitation. Une fréquence propre de vibration correspond à un pic sur le graphe. On voit que les deux séries de pics correspondent aux deux cadres. Cependant, certains pics de «flèche» sont très écrasés pour «cocotte» et réciproquement. Cela est dû aux deux dispositifs d'excitation et de détection, qui sont ponctuels : certains modes sont mal excités, ou alors on a mis la détection au «mauvais endroit» pour l'un des modes.

du film, et inversement proportionnelle au rayon de courbure de la trajectoire de l'élément du film. Comme le rayon de courbure change d'un point à un autre, la force non linéaire n'est pas homogène. Ainsi, si l'épaisseur du film n'est pas uniforme, les plages plus épaisses sont entraînées vers les «ventres» du film en vibration où les trajectoires sont les moins courbées.

L'intérêt des expériences utilisant des films smectiques est leur grande maniabilité. De plus, ils constituent de véritables membranes sans qu'aucune analogie soit nécessaire, comme dans le cas des cavités micro-ondes. En

outre, les équations qui déterminent les fréquences propres de vibration sont analogues à l'équation de Schrödinger bidimensionnelle. Ainsi, la forme du film en vibration peut être «associée» à la fonction d'onde d'une particule quantique évoluant dans un puits de potentiel.

Les problèmes abordés dans cet article concernaient les films smectiques composés de couches liquides. Il existe également d'autres types de smectiques ; les différences entre ces mésophases se manifestent dans la force de rappel. Ainsi, en écoutant les vibrations du film, on peut «entendre» sa structure.

Maria BRAZOVSKAIA, Catherine EVEN et Pawel PIERANSKI sont chercheurs au Laboratoire de physique des solides, à Orsay.

P. PIERANSKI et al, *Phys. A*, vol. 194, n° 364, 1993.

J.W. RAYLEIGH, *The Theory of Sound*, Dover Publishing Inc., 1945.

M. KAC, *Am. Math. Monthly*, vol. 73, n° 1, 1966.

C. GORDON et D. WEBB, *You Can't Hear*

the Shape of a Drum, in *American Scientist*, janvier-février 1996.

S. SRIDHAR et A. KUDROLLI, *Phys. Rev. Letters*, vol. 72, n° 2175, 1994.

M. ALBERTINI, J.-C. LACOUTURE et X. POUDRET, stage effectué au Laboratoire de physique des solides, 1996.

M. BRAZOVSKAIA, H. DUMOULIN et P. PIERANSKI, *Phys. Rev. Lett.*, vol. 76, 1996.

Isabelle KRAUS, thèse de doctorat, Orsay, 1995.

La communication des bactéries

RICHARD LOSICK • DALE KAISER

Les bactéries échangent des messages chimiques entre elles, ainsi qu'avec les plantes et les animaux. Ce besoin de communiquer expliquerait l'extraordinaire variété des molécules synthétisées par les micro-organismes.

« Le matin du 4 juin, j'ai observé une abondance de créatures vivantes et, en regardant de nouveau l'après-midi du même jour, j'ai trouvé nombre d'entre elles dans une seule goutte d'eau... Lorsqu'on les regardait à travers le microscope, elles ressemblaient à des grains de sable vus à l'œil nu. » C'est en ces termes qu'en 1676, le naturaliste hollandais Antonie van Leeuwenhoek décrit ce qui était probablement l'une des premières observations de bactéries jamais réalisées.

Le microscope rudimentaire de Leeuwenhoek, constitué d'une seule lentille, permettait tout juste de discerner les bactéries. Aujourd'hui, les biologistes savent que les bactéries, qui sont parmi les occupants de la Terre les plus anciens et les plus abondants, ont une structure très simple. Vues au microscope électronique, elles ne semblent être que de petits récipients rigides, emplis d'ADN et de cytoplasme, tandis que les cellules de la plupart des autres organismes vivants renferment des structures élaborées, telles qu'un noyau, un réseau complexe de fibrilles organisées en un échafaudage interne, ainsi que des mitochondries, organites spécialisés dans la production d'énergie.

