

Jusqu'à ces dernières années, les tropismes ont été classés selon la nature du facteur orientant le mouvement. Celui de l'expérience des 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.

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 tournesol tourne son capitule vers le soleil au fil de la journée). 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.

Outre les tropismes, il existe des mouvements végétaux non orientés, nommés nasties. Ils peuvent être déclenchés par la lumière (photonastie, comme avec le pissenlit qui s'ouvre le matin et 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 a constitué le premier exemple connu de sensorimotricité, car il est associé à des réponses rapides. Ainsi, la sensitive (*Mimosa pudica*), une petite plante tropicale d'origine américaine, replie ses feuilles en quelques secondes quand on les touche (voir l'encadré page ci-contre). Chez la dionée attrape-mouche (*Dionaea musci-*

pula), une plante carnivore, les feuilles se referment comme des pièges à loup sur les insectes qui effleurent les poils sensibles de leur nervure centrale.

Certaines plantes, tel le haricot, manifestent une troisième catégorie de mouvements actifs, constituée de révolutions régulières et nommée circumnutation : le sommet de la jeune tige monte en spirale, jusqu'à ce qu'il touche un support. La 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 (on parle alors de 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 l'augmentation de 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, tandis 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.

Les moteurs végétaux

Comment les plantes exécutent-elles les mouvements observés ? Les mécanismes des mouvements rapides, tels ceux de la sensitive, sont connus depuis plusieurs décennies. 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 plus que dans les cellules animales et deux à quatre fois plus que dans les pneumatiques des voitures). Elle résulte d'un phénomène d'osmose, c'est-à-dire d'une diffusion de l'eau à travers la membrane cellulaire du

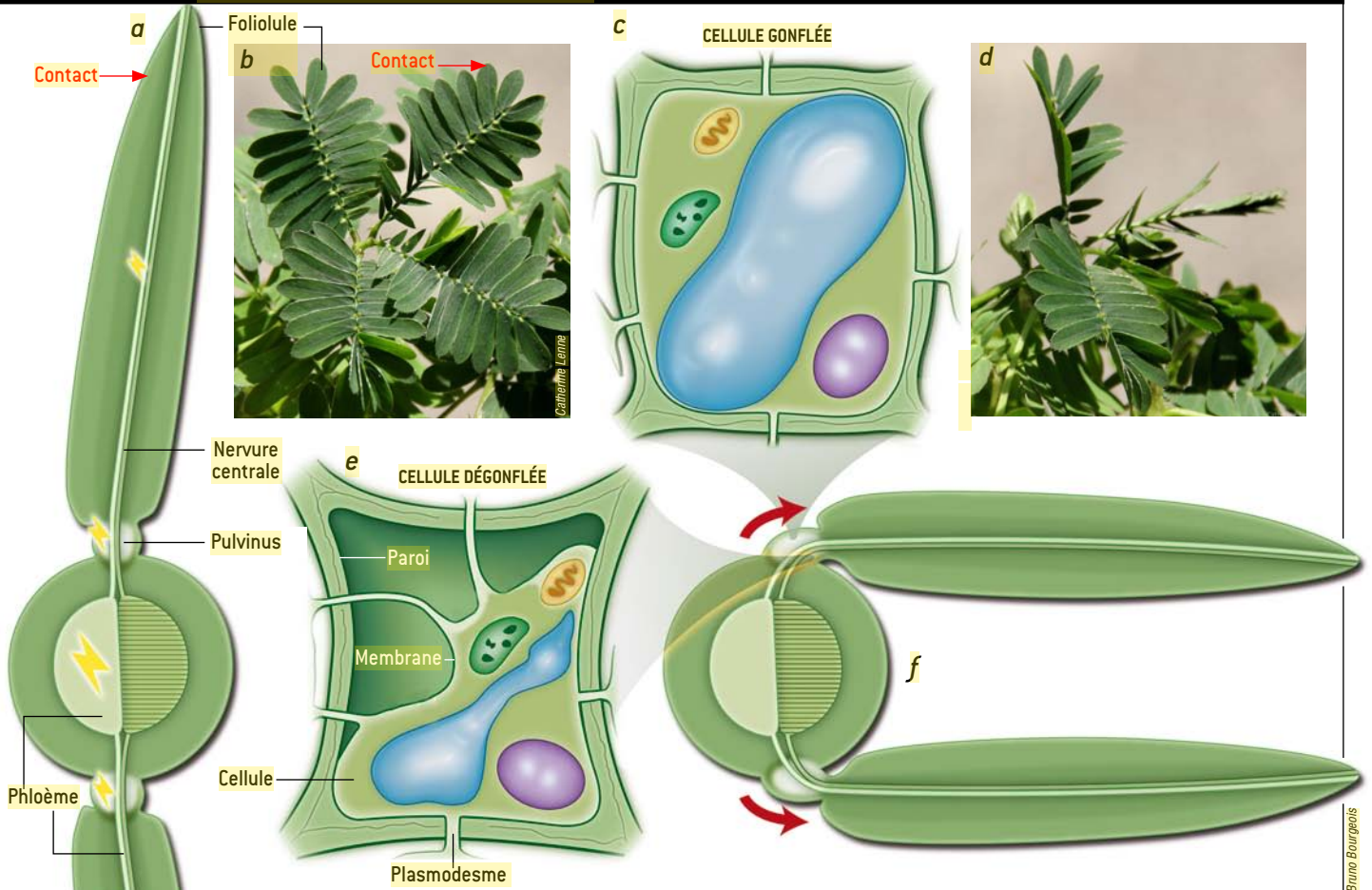
Quand on touche une feuille de sensitive (b), elle se replie rapidement (d). Le toucher provoque l'ouverture de canaux ioniques mécanosensibles et la propagation de signaux électriques (a, éclairs jaunes). Des ions pénètrent alors dans les cellules de la face externe du pulvinus, à la base de la foliolule (une subdivision de la feuille). Cela entraîne une entrée d'eau par un phénomène d'osmose. En conséquence, les cellules se gonflent (c). Sur la face interne du pulvinus, le phénomène inverse se produit et les cellules se dégonflent (e). La foliolule touchée se replie en moins d'une seconde (f).

