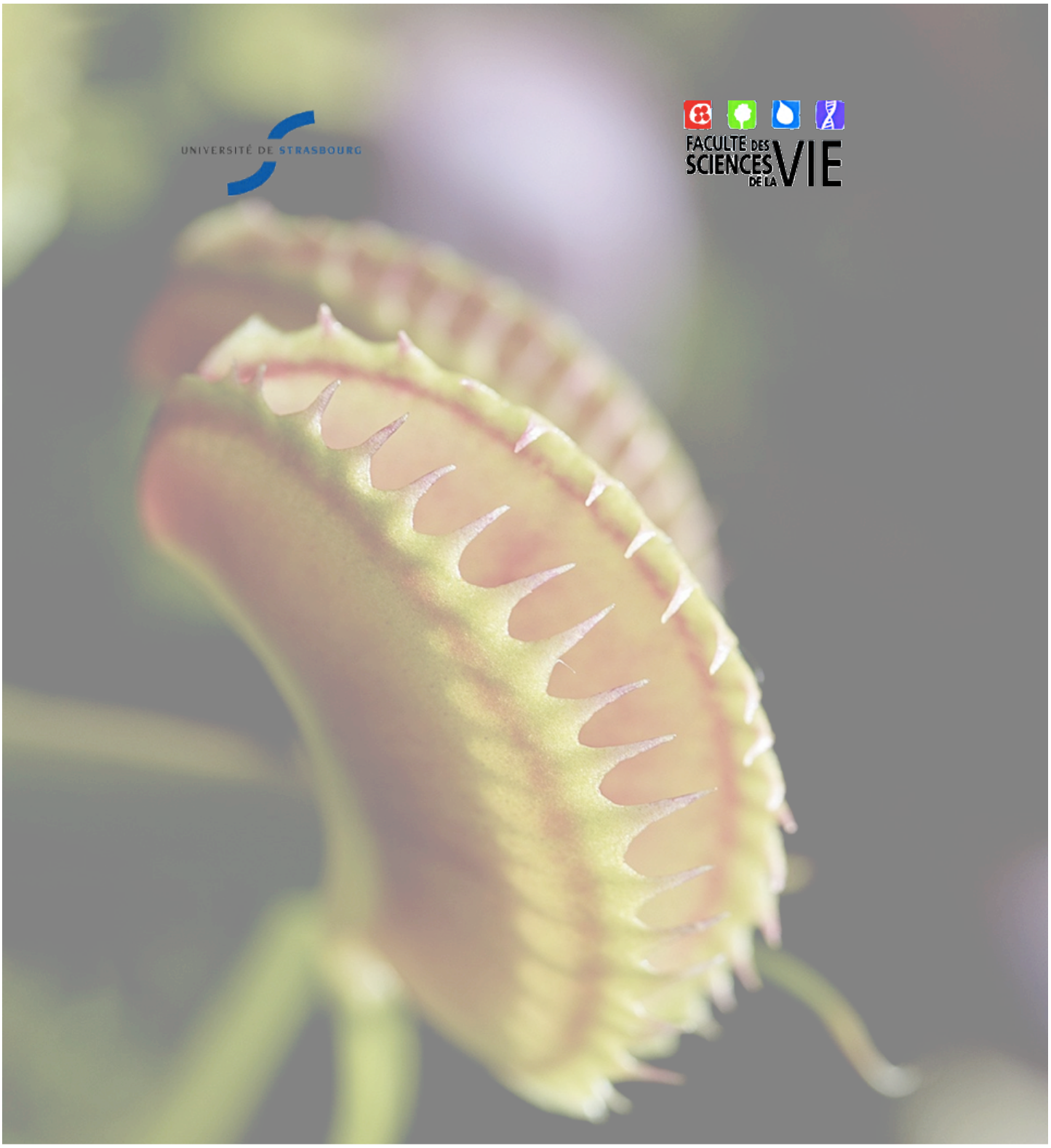

Analyse bibliographique et communication scientifique : La Thigmonastie chez les plantes.

