

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.

De la sensibilité à la motricité

Cette idée avait été ébauchée par Claude Bernard, le père de la méthode expérimentale en physiologie. En 1878, il a « endormi » une sensitive avec une éponge imbibée d'éther. Pour des raisons encore mal comprises, les feuilles de la plante ainsi traitées ne bougent plus quand on les touche. Bernard 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 AUTEURS



Catherine LENNE est maître de conférences en botanique à l'Université Blaise Pascal.



Olivier BODEAU est doctorant à l'IHPST (Institut d'histoire et de philosophie des sciences et des techniques), à Paris.



Bruno MOULIA dirige l'équipe Mécanobiologie des plantes de l'Université Blaise Pascal et de l'INRA, à Clermont-Ferrand.

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 la turgescence (le gonflement) et la plasmolyse (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 (la sève qui contient la matière organique synthétisée par les feuilles), en partie constitué de cellules vivantes. Comme dans

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 (le biologiste Charles, père de la théorie de l'évolution, et son fils Francis, un botaniste) 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.

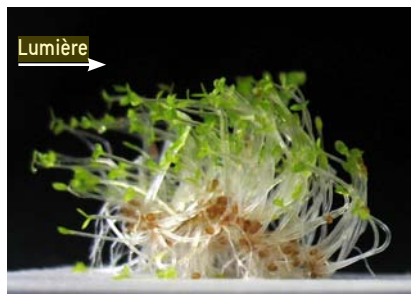
de nombreux tissus végétaux, les cellules y partagent la même membrane plasmique : elles communiquent par des plasmodesmes, sortes de tunnels creusés dans les parois (le matériau composite à base de cellulose et de gel pectique qui entoure les cellules végétales, en plus de la membrane). Les signaux électriques se propageraient le long de cette membrane commune. Ainsi, le phloème constituerait une sorte de grand axone (les prolongements neuronaux qui forment les fibres nerveuses chez les animaux).

Les signaux électriques se propagent bien moins vite le long de la nervure d'une feuille que dans un axone (un à cinq centimètres par seconde, contre plusieurs dizaines de mètres par seconde). Comme chez les animaux, ils résultent de multiples échanges ioniques à travers la membrane, déclenchés par les canaux mécanosensibles et amplifiés puis propagés par des canaux dits voltage-dépendants (qui s'ouvrent et se ferment en fonction de la différence de potentiel de part et d'autre de la membrane). Chez les animaux, l'influx nerveux passe d'un neurone à l'autre en franchissant une synapse, grâce à des molécules nommées neurotransmetteurs. Les synapses sont « plastiques », c'est-à-dire que leurs caractéristiques peuvent évoluer, une propriété essentielle à l'apprentissage et au traitement de l'information. On ne connaît pas à ce jour d'équivalents végétaux des synapses, mais des molécules chimiquement proches des neurotransmetteurs sont produites par les plantes (tel le GABA, un neurotransmetteur inhibiteur).

Des synapses végétales ?

Plusieurs équipes recherchent de telles « synapses végétales ». Celles-ci pourraient se situer par exemple au niveau des plasmodesmes du phloème (bien que la membrane soit continue, l'intérieur du plasmodesme contient des structures protéiques complexes, susceptibles d'être modifiées par le passage du signal électrique). En 2013, l'équipe d'Ed Spalding, de l'Université du Wisconsin, a montré que dans les racines de l'arabette des dames, le voisinage de ces tunnels cellulaires contient des récepteurs du glutamate (un autre neurotransmetteur animal) voisins des nôtres.

Quoi qu'il en soit, l'existence de signaux électriques n'est pas limitée aux feuilles de la sensitive. Plusieurs équipes en ont aussi observé dans d'autres organes, sur



2. 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.

des plantes différentes. Ainsi, en 2009, Elisa Masi, de l'Université de Florence, et ses collègues ont mesuré une activité électrochimique intense et temporellement organisée dans les racines de maïs. Les signaux sont déclenchés par de multiples stimulus, telle la rencontre d'un caillou ou d'un composé chimique particulier. Leur rôle est pour l'instant moins bien compris que chez la sensitive, mais les travaux récents montrent qu'ils sont aussi impliqués dans la régulation des mouvements lents et irréversibles liés à la croissance. Ils semblent là encore circuler dans les cellules du réseau phloémien, qui assurerait donc à la fois une fonction « vasculaire » (transport des sucres et des acides aminés) et une fonction « neurale ». Une même structure pour deux fonctions : l'évolution végétale est économe.

Les signaux électrochimiques du phloème ne sont pas les seuls utilisés dans le contrôle 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 cellules qui entourent les vaisseaux de transport de la sève) ou dans l'épiderme. Des protéines membranaires 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. Une expérience simple confirme que ce sont bien ces protéines, et non la

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.