Elle est ensuite imitée par les autres foliolules, voire par la feuille entière. Leur repliement est déclenché par les signaux électriques, qui se propagent dans le phloème (le tube conducteur de la sève élaborée, contenant les matières organiques). Certains traversent aussi les pulvinus. Ils passent d'une cellule à l'autre via les plasmodesmes (des tunnels dans les parois cellulaires). Quand ils atteignent un pulvinus, ils provoquent l'ouverture de canaux ioniques dits voltage-dépendants, et là encore un gonflement par osmose se produit, à l'origine du repliement.

milieu le moins concentré en composés divers (l'extérieur de la cellule) vers le milieu le plus concentré (l'intérieur de la cellule). Quand on appuie sur une feuille de sensitive, on provoque l'ouverture de canaux ioniques mécanosensibles, des canaux membranaires qui s'ouvrent brièvement sous l'effet d'une tension de la membrane et qu'on trouve aussi chez les bactéries et les animaux. Cela entraîne une entrée d'ions (par ces canaux), puis d'eau par osmose, dans les cellules du pulvinus, un organe moteur situé à la base de la feuille. En conséquence, les cellules se déforment élastiquement, comme un ballon qui se gonfle. Lors du phénomène inverse, dit de plasmolyse, les cellules se vident et se dégonflent. Ainsi, 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 (voir l'encadré ci-dessus).

Ce mécanisme moteur est dit hydro-osmotique et on le retrouve dans tous les

LE RÉFLEXE DE LA SENSITIVE



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.

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. Seul un côté de la cellule s'assouplit, d'où un allongement directionnel. Après cette phase, les parois durcissent à nouveau. Lorsqu'une jeune plante placée à l'horizontale se redresse, la croissance inférieure du côté concave est due à un plus faible ramollissement des parois cellulaires de ce côté.

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 crois-

sance 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, 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 chercheurs vont jusqu'à considérer la croissance en hauteur comme une forme de motricité, dirigée vers le haut. Or les plantes croissent toute leur vie (en longueur au sommet des tiges, des branches et des racines, et en épaisseur ailleurs), 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