Di Pascoli Thomas ; Guillou Stéphane

M1 BVP ; 2010-2011

Université de Strasbourg

La thigmonastie chez les plantes

Table des matières

Résumé 3

Abstract 4

Abréviations 5

I. Introduction 6

II. La Thigmonastie, un état des lieux 7

1. Les plantes sensibles 7

2. Les plantes carnivores 8

3. Les fleurs intrépides 8

4. En bref 10

III. Mimosa, la sensible 10

1. Quels stimuli déclenchent la thigmonastie ? 10

2. Fonctionnement de la thigmonastie de la Sensitive 12

a. Perception du stimulus et initiation du signal 12

b. Réalisation du mouvement de thigmonastie 12

1) Une succession de flux 12

2) Le rôle des aquaporines 14

3) La résolution du mouvement 14

4) Le rôle du cytosquelette 14

3. Transmission du signal à distance 16

4. Pourquoi ce mécanisme ? 16

5. Conclusion 17

IV. Dionée, la prédatrice 19

1. Le mécanisme de capture 19

2. Adaptations morphologiques de la feuille 19

a. Une architecture fonctionnelle 19

b. Les canaux à eau 21

3. Les différents facteurs impliqués dans le mouvement 21

a. Les facteurs physiques et mécaniques 21

1) La température 21

2) Le nombre de stimulations 22

b. Les facteurs électriques 22

1) Le type de stimulation 22

2) L'intensité de stimulation 22

3) Le nombre de stimulation 24

4) Les réponses de type électrique 24

c. Les facteurs chimiques 24

1) Les facteurs participant à la fermeture 24

2) Les facteurs inhibant la fermeture 28

4. Conclusion 30

V. Discussion 30

VI. Références 31

Résumé

Les plantes sont des organismes incapables de se déplacer. Pourtant, la plupart ont l'habilité de se mouvoir en réaction au toucher, de diverses manières, et ce pour diverses raisons : certaines le font pour obtenir des nutriments, d'autres pour se soustraire à un risque, d'autres encore afin d'optimiser leur accès à la lumière. Ces mouvements chez les plantes sont classées en trois groupes : le tropisme, où la direction de la stimulation détermine la direction du mouvement ; la nastie, où le mouvement stéréotypé ne dépend pas de la direction de la stimulation ; et enfin la taxie, où le mouvement s'éloigne ou se rapproche de la source du stimulus. Ce sont les nasties de turgescence (réversibles) qui nous intéressent ici, et plus précisément le phénomène de thigmonastie, c'est à dire un déplacement indépendant de la direction de stimulation qui s'effectue en réponse à une stimulation tactile. Ce phénomène est notamment observable chez deux exemples bien connus : la Sensitive (*Mimosa pudica*) et la Dionée (*Dionaea muscipula*).

La thigmonastie chez la Sensitive se manifeste dès qu'une feuille est physiquement perturbée, que ce soit par un toucher animal, une goutte de pluie ou une bourrasque. Les folioles se replient alors par paires et les pétiolules et le pétiole s'affaissent, donnant à la feuille un air fané. Cette réaction peut être transmise aux organes voisins, ce qui suggère l'existence de voies de communication destinées à obtenir une réaction thigmonastique généralisée sur le rameau (des phénomènes électriques, chimiques et mécaniques sont impliqués). Ce phénomène est rendu possible grâce à des organes spécialisés : les pulvini. Ce sont des renflements présents aux jonctions entre organes foliaires, qui comprennent des cellules rouges mécanoréceptrices ainsi que des cellules motrices excitables. Ce sont en fait ces cellules mécanoréceptrices qui vont transformer la pression mécanique en un signal électrique (potentiel d'action) pouvant se transmettre aux cellules motrices via le symplasme. Il s'ensuit une cascade d'événements : un flux de sucre vers l'apoplasme provoquant une sortie d'ions, puis d'eau depuis les cellules motrices. La conséquence est une turgescence différentielle au sein du pulvinus, permettant le fléchissement des pétioles ainsi que le repliement des folioles. Il a été prouvé que les aquaporines et le cytosquelette d'actine jouent des rôles majeurs dans ce processus. Cette réponse de thigmonastie peut s'expliquer par un but de répulsion des prédateurs, ou par une économie d'énergie sur de nombreux plans.

