

➤ 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.

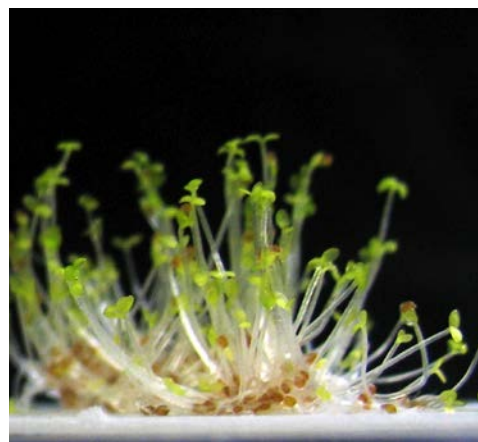
DES PLANTES IRRITABLES

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 ➤