Malgré leur simplicité structurelle, les bactéries manipulent merveilleusement leur environnement. Leur adaptabilité s'observe nettement lorsqu'on examine leurs communications, soit entre elles, soit avec les organismes supérieurs. Ces interactions, matérialisées par l'échange de molécules spéciales, ne provoquent parfois que

de minimes changements de comportement, mais on découvre également des cas où les modifications sont spectaculaires.

Des signaux lumineux

Depuis longtemps, les biologistes savent que les bactéries vivent en colonies. Cependant, ils pensaient naguère que les membres de ces colonies agissaient individuellement, sans se préoccuper de leurs congénères. Désormais, on sait que la plupart des bactéries, sinon toutes, communiquent. Nous examinerons ici quelques exemples de communication parmi les mieux connus et les plus intrigants.

La première observation de la communication entre bactéries fut effectuée par des biologistes marins, qui étudiaient des bactéries marines lumineuses : en 1970, à l'Université Harvard, Kenneth Nealson et John Woodland Hastings remarquèrent que les bactéries lumineuses de leurs cultures n'émettaient pas toujours la même quantité de lumière ; en outre, elles n'émettaient de la lumière que lorsque leur densité était suffisante.

K. Nealson et J.W. Hastings savaient que l'émission de lumière résultait de réactions chimiques catalysées par une enzyme nommée luciférase. Ils supposèrent que la production de cette enzyme était commandée, non par un mécanisme propre à chaque cellule, mais par un message chimique échangé entre les cellules : une fois entrée dans les cellules cibles, cette molécule, nommée auto-inducteur, aurait déclenché l'expression des gènes codant la luci-

férase et d'autres protéines qui interviennent dans la production de lumière. Autrement dit, l'auto-inducteur aurait stimulé la synthèse des protéines codées par le génome bactérien, et déclenché ainsi la production de lumière. Leur hypothèse, d'abord accueillie avec scepticisme, a été vérifiée et étendue.

En effet, les biologistes ont identifié l'auto-inducteur et ils ont montré que celui-ci peut diffuser des cellules bactériennes jusqu'à leur environnement, puis de ce milieu jusqu'à l'intérieur d'autres bactéries où il active une protéine nommée LuxR ; cette protéine stimule alors l'expression des gènes qui interviennent dans la luminescence. Aucune lumière n'est cependant émise aux faibles concentrations en auto-inducteur : le milieu doit contenir un nombre suffisant de bactéries pour que la concentration soit supérieure à un seuil à partir duquel l'auto-inducteur active la protéine LuxR ; celle-ci stimule alors l'expression des gènes codant la luciférase, les autres molécules qui participent à la production de lumière, ainsi que la synthèse d'auto-inducteur. Ainsi, ce cycle de synthèse protéique est auto-entretenu : l'auto-inducteur, en intervenant dans sa propre synthèse, conduit à une croissance rapide de sa quantité et, finalement, à une émission de lumière.

Quel avantage les bactéries marines ont-elles à échanger un auto-inducteur ? Ces bactéries et certains poissons et calamars le révèlent. Le calamar *Euprymna scolopes*, par exemple, laisse proliférer dans son organe lumineux

la bactérie *Vibrio fischeri* qu'il a sélectionnée parmi toutes les autres espèces marines. Lorsque ces bactéries sont dispersées dans l'océan, leur concentration est très faible, ainsi que celle de leur auto-inducteur : ces micro-organismes n'émettent alors aucune lumière. Toutefois, lorsque ces cellules bactériennes prolifèrent dans l'organe lumineux du calamar, l'auto-inducteur s'accumule à des concentrations telles que la lumière est produite.