La Dionée quant à elle utilise la thigmonastie pour capturer des insectes dans les pièges que constituent ses feuilles modifiées, et ce en moins d'un tiers de seconde. Grâce à ce système, la Dionée peut croître sur un milieu pauvre en azote puisqu'elle utilise les nutriments issus de la digestion de l'insecte. Pour déclencher le mécanisme un insecte doit toucher un certain nombre de fois les poils sensitifs dans un temps limité ; un potentiel d'action est ainsi généré et entraîne l'ouverture des aquaporines, ce qui fait fermer le piège. Un seuil électrique, chimique et mécanique est à atteindre pour que des canaux à ions génèrent un potentiel d'action qui se propagera grâce aux faisceaux vasculaires et aux plasmodesmes, à une vitesse de 10 m/s. Dans leur position ouverte, les feuilles de la trappe possèdent une courbure hydro-élastique qui se détend dès que l'ouverture des canaux à eau est contrôlée par le potentiel d'action. Ceci permet un retour à l'état d'équilibre des pressions hydrostatiques du lobe de la feuille, ce qui correspond à son état de repos. La sensibilité de ce système varie selon de nombreux facteurs : physiques (plus sensible à haute température), mécaniques (puisque la « mémoire » de la plante imposent certains nombres de stimulations dans un certain laps de temps), électriques (intensité de la stimulation)... Enfin, de nombreux facteurs chimiques encourageant ou inhibant la fermeture ont été identifiés. Ce système est finement régulé afin d'éviter des mouvements inutiles de la trappe qui constituerait une perte d'énergie d'autant plus précieuse que la plante évolue dans un milieu plutôt carencé.

Abstract

Even though plants are not able to displace themsleves, they do show the ability to move in response to touch, in a number of different ways and for different purposes. Some to find nutrients, some to flee danger, while others use it to gain full advantage of the light. These plant movements are classified into three groups: tropism, in which the direction of stimulation determines the direction of response; nastic movements, in which a stereotypical movement does not depend on the direction of the stimulation; and finally taxis, in which the movement either keeps away from the source of stimulation or gets closer to it. Reversible swelling nastic movements are in fact the reactions that interest us here, and more specifically, the thigmonastic phenomenon, which describes a movement independent of the direction of stimuation which takes place after a touch stimulation. This phenomenon is notably observable in two well-known examples: the Sensitive Plant (*Mimosa pudica*) and the Venus Fly-trap (*Dionaea muscipula*).

Thigmonastic response in the Sensitive Plant occurs when a leaf is strongly disturbed by an animal's touch, a rain drop or wind. Leaflets fold in pairs and the petiole collapses, leaving the leaf drooping and giving the impression of withering. This reaction can be transmitted to organs in the vecinity, suggesting the existence of communication pathways which are meant to obtain a general thigmonastic reaction on the branch (electrical, chemical and mechanical signals are involved in this). This phenomenon is possible thanks to certain specialised organs called pulvini. These are bulges situated on the junctions between the leaf's organs, which expose red mechanoreceptor cells on their surface and excitable motor cells in lower layers. In fact, these mechanoreceptor cells are able to transform mechanical pressure into an electric signal (action potential) which is then able transmit to the motor cells through the symplast. A succesion of events then occurs: a sucrose efflux to the apoplast povoques an efflux of ions, and then a water efflux out of the motor cells. The result is that of a shrinking reaction of the cells in one zone and the swelling of other cells in a different zone that leads to a differential volume change which permits the folding of the leaflets connected to the pulvinus. It has also been proven that water channels and the actin cytoskeleton play major roles in this process. The evolutionary explanation of this thigmonastic response could be that predators are repelled or that an economy of energy is made in several aspects.

Regarding the Venus Fly-trap, this plant uses thigmonasty to capture insects in traps formed by modified leaves within less than a third of a second. Thanks to this system, the Venus Fly-trap is able to grow on nitrogen-defficient soils because it uses the nutrients of the digested prey. To produce such a suprising mecanism, the insect needs to touch several times the few sensitive hairs that are located in the trap, and this in a limited amount of time. An action potential is thus generated, and a massive opening of water channels follows, which provoques the closing of the trap. An electric, mecanical and chemical threshold needs to be reached so that the ion channels may generate an action potential, which then propagates thanks to vascular bundles and plasmodesmata at a speed of 10 m/s. In their open position, trap leaves show a hydro-elastic bending which releases when water a channel's opening is triggered by an action potential. This permits the plant to reach an equilibrium between the cell layers' hydrostatic pressures in the leaf's lobe which corresponds to a basal state. This system's sensitivity varies because off numerous factors: physical factors (higher sensitivity at higher temperatures), mecanical factors (given that the plant's "memory" imposes certain minimal amounts of stimulations in a certain amount of time) and electrical factors (itensity of the stimulation). Finally, numerous chemical factors that enhance or inhibit the trap's closing have been identified. This system is finely regulated so pointless movement of the trap does not cause a dramatic loss of energy given that this plant grows in a soil that already lacks nutrients.

