

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.

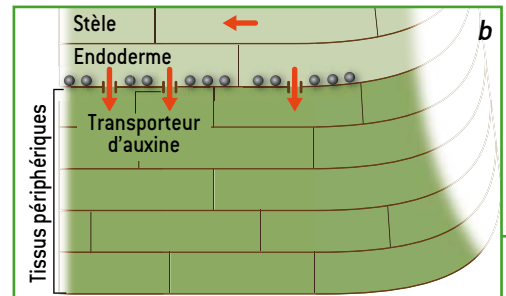
Dans les autres tropismes, l'auxine semble jouer un rôle : dans une racine placée à l'horizontale, par exemple, la croissance différentielle des deux faces qui entraîne la courbure vers le bas est aussi liée à une redistribution latérale de l'hormone. Celle-ci s'accumule sur la face inférieure, dont 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

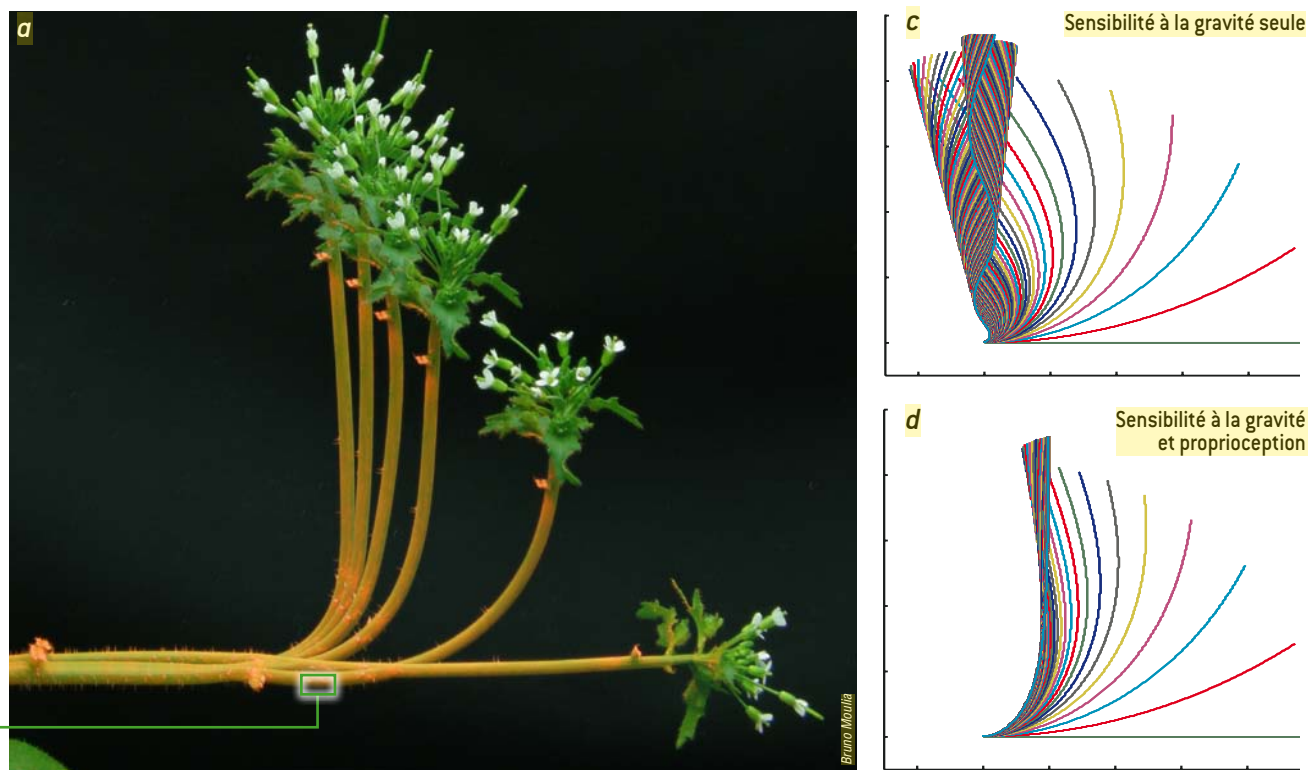
Chez les plantes, on pense que le poids des statolithes sur le fond des cellules, ainsi que celui de la cellule appuyant sur la paroi qui l'entoure, provoquent l'ouverture de canaux mécanosensibles. En conséquence, des courants ioniques locaux sont créés lorsqu'on incline la tige ou la racine. Ces courants 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



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. Moullia 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.

Des réseaux complexes

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).

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, terme contesté, mais qui révèle le bouleversement de nos conceptions.

Soulignons pour terminer 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. De nombreuses zones d'ombre persistent dans les mécanismes en jeu. Nul doute que les recherches des années à venir seront passionnantes et permettront d'y voir un peu plus clair. ■