Le calamar, qui chasse surtout la nuit, bénéficie de la présence des bactéries luminescentes, car elles lui permettent d'échapper aux prédateurs qui nagent sous lui : la lueur émise ressemble à celle de la Lune et efface l'ombre que la lumière lunaire produit lorsqu'elle éclaire le calamar par le haut. L'association profite également aux bactéries qui trouvent, dans l'organe lumineux du calamar, protection et nourriture. Le système d'auto-induction évite les gaspillages d'énergie : c'est seulement lorsque la concentration en auto-inducteur est suffisante que les bactéries «savent» qu'elles sont regroupées dans un espace clos ; elles peuvent alors émettre de la lumière, parce que l'énergie qu'elles dépensent est restituée par le calamar.

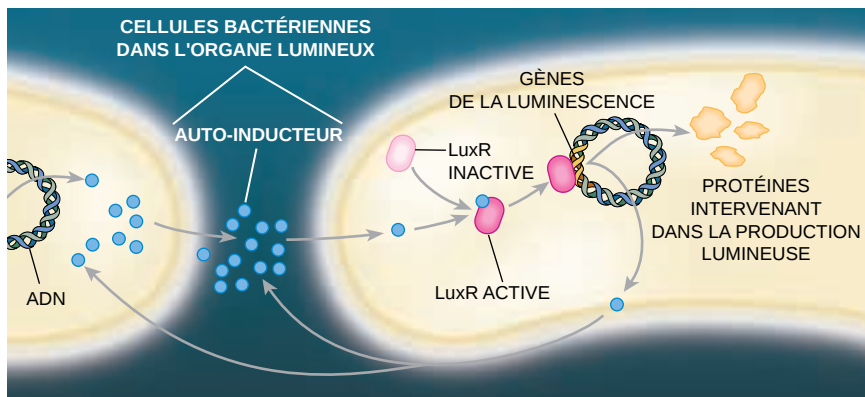
L'auto-inducteur appartient à une famille de petites molécules nommées lactones de l'homosérine. On sait aujourd'hui que des bactéries variées utilisent ces molécules pour évaluer la concentration de leur population. Les raisons pour lesquelles les bactéries peuvent évaluer leur densité ne sont pas toujours claires mais, comme dans le cas de *Vibrio fischeri*, cette densité détermine souvent le comportement des communautés.

L'esprit des spores

Chez *Vibrio fischeri*, la communication entre bactéries ne modifie ni la forme ni le comportement des individus. En revanche, l'émission de signaux chimiques s'accompagne de modifications spectaculaires de la structure et de l'activité des myxobactéries. Ces dernières sont des bâtonnets mobiles qui colonisent les sols. Elles croissent généralement de manière indépendante. Cependant, lorsque les ressources en eau ou en nutriments se raréfient, des milliers de cellules de la même espèce s'agglutinent pour former des structures multicellulaires nommées corps fructifère. Alors que



M. McFarland et E. Ruby, University of Hawaii



Laurie Grace

1. CE CALAMAR de l'espèce *Euprymna scolopes* (en haut) a été ouvert par sa face inférieure : on voit son organe lumineux (en forme de papillon, près du centre), qui doit ses propriétés luminescentes aux bactéries luminescentes de l'espèce *Vibrio fischeri* qui les colonisent. Ces micro-organismes se mettent à briller après en avoir reçu l'ordre par un auto-inducteur (en bleu sur le diagramme), un messager qui diffuse entre les cellules bactériennes. Des concentrations élevées en auto-inducteur activent la protéine LuxR ; celle-ci stimule des gènes qui codent les protéines directement responsables de la production de lumière et provoque la synthèse d'une grande quantité d'auto-inducteur, lequel stimulera aussi bien les cellules qui le produisent que les cellules voisines.