Abréviations

- **2,4-D** : 2,4-Dinitrophenol
- **9-AC** : acide Anthracène-9-Carboxylique
- **AIA** : Acide β IndolAcétique
- **BRET** : Bioluminescence Resonance Energy Transfer
- **CCCP** : CarbonylCyanide-3- ChloroPhenylhydrazone
- **EGTA** : Ethylene Glycol Tetraacetic Acid
- **FCCP** : CarbonylCyanide p-triFluoromethoxyPhenylhydrazone
- **GFP** : Green Fluorescent Protein
- **HMW-TCF** : High-Molecular-Weight TCF
- **LMW-TCF** : Low-Molécular-Weight TCF
- **PCP** : PentaChloroPhénol
- **PIP** : Plasma membrane Intrinsic Proteins
- **TCF** : Trap Closing Factor
- **TEA** : TétraEthylAmmonium
- **TEACl** : TétraEthylAmmonium Chloride
- **TIP** : Tonoplast Intrinsic Proteins

La thigmonastie chez les plantes

I. Introduction

On pense toujours à tort que les plantes sont moins « évoluées » que les animaux du fait qu'elles ne peuvent pas « bouger ». Cette fascination pour les animaux en ferait presque oublier le fait que les plantes aussi ont cette capacité, c'est ce que nous allons décrire. Cette étude va tout d'abord commencer par une brève description des mouvements les plus connus chez les plantes, suivie d'un état des lieux sur les mouvements thigmonastiques les plus connus. Puis des études plus poussées des mécanismes mettant en œuvre les réactions de la Sensitive (*Mimosa pudica*) dans un premier temps puis de la Dionée attrape-mouche (*Dionaea muscipula*) seront faites. Enfin nous conclurons sur les résultats de ces études et évoquerons des perspectives possibles pour ces mécanismes.

Les plantes peuvent en effet se transformer en prédateurs pour capturer des proies et les « digérer », ou utiliser d'autres organismes pour les faire participer activement à leur reproduction croisée. Elles sont aussi capables de se déplacer en croissant vers des zones ou la luminosité y est plus favorable, éviter des obstacles, ou d'autres réactions à leurs environnements (1). Les mouvements chez les plantes peuvent être classés en 3 types (2) :
Le premier type de mouvement est le tropisme (en grec : donne une direction), c'est un type de mouvement où la réaction de la plante sera dépendante de la stimulation, c'est par exemple l'enroulement des vrilles de la Bryone (*Bryonia dioica*) lorsque cette dernière entre en contact avec un support où elle peut se fixer, c'est aussi le cas pour les changements de direction des racines lorsque ces dernières entrent en contact avec un obstacle (1).
Deuxièmement, les mouvements de nastie. C'est un type de mouvement qui est déterminé par la structure de l'organe chez la plante, et non par la direction du stimulus, c'est le cas par exemple de la « fermeture » des feuilles de la Sensitive (*Mimosa pudica*) lorsqu'on les touche (1). Il existe différents types de nasties chez les plantes :

- Les nasties dites « de turgescence », qui sont des mouvements réversibles dus aux variations de turgescence dans les vacuoles des cellules ; c'est le cas de la nyctinastie (ou réponse des plantes à la variation jour/nuit), de la thigmonastie (ou réponse des plantes au toucher) ou encore de la fermeture/ouverture des stomates.
- Les nasties dites « de croissance » irréversibles dues à des variations de croissances, c'est la cas de l'épi- et de l'hyponastie (qui sont des mouvements de croissances vers le haut ou vers le bas des feuilles en réponse à des stress) ou encore de la thermonastie (réponses aux variations de températures qui dépend en général de la photonastie (réponse aux variations de la lumière journalière) et de l'hygronastie (réponse aux variations de l'humidité)).

Ces deux types de mouvements peuvent aussi être associés pour donner des mouvements complexes tels que la capture des proies de la *Drosera* (1).
Enfin le troisième est de type taxique, c'est à dire qu'il est déclenché par la direction d'un stimulus mais qu'ils est dirigé soit vers ce dernier (taxie positive), soit à l'opposée de ce dernier (taxie négative). Un exemple est la chimiotaxie effectuée par les bactéries, mais les plantes peuvent également l'utiliser par exemple dans la recherche de nutriments par les racines.

La description de tous les mécanismes impliqués dans ces mouvements est tellement conséquente qu'elle ne nous permettrait pas de respecter les exigences requises pour ce rapport, c'est pourquoi nous n'allons traiter dans cette étude que les mouvements de nastie chez les plantes. Nous allons traiter plus précisément la thigmonastie, d'une part car elle englobe les mouvements les plus remarquables et les plus facilement observables, d'autre part car ce sont ceux qui se rapprochent le plus de certains mouvements animaliers.

