

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.

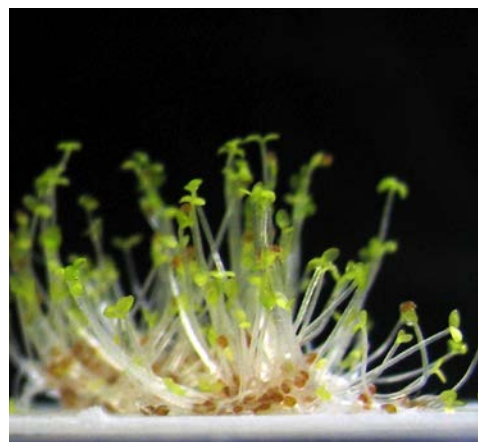
DES PLANTES IRRITABLES

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.



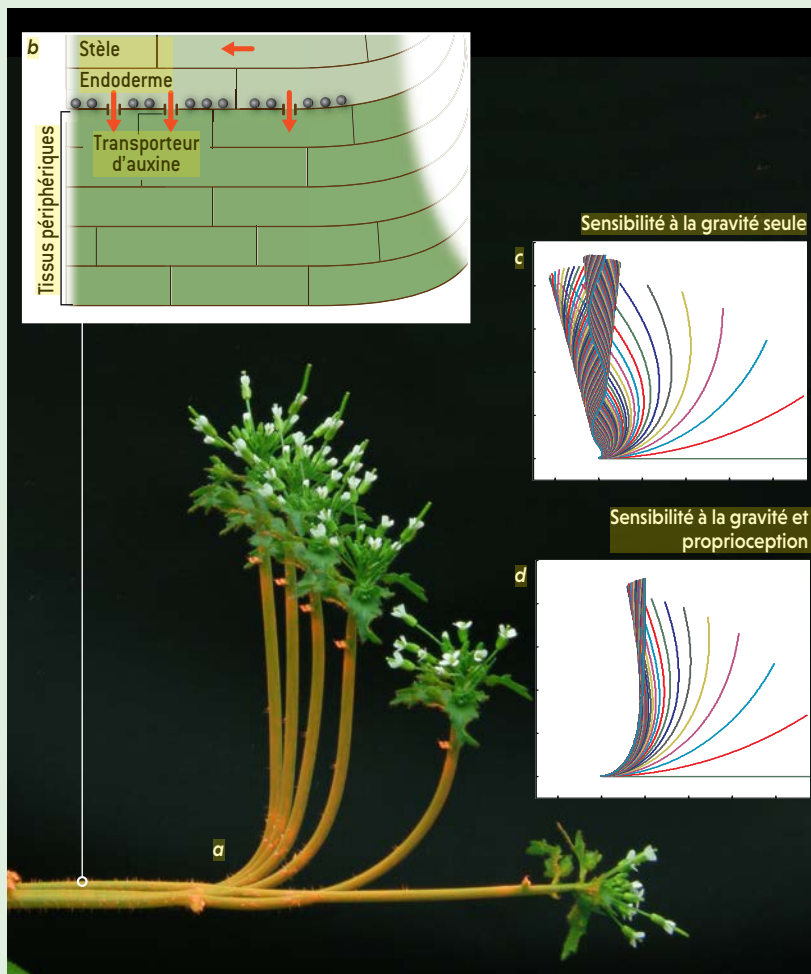
le long de cette membrane commune. Ainsi, le phloème constituerait une sorte de grand axone (voir *La neurobiologie végétale, une idée folle ?*, par F. Bouteau, page 36).

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,