2. LES BACTÉRIES DU SOL de l'espèce *Myxococcus xanthus* vivent en petits groupes d'individus tant que les ressources alimentaires sont suffisantes. Lorsque celles-ci s'amenuisent et que les cellules commencent à souffrir d'inanition, elles signalent leur détresse en sécrétant une substance chimique nommée facteur A. Une faible concentration en facteur A (a) n'a que peu d'effets sur une population bactérienne, mais lorsque cette concentration dépasse une valeur seuil (b), cette

concentration indique à la population qu'elle est en danger et incite les cellules bactériennes à se regrouper (c) pour former un corps fructifère (séquence de microphotographies sur la page suivante). De tels corps fructifères contiennent jusqu'à 100 000 spores, qui résistent à un manque de nourriture. Ces spores sont alors transportées en bloc par le vent ou par un animal vers des zones plus favorables, où elles peuvent germer et établir une nouvelle colonie.

les cellules et les spores bactériennes sont de taille microscopique, les corps fructifères sont suffisamment gros pour être vus à l'œil nu ; ils se présentent sous l'aspect de points brillants, jaunes, rouges ou verts, qui couvrent la végétation en décomposition ou l'écorce des arbres.

Certaines de ces structures sont si complexes que les myxobactéries furent un temps considérées comme des champignons, organismes de rang supérieur dans l'échelle de l'évolution. Les corps fructifères permettent à des milliers de spores – des cellules à paroi épaisse, résistant à la chaleur, à la dessiccation et au jeûne prolongé – d'être entraînées par le vent, par l'eau ou par des animaux de passage vers des lieux plus cléments, où elles établiront de nouvelles colonies.

Aussi étrange que cela paraisse, la plupart des cellules qui participent à l'élaboration des corps fructifères semblent se sacrifier pour assurer la formation de spores qui survivront et se reproduiront.

Depuis dix ans, les biologistes étudient certains signaux chimiques qui commandent la formation des corps fructifères chez une bactérie fascinante : *Myxococcus xanthus*. Après quatre heures de jeûne, les cellules en forme de bâtonnet de *Myxococcus xanthus* migrent de différents endroits de la communauté bactérienne et se rassemblent en des foyers. Quelque 100 000 cellules bactériennes s'accumulent ainsi en chacun de ces points de rassemblement et forment un monticule doré (*xanthus* signifie « doré ») qui peut atteindre un dixième de millimètre de hauteur, soit l'épaisseur d'un cheveu. Une vingtaine d'heures après le début du jeûne, certaines cellules de ce monticule commencent

à se différencier en spores, et l'assemblage de la structure est complet au bout de 24 heures.

Des facteurs commandent l'agrégation

Le facteur A et le facteur C sont deux des messagers chimiques les mieux connus de ceux qui commandent la formation des corps fructifères chez *Myxococcus xanthus*. Le facteur A permet aux cellules bactériennes de s'agréger en foyers, et le facteur C les aide à terminer leur agrégation et à former des spores.

Comme l'auto-inducteur et les autres lactones de l'homosérine, le facteur A est un signal de concentration de cellules. Il est libéré dans l'environnement immédiat des cellules et ne commande l'agrégation que lorsqu'un seuil de concentration est atteint. Il constitue une sorte de signal d'alarme, émis par les cellules qui souffrent d'inanition. Quand peu de bactéries s'assemblent, sa concentration moyenne reste faible, et la population bactérienne en déduit que l'environnement contient assez de ressources alimentaires pour assurer la croissance des cellules sous leur forme individuelle. En revanche, quand un nombre suffisant de cellules émettent ce signal, sa concentration avertit l'ensemble de la communauté bactérienne qu'elle est en danger et que le rassemblement en corps fructifères s'impose. La régulation est précise : le nombre de cellules qui doivent sécréter le facteur A pour déclencher l'agrégation en un corps fructifère correspond au nombre minimal de cellules nécessaires à la formation d'un corps fructifère mature, qui produira des spores.