II. La Thigmonastie, un état des lieux

La thigmonastie (du grec *thigganein* : « toucher ») est aussi appelée « haptonastie » ou « séismonastie ». C'est un déplacement indépendant de la direction de la stimulation et qui répond à une stimulation tactile. Ce mouvement peut être soit défensif (cas des feuilles de *Mimosa pudica*) ou bien offensif (cas de la fermeture rapide des feuilles chez *Dionaea muscipula*).

1. Les plantes sensibles

Certains connaissent peut-être l'expression « être sensible du Mimosa » ; cette dernière n'est pas si absurde que cela, puisque la Sensitive (*Mimosa pudica*) est une plante qui est réellement sensible au toucher et qui en réponse effectue une manœuvre rapide de fermeture ou de repli de ses doubles rangées de folioles sur eux mêmes (1).

Ce qui est remarquable dans ce mouvement c'est que ce ne sont pas uniquement les feuilles touchées qui se referment, mais cette réaction peut être transmise aux feuilles alentours et peut même être transmise à des feuilles plus éloignées encore si celle-ci subit une blessure. Ce mécanisme de repli peut être interprété de deux façons différentes, soit un mouvement de dissuasion qui surprend et effraye les prédateurs de par le mouvement en lui même, mais aussi expose les épines qu'elle arbore. Le second axe d'interprétation est un mouvement de duperie afin de faire croire au prédateur que la nourriture potentielle de la plante sera moins importante que sur une plante voisine et orienter un herbivore par exemple vers une plante voisine concurrente de sa propre croissance. Ces mouvements de folioles sont similaires aux mouvements des folioles de l'arbre à pluie (*Samanea saman*) (1) qui lorsque la pluie survient replie ces derniers pour laisser l'eau atteindre le sol et les rouvre une fois le soleil revenu afin de profiter d'un sol humide et ombragé, limitant ainsi la perte d'eau.

Dans ces deux cas, les mouvements des feuilles sont dus à des pertes de turgescence des cellules de l'extenseur du pulvinus qui est un organe moteur spécialisé situé à la base des feuilles avec en opposition les cellules du fléchisseur. Ainsi, lorsque les cellules de l'extenseur subissent une perte de turgescence, les cellules du fléchisseur se tendent (1).

Cette variation du volume des cellules de l'extenseur est induite par le toucher chez la Sensitive et peut être due au déchargement massif de saccharose dans le phloème résultant en un potentiel apoplastique en eau plus faible (1). Cette perte se fait par un transport passif d'ions K^+ et Cl^- et d'un mouvement osmotique d'eau. De plus, de forts gradients électrochimiques sont mis en place par les pompes à protons et permettent des mouvements rapides d'ions à travers les membranes ; la Sensitive possède également de nombreuses protéines H^+-ATPase (1). Les cellules de l'extenseur peuvent perdre jusqu'à 25 % de leur eau en moins d'une seconde, ceci grâce à la présence de nombreuses aquaporines et de co-transporteurs de l'eau (1). La façon dont le pulvinus reçoit l'information des folioles est encore incertaine mais des potentiels d'action, des signaux chimiques ou des signaux électriques sont les hypothèses les plus probables.

2. Les plantes carnivores

L'attrape-mouche de Venus (*Dionaea muscipula*) est surement la meilleure représentation des plantes effectuant des mouvements thigmonastiques. En effet, tout le monde connaît cette plante prédatrice d'insecte avec son piège en forme de cage ; Darwin lui même la surnommait « la plus magnifique du monde », ses feuilles bilobées spécialisées avec sur les bords des dents en forme d'aiguilles sont généralement ouvertes comme des invitations aux visiteurs. Lorsqu'un insecte marche sur la feuille ventrale et qu'il heurte les poils sensitifs, des signaux électriques intracellulaires sont générés et déclenchent l'élargissement des cellules du lobe résultant à la fermeture du piège en moins d'une seconde (1). Ce sont généralement plusieurs stimulations d'un ou de plusieurs poils qui sont nécessaires pour activer ce système. Ce système apporte une source de nutriments qui permet à la Dionée de pousser sur les milieux pauvres en azote (1).

