

➤ 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'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. 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 (photonastie, comme avec le pissenlit qui s'ouvre le matin et

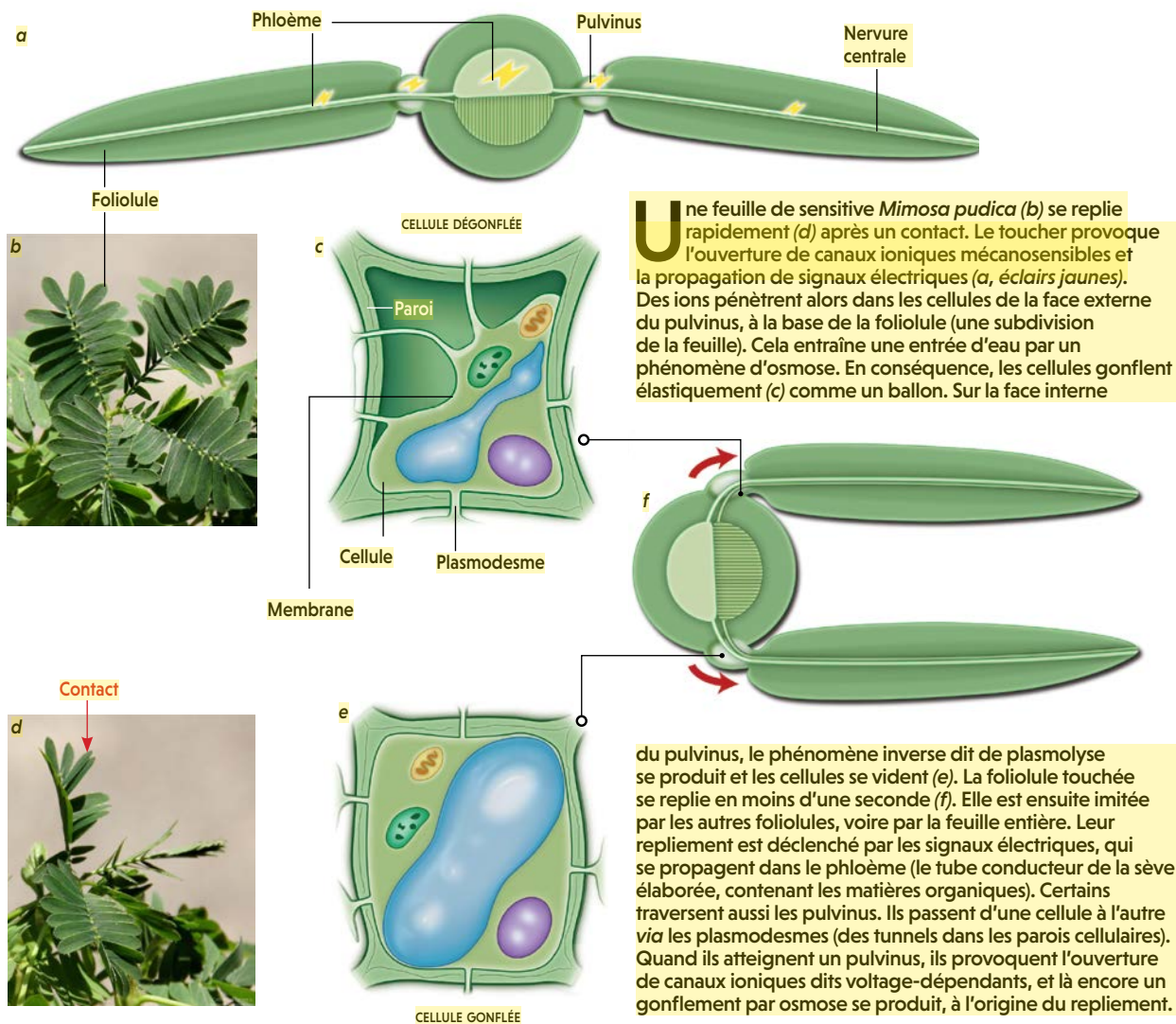
UN PLANT DE MAÏS PEUT DÉTECTER LES AUTRES VÉGÉTAUX À PLUS DE TROIS MÈTRES DE DISTANCE

se 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 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