Le facteur C, qui est une petite protéine, intervient après que le manque

de substances nutritives a été évalué et reconnu, et que le phénomène d'agrégation a commencé. Contrairement au facteur A, il reste lié à la cellule qui l'a synthétisé et dépasse de la surface. Un tel message n'est transmissible qu'entre des cellules mobiles. Pourquoi cette particularité ? Parce que cet organisme doit être transporté vers les milieux où il dispose de nourriture. La probabilité qu'un corps fructifère soit emporté et qu'il établisse une nouvelle colonie florissante est d'autant plus élevée que les spores sont nombreuses et que leur densité dans un corps fructifère est grande. Pour que des cellules puissent s'entasser de manière aussi compacte que possible, elles doivent se toucher par leurs côtés et par leurs pointes ; ces contacts ne peuvent s'établir sans mouvements.

Une fois les cellules alignées, le facteur C qui dépasse de la surface des cellules en contact informe les autres cellules de la réussite de l'opération. Lorsque le message dû au facteur C est intense, la communauté bactérienne sait qu'elle a atteint une densité maximale. Les cellules s'immobilisent alors et activent les gènes de formation des spores.

Une autre transmission importante de signaux a été mise en évidence chez d'autres bactéries du sol, les streptomycètes. Ces dernières sont la source de nombreux antibiotiques et de divers médicaments, tels que l'ivermectine (qui tue les parasites) et le FK506 (qui évite les rejets de greffe). Ce sont aussi ces micro-organismes qui donnent aux forêts leur bonne odeur de terre.

Les colonies de streptomycètes poussent en formant un réseau composé de longues cellules en forme de fibre, ou hyphes, qui ressemblent beaucoup à certains champignons fila-

menteux. Ces hyphes pénètrent dans la végétation, qu'ils dégradent, et se nourrissent de matière en décomposition. Lorsque la nourriture vient à manquer, la communauté, comme celle de *Myxococcus xanthus*, coopère pour produire des spores – qui se forment dans le cas présent dans une structure spécialisée nommée mycélium aérien.

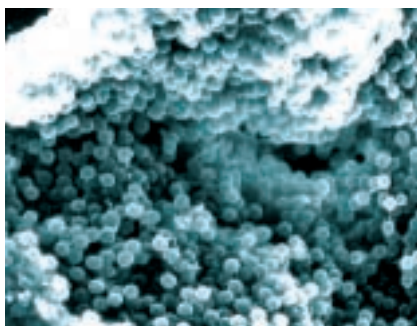
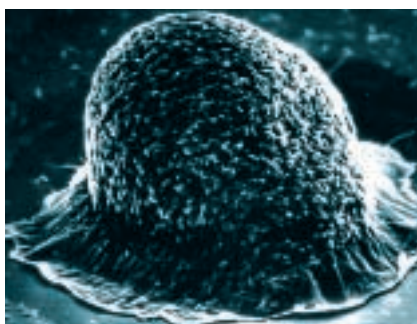
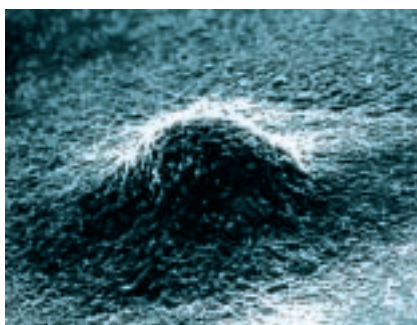
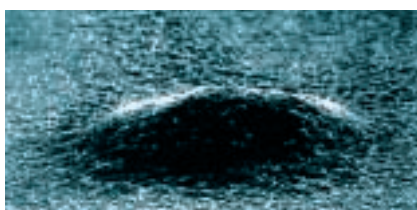
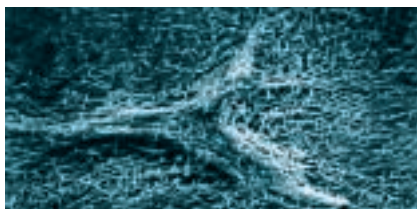
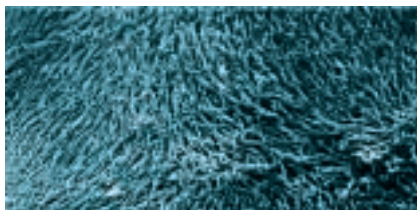
La constitution de ce mycélium aérien commence par l'apparition de nombreux hyphes, qui se dressent hors de la colonie. Ces hyphes donnent à la colonie un aspect blanc duveteux. Chacun d'entre eux, constitué initialement d'une seule cellule allongée, se cloisonne et se différencie en une longue chaîne de spores à paroi épaisse, qui ressemble à un collier de perles. Ces spores, dont la formation dure plusieurs jours, se pigmentent à la fin de leur cycle de maturation et colorent la surface duveteuse de la colonie.