La Rossolis (*Drosera rotundifolia*), quand à elle, possède des tentacules recouverts de mucilage qui brille à la lumière du soleil d'où son surnom de « couverte de rosée ». Plus de 100 tentacules peuvent recouvrir une des feuilles modifiées, et c'est cette surface brillante qui attire les insectes et les captures en les collant. Plus l'insecte se débat, plus il s'englue dans les tentacules. Les tentacules voisins de la proie peuvent former une sorte de bol qui va emprisonner l'animal définitivement. Dans ce mécanisme de prédation, ce sont des mouvements thigmonastiques et thigmotropiques qui sont impliqués. L'acide β indolacétique (AIA), qui est une auxine, semblerait être impliquée dans cette capture puisque l'application d'AIA exogène peut entrainer les mêmes mouvements de croissance, et puisque des inhibiteurs d'AIA peuvent les bloquer(1). Remarquablement, ces tentacules sont capable de répondre à la présence d'un cheveu humain de moins d'un microgramme mais ne réagiront pas à une goutte d'eau ou à la force d'une pluie violente (1).

L'Utriculaire (*Utricularia*), pour sa part, a la plus grande force de capture. Elle est distribuée mondialement dans les eaux et les zones humides. C'est un sac creux à paroi fine avec une trappe étanche, maintenu au corps de la plante par une tige. Lorsque le piège est en place, les parois extérieures sont concaves et la pression hydrostatique dans la chambre est négative. Divers appendices servent de leurre à l'entrée de la trappe, certains sont des sécréteurs de mucilages, d'autres des poils senseurs (1). Les puces d'eau sont les proies typiques de ce piège ; en moins de 30 ms après la détection tactile, la trappe s'ouvre et les parois adoptent une forme convexe, ce qui provoque une aspiration d'eau dans la chambre, emportant l'animal ; puis la trappe se ferme et le festin peut commencer (1).

3. Les fleurs intrépides

Ce sont des plantes qui possèdent des mécanismes actifs de pollinisation croisée par des insectes ou des oiseaux nectarifères. Les fleurs mâles de *Catasetum* sont un exemple remarquable : elles sont capables de répondre à un pollinisateur en larguant les étamines sur ce dernier par une tension sur le pétale, tel une catapulte. Cette expérience peut être tellement traumatisante pour le pollinisateur qu'il préfèrera à l'avenir visiter des fleurs femelles et permettra ainsi la dissémination du pollen (1).

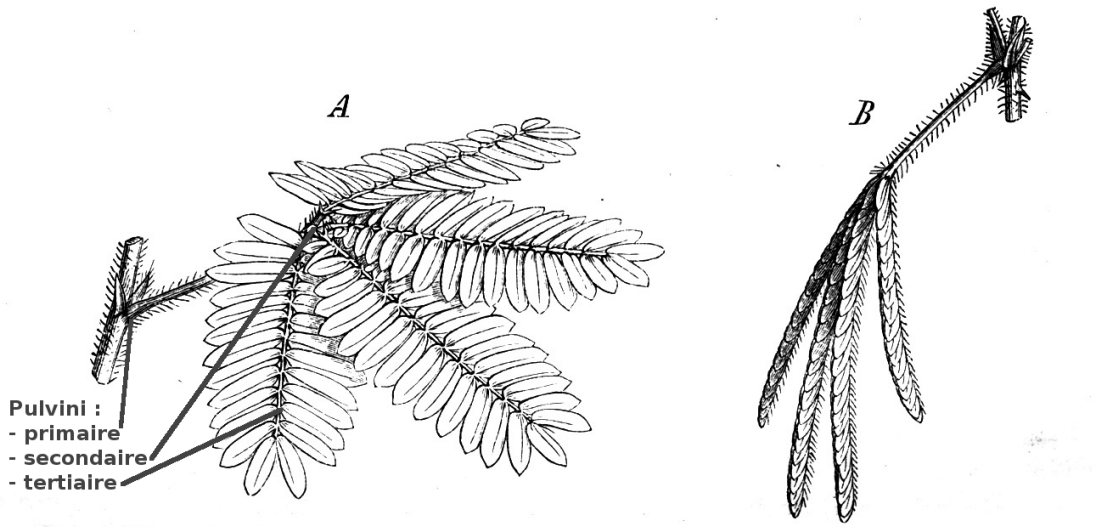

Figure 1 : Feuille de *Mimosa pudica* avant et après une réaction thigmonastique. Trois types de pulvini, les organes spécialisés permettant la réaction thigmonastique, sont répartis au niveau des articulations autour desquelles s'organisent les éléments foliaires. L'action conjuguée des ces pulvini primaires, secondaires et tertiaires permet de passer d'un port dressé **(A)** à un port tombant **(B)** donnant à la feuille une apparence fanée. (À partir de Paul Hermann Wilhelm Taubert, 1891, domaine public).

