

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

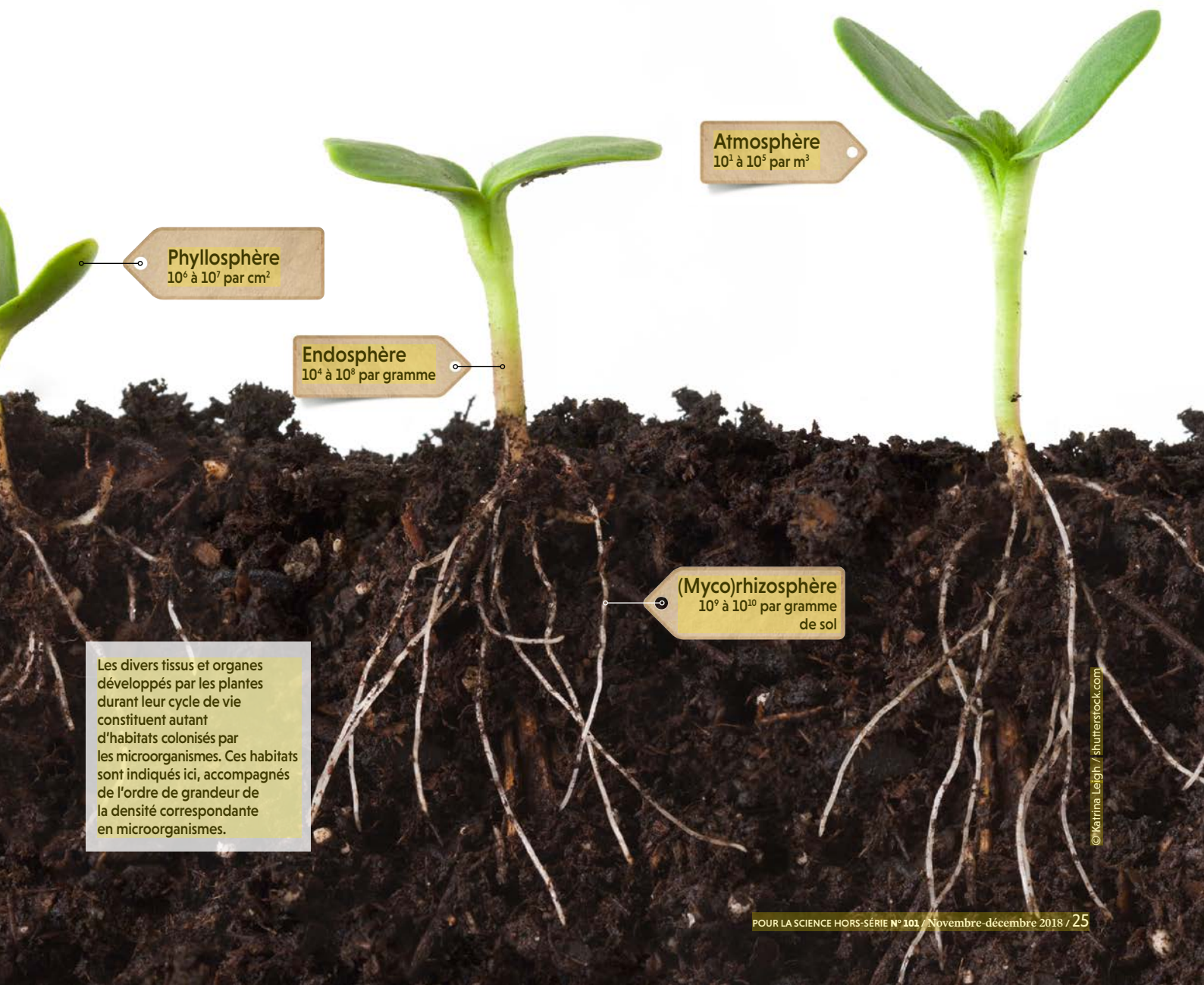
E

n 2015 sortait dans les librairies un ouvrage dont le succès créa la surprise : *Le Charme discret de l'Intestin*. L'auteur, Giulia Enders, s'y livrait à un vibrant plaidoyer des milliards de microorganismes qui habitent dans notre intestin et vantait les nombreuses vertus de cette population (bactéries, champignons, virus...)

sur notre santé. En un mot, elle mettait sous le feu des projecteurs le microbiote. Notre intestin n'est pas le seul organe concerné, ni l'humain le seul être vivant doté d'un microbiote. De fait, des microbiotes ont aussi été mis en évidence chez d'autres animaux. Et les plantes ? Ont-elles aussi un microbiote ?

Oui : les plantes ne poussent pas de façon axénique, c'est-à-dire en l'absence de tout germe, dans la nature. Au contraire, elles hébergent de nombreux microorganismes – bactéries ou champignons – bénéfiques ou néfastes à leur surface, dans leurs tissus et au voisinage de leur système racinaire (voir la figure ci-dessous).