Des échanges actifs de signaux chimiques, à l'intérieur de la communauté bactérienne, semblent gouverner le redressement des hyphes aériens. L'un des signaux les mieux étudiés ressemble aux molécules de la famille des lactones de l'homosérine. Apparemment, ce signal favorise la formation des hyphes aériens lorsqu'un nombre suffisant de ces colonisateurs du sol détectent une chute des réserves de nourriture.

Les cellules des hyphes coopèrent également en sécrétant la SapB, une petite protéine qui s'accumule à l'extérieur des cellules. En 1990, à Harvard, Joanne Wiley a découvert que les protéines SapB semblent participer directement à l'édification des hyphes aériens : elles recouvrent la surface des colonies et semblent aider les filaments les plus élevés à rompre la tension de surface pour s'élever du sol. Ainsi le redressement des hyphes aériens s'apparente-t-il à une entreprise communautaire au cours de laquelle les cellules coordonnent leurs activités grâce à l'échange et à l'accumulation de divers composés.

Conversation avec des supérieurs

Outre les contacts qu'elles ont avec leurs congénères, les cellules bactériennes interagissent parfois avec les organismes supérieurs par l'intermédiaire de signaux chimiques. Nous avons vu comment les bactéries luminescentes de l'espèce *Vibrio*



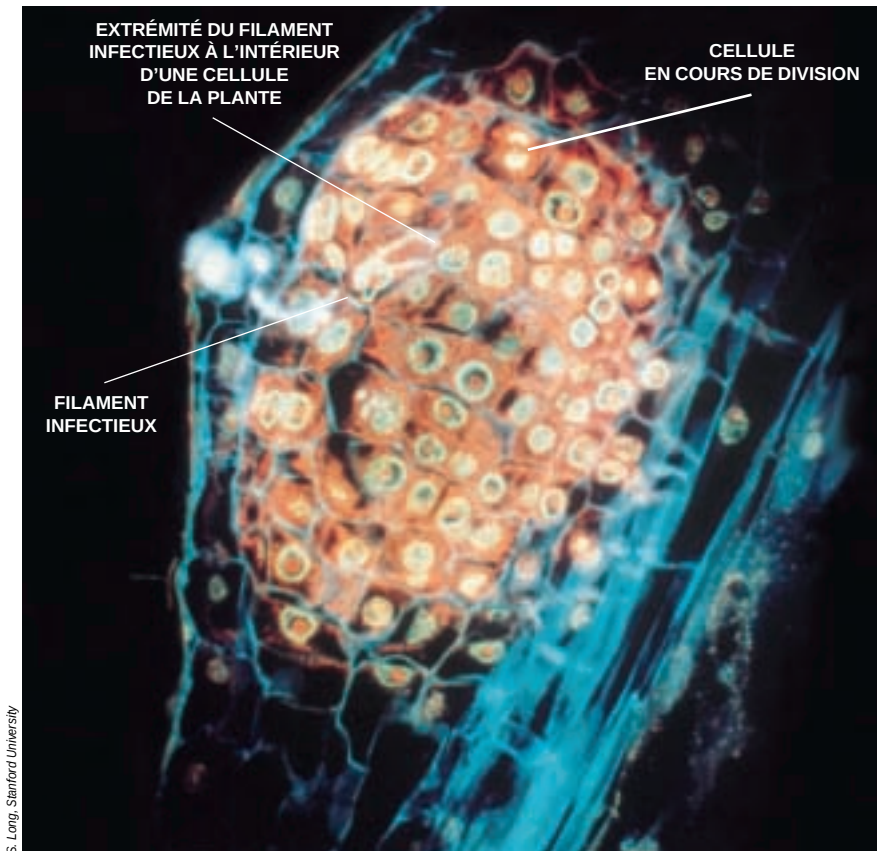
3. CE CORPS FRUCTIFÈRE de *Myxococcus xanthus*, très grossi, fait apparaître les spores qu'il contient. La formation des spores est commandée par une molécule nommée facteur C.