4. En bref

De nombreuses autres plantes effectuent des mouvements thigmonastiques mais celles citées plus hauts sont les plus connues et les plus étudiées. On peut alors se poser les questions suivantes :

- Comment les plantes détectent et différencient différents stimuli ?
- Comment les plantes dirigent ces réactions au toucher ?

Afin de répondre en partie à ces questions, nous avons choisi de décrire les mécanismes mis en œuvre pour les deux plantes les plus remarquables selon nous : la Sensitive (*Mimosa pudica*) et la Dionée (*Dionaea muscipula*).

III. Mimosa, la sensible

Mimosa pudica L. (du latin *mimus* : « mime », et *pudicus* : « pudique/chaste/timide »), également appelée bien justement « Sensitive », est un arbrisseau rampant de la famille des Fabacées originaire de l'Amérique tropicale, décrit pour la première fois au Brésil, bien que sa distribution soit aujourd'hui pantropicale. Elle s'est effectivement très largement naturalisée sur d'autres continents, où elle s'accommode dans de nombreux milieux situés sous des climats similaires, et où elle est souvent considérée comme une mauvaise herbe ou même une plante invasive. De part sa teneur en alcaloïdes, c'est une plante potentiellement toxique, ce qui ne l'empêche pas d'être utilisée en médecine traditionnelle dans diverses cultures (le plus souvent en infusion) pour ses vertus apaisantes et antidépressives ; un alcaloïde particulier, la mimosine, est pourtant étudié pour son effet antiprolifératif en médecine moderne.

Cette plante peut atteindre plus d'un mètre de hauteur si elle trouve un support, et ses rameaux adultes sont épineux. Elle émet des inflorescences globuleuses de couleur rose, qui donnent plus tard des amas de gousses hérissées de poils durs. Ses feuilles composées et alternes sont persistantes en climat chaud, et arborent le plus souvent au bout de leur long pétiole quatre pennes comprenant chacune entre 12 et 25 folioles.

Mais la Sensitive est surtout connue pour sa très particulière réaction lorsqu'on touche ses feuilles. En effet, les folioles des pennes se replient sur eux-mêmes en quelques secondes, les pennes se rapprochent, et la feuille entière s'abaisse (*figure 1*). La réaction est d'autant plus rapide et ample que la perturbation est forte. La plante met ensuite quelques minutes à reprendre son port habituel. Cette impressionnante réaction de thigmonastie – aussi déclenchée par d'autres événements tels que des intempéries – en fait une plante très appréciée des horticulteurs et des amateurs de curiosités botaniques. Elle présente de plus des mouvements de nyctinastie, c'est à dire que ses folioles s'ouvrent et se referment en suivant l'alternance jour/nuit, caractéristique partagée avec d'autres Fabacées notamment.

1. Quels stimuli déclenchent la thigmonastie ?

La Sensitive réagit à divers stimuli, dont le toucher, la chaleur, le souffle, ou la secousse. Un stimulus électrique ou chimique peut également avoir le même effet (3).
Nous détaillerons ici uniquement la réaction de la plante au toucher, par soucis de concision et puisque c'est ce sujet dont traite l'immense majorité des publications.

