

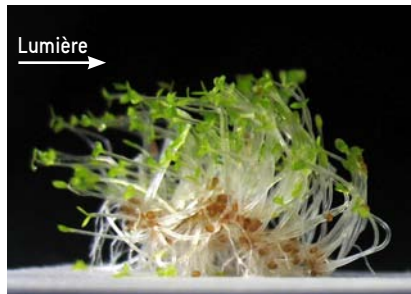
de nombreux tissus végétaux, les cellules y partagent la même membrane plasmique : elles communiquent par des plasmodesmes, sortes de tunnels creusés dans les parois (le matériau composite à base de cellulose et de gel pectique qui entoure les cellules végétales, en plus de la membrane). Les signaux 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.

■ 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.

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

pesanteur, qui polarisent la circulation de l'hormone : quand on retourne la plante, l'auxine circule vers le haut.

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 évoquée précédemment. 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.

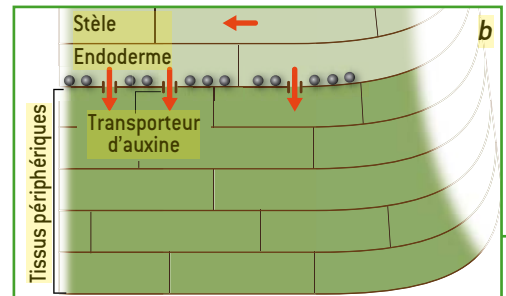
Dans les autres tropismes, l'auxine semble jouer un rôle : dans une racine placée à l'horizontale, par exemple, la croissance différentielle des deux faces qui entraîne la courbure vers le bas est aussi liée à une redistribution latérale de l'hormone. Celle-ci s'accumule sur la face inférieure, dont 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, 10 000 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, 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 « sabliers cellulaires » qui lui indiquent le sens de la gravité (la direction « bas »).

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 synthétisée 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 se concentre alors sur la face inférieure de la plante, qui pousse plus vite, d'où la courbure vers le haut. La relocalisation des transporteurs d'auxine serait provoquée par des statocytes, 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.

DANS UNE TIGE INCLINÉE, l'auxine venue du sommet s'accumule sur le côté inférieur (dans la demi-tige ci-contre, sa concentration est d'autant plus élevée que le vert est foncé). En effet, elle est pompée à travers les membranes (flèches rouges) par des transporteurs, qui se relocalisent sur la face latérale des cellules suite à l'action de statocytes (grains noirs) dans l'endoderme.



Ce mécanisme présente une certaine ressemblance avec notre propre système de perception de la gravité. Chez l'homme, de petites concrétions minérales de carbonate de calcium, aussi nommées statolithes (ou otolithes), sont inclus dans le liquide visqueux des canaux de l'oreille interne. Elles pèsent sur des cellules ciliées excitables, qui créent un signal électrique. Transmis au cerveau, ces signaux le renseignent sur la position du corps dans l'espace.

Des perceptions coordonnées

Chez les plantes, 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. Mouliat), 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. Dans une étude publiée 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.

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