fischeri émettent de la lumière dans l'organe lumineux du calamar. Ces mêmes micro-organismes stimulent également la maturation de l'organe lumineux. Lorsque de jeunes calamars sont élevés dans de l'eau de mer stérile, leur organe lumineux n'arrive jamais à maturation. Un signal chimique de la bactérie semble commander cette maturation (il n'a pas encore été isolé).

Les biologistes ont aussi beaucoup appris sur la transmission de signaux par des bactéries qui facilitent le développement de certaines plantes. Certaines bactéries du sol s'engagent en effet dans une relation symbiotique avec des légumineuses (tels les pois, les lentilles et les haricots). Ces bactéries sont du genre *Rhizobium*, et leur association avec les légumineuses contribue aux échanges d'azote entre le sol et l'atmosphère.

L'azote est un élément indispensable à toutes les formes de vie, mais rares sont les organismes capables d'assimiler et d'incorporer l'azote moléculaire (N_2) dans leurs tissus : l'incorporation de l'azote atmosphérique dans les cellules nécessite la rupture de la liaison chimique forte qui lie les deux atomes de la molécule d'azote. Dans la nature, seules quelques espèces bactériennes spécialisées réalisent cette fixation de l'azote : ces bactéries fixatrices d'azote sont un maillon fondamental de la vie sur le Globe, car elles seules assurent le passage de l'azote de l'atmosphère à la biosphère (notre espèce renforce l'action de ces bactéries en fabriquant les nitrates, qui procurent de l'azote aux végétaux).