Dès leur apparition dans les milieux aquatiques puis lors de la colonisation des environnements terrestres, les plantes ont été en



Les divers tissus et organes développés par les plantes durant leur cycle de vie constituent autant d'habitats colonisés par les microorganismes. Ces habitats sont indiqués ici, accompagnés de l'ordre de grandeur de la densité correspondante en microorganismes.

© Katrina Leigh / shutterstock.com

➤ interaction avec les microorganismes. La longue évolution des plantes et des microorganismes, parfois commune, a conduit au développement de nombreux types d'alliance allant de la symbiose stricte à des interactions bénéfiques ou au contraire néfastes avec des microorganismes hétérotrophes (se nourrissant de composés organiques). L'ensemble de ces interactions contribue à la nutrition et à la santé des plantes et conditionne leur développement. C'est l'équivalent du microbiote humain !

Mieux comprendre le microbiote des plantes pourrait nous aider à développer des modes de culture plus adaptés et plus respectueux de la qualité des sols. Plus encore, on pourrait utiliser ces connaissances pour, par exemple, dépolluer les sols.

Mais en quoi consiste le microbiote des plantes ? Pendant son développement, une plante passe de l'état de graine à celui d'adulte caractérisé par une partie aérienne et par une partie racinaire. On peut dès lors se demander si une plante héberge un microbiote ou plusieurs.

PLUSIEURS MICROBIOTES PLUTÔT QU'UN SEUL

Cette question est longtemps restée sans réponse – jusqu'à l'essor récent de nouvelles techniques de séquençage d'ADN à haut débit, qui ont permis aux biologistes d'identifier finement les microorganismes contenus dans les différentes parties des plantes, aux différents stades de leur cycle de vie. Ces études sont en général fondées sur la reconnaissance de séquences d'ADN particulières, servant de marqueurs phylogénétiques, que l'on compare avec les séquences de référence enregistrées dans des bases internationales de données. On peut ainsi déterminer les espèces ou les genres microbiens présents.

Qu'ont révélé ces études ? Dès le stade de la graine, un microbiote complexe est déjà en place à l'intérieur et à sa surface, ce qui suggère que la plante mère transmet un microbiote à sa descendance (les graines). Ce microbiote est composé de bactéries et de champignons promoteurs de croissance, qui peuvent aider à l'installation de la future plante (en permettant un meilleur accès aux nutriments par exemple), mais aussi de pathogènes qui peuvent au contraire éliminer les graines mal formées. Dès la germination de la graine dans le sol, s'encleche une phase d'interaction avec le microbiote indigène du sol, au niveau de la zone entourant la graine, la spermosphère.

Ensuite, lors de sa croissance, la plante développe un ensemble d'interfaces avec son environnement : les racines, les tiges, les fleurs et les feuilles. Historiquement, c'est le microbiote de la zone racinaire – la rhizosphère – qui a été le plus étudié. Dès 1904, l'un des pionniers de la microbiologie du sol, l'Allemand Lorenz Hiltner, a décrit les

propriétés physicochimiques et les fortes densités de microorganismes caractérisant la rhizosphère. Cette zone correspond aux quelques millimètres de terre entourant la racine : elle est sous l'influence des composés chimiques libérés par la racine.

Plus tard, cette définition a été complétée par l'Italien Angelo Rambelli, qui a intégré au

LES MICROBIOTES ISSUS DU SOL, DE LA RHIZOSPHERE ET DE L'ENDOSPHERE SONT DIFFÉRENTS ET INTERDÉPENDANTS

concept de rhizosphère la présence et l'action des champignons symbiotiques associés au système racinaire de certaines plantes, d'où le concept de mycorrhizosphère (du grec *múkês* pour « champignon » et *rhiza* pour « racine »).

En dehors de la rhizosphère, de nombreuses études ont mis en évidence un microbiote à l'intérieur des tissus des plantes, c'est-à-dire dans l'endosphère ou la surface des feuilles (phyllosphère). Ces microbiotes se distinguent de celui de la rhizosphère, tant en termes de complexité que de densité, bien que beaucoup de groupes bactériens semblent communs. Cette distinction a notamment été mise en évidence récemment par une équipe de chercheurs du laboratoire américain d'Oak Ridge, en comparant les microbiotes rhizosphériques et endosphériques et même phyllosphériques du peuplier.

La surface des feuilles (la phyllosphère) héberge donc elle aussi un microbiote. Mais ce microbiote est-il issu du microbiote du sol, de la plante mère ou au contraire de dépôts atmosphériques ? Si la réponse est aisée pour certains pathogènes apportés par le vent tels que la rouille foliaire du peuplier (*Melampsora larici-populina*), il n'en est pas de même pour les autres microorganismes.

En effet, les fortes fluctuations de température et d'humidité, l'irradiation par les ultraviolets et la faible quantité de nutriments disponibles suggèrent que la part stable du microbiote de la phyllosphère doit être adaptée aux conditions régnant à la surface des feuilles. À ce titre,