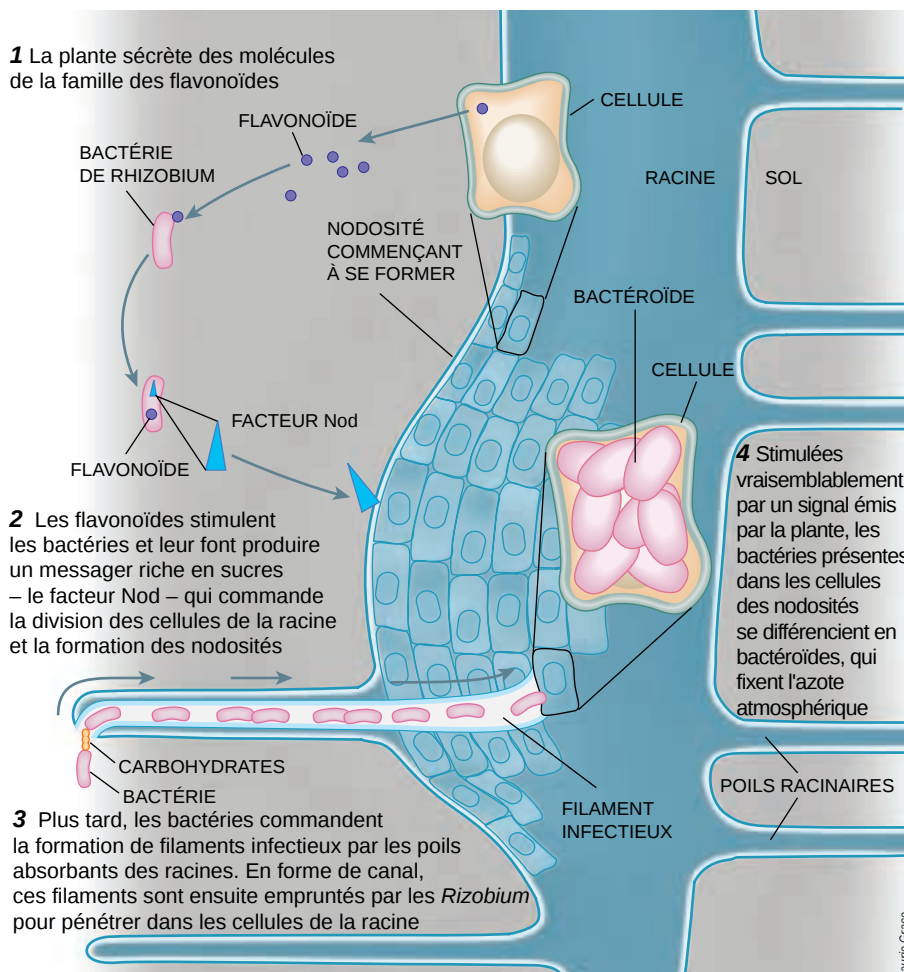
Isolées, les cellules de *Rhizobium* sont incapables de fixer l'azote. Elles n'effectuent cette tâche fondamentale qu'après avoir colonisé une légumineuse : les bactéries présentes dans le sol commencent par envahir de minuscules poils absorbants qui se trouvent à la surface des racines ; puis elles migrent dans les profondeurs du tissu racinaire et s'installent dans des nodosités, structures spécialisées que la plante construit pour elles. Là, les bactéries subissent une série de transformations morphologiques spectaculaires : elles s'arrondissent et grossissent tout en se différenciant en centres de fixation d'azote, les bactéroïdes. La symbiose profite aux deux espèces : les bactéroïdes fournissent aux plantes une forme d'azote directement assimilable (de l'ammoniac),



et la plante leur fournit la nourriture nécessaire sous la forme de sucres.

Les modifications profondes des micro-organismes et de leur hôte sont commandées par une communication moléculaire à deux sens qui commence avant même que la bactérie et la plante n'entrent en contact. La plante émet une molécule de la famille des flavonoïdes qui pénètre dans les cellules bactériennes et stimule une protéine régulatrice. Cette dernière active alors certains gènes de «nodulation», qui participent à la formation des nodosités par la plante.

De nombreux biologistes ont examiné la réaction des bactéries et montré comment les gènes de nodulation des cellules de *Rhizobium* produisent une réaction chez la plante. Les protéines codées par certains gènes de nodulation sont des enzymes qui synthétisent une molécule complexe, le facteur Nod, avec une partie lipidique et une partie riche en sucre. Cette molécule déclenche dans la plante les divisions cellulaires nécessaires à la formation des nodosités qui abriteront les bactéroïdes.



4. LES NODOSITÉS qui se forment sur les racines du pois (ci-dessus) contiennent des bactéries du genre *Rhizobium*, qui fixent l'azote atmosphérique (N_2) et le convertissent en une forme utilisable par la plante. En échange, la plante abrite et nourrit les bactéries. La formation de ces nodosités et leur colonisation par les bactéries résultent de communications chimiques entre les racines et les bactéries (schéma de gauche). Dans la jeune nodosité qui s'est formée sur une racine de luzerne (en haut, à gauche), on voit des cellules en cours de division et un canal que les bactéries empruntent pour envahir la racine.