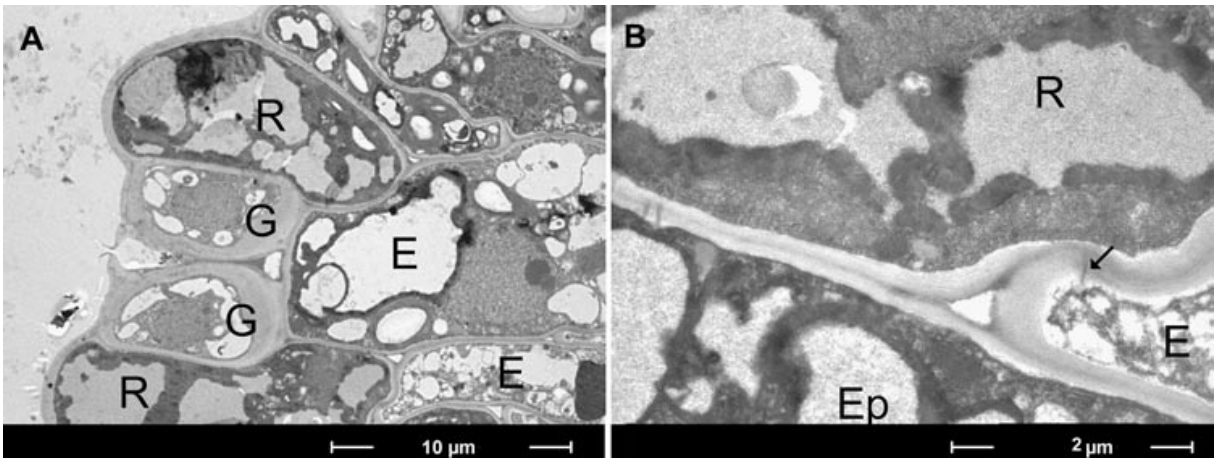

Figure 2 : Coupe longitudinale du complexe récepteur du pulvinus tertiaire de *Mimosa pudica* (microscope électronique à balayage). A : Les cellules rouges réceptrices (R), dérivées de cellules stomatales subsidiaires, sont situées de part et d'autre de cellules stomatales de garde inactives (G), et en contact avec des cellules motrices allongées excitables (E). **B :** une cellule rouge réceptrice est connectée à une cellule motrice excitable via un plasmodesme (flèche) qui offre la possibilité de transmission d'un potentiel d'action grâce à la continuité de la membrane plasmique et du symplasme entre les cellules (Ep = cellule banale de l'épiderme). **D'après Visnovitz *et al* (4).**

2. Fonctionnement de la thigmonastie de la Sensitive

Le repliement des feuilles se fait selon un processus similaire à celui en œuvre dans les mouvements rythmiques des feuilles d'autres Fabacées, comme l'arbre à pluie par exemple (*Samanea saman*) (1).
Le repliement de la feuille se fait lorsque certaines cellules stratégiquement situées perdent leur pression de turgescence, c'est à dire qu'au sein de chaque cellule, le volume de la vacuole est réduit, ce qui rend la paroi cellulaire moins tendue et donc le tissus plus lâche.

En fait, ce sont des cellules réceptrices spécifiques qui, stimulées par le toucher, émettent un signal électrique qui à son tour déclenche une cascade d'événements. Un flux de sucre arrive à l'apoplasme, ce qui provoque une sortie d'ions, puis d'eau, depuis certaines cellules spécialisées. En résulte une différence de turgescence entre deux zones du tissu, ce qui n'est pas sans rappeler le mécanisme d'ouverture et de fermeture des stomates, un autre mouvement contrôlé par la turgescence. Ceci amène finalement au repliement des folioles et au rabattement du pétiole et des pétiolules.

Les cellules qui subissent ces variations de turgescence se situent dans le pulvinus, un organe moteur particulier. C'est un renflement visible aux articulations de la tige avec le pétiole (pulvinus primaire), du pétiole avec les pétiolules (pulvinus secondaire), et du pétiolule avec les folioles (pulvinus tertiaire). Il est composé d'un cœur de tissus vasculaires entourés d'un cylindre de cellules parenchymateuses à la paroi cellulaire relativement fine.

a. Perception du stimulus et initiation du signal

Le stimulus externe est à l'origine de l'initiation d'un signal électrique. Des cellules rouges situées sur la face adaxiale des pulvinus tertiaires, et dérivées de cellules stomatales subsidiaires, semblent être les mécanorécepteurs qui génèrent un potentiel électrique (*figure 2*). Elles produisent un potentiel d'action grâce à la libération massive dans le cytoplasme d'ions Ca^{2+} stockés dans la vacuole à tanin et venant du milieu extracellulaire ; puis l'ouverture de canaux calcium-dépendants permet l'entrée massive d'ions Cl^-, ce qui provoque une dépolarisation ; enfin, les canaux à potassium s'ouvrent et l'entrée d'ion K^+ provoque la repolarisation de la membrane plasmique. Le potentiel d'action produit sera transmis aux cellules motrices via les plasmodesmes, qui lui permettent de se déplacer de cellule en cellule grâce au symplasme ininterrompu jouant le rôle de jonction électrique (4).

b. Réalisation du mouvement de thigmonastie

1) Une succession de flux

La réponse à un stimulus au niveau du pulvinus débute lorsque du saccharose est déchargé du phloème vers l'apoplasme ; l'augmentation de la concentration en sucre au sein de l'apoplasme y diminue le potentiel hydrique et provoque une sortie d'ions potassium (K^+) et chlorure (Cl^-) depuis le symplasme des cellules environnantes par transport passif. Les forts gradients électrochimiques qui permettent d'aussi rapides transferts d'ions au travers des membranes sont préalablement mis en place par des pompes à protons, pompes particulièrement abondantes chez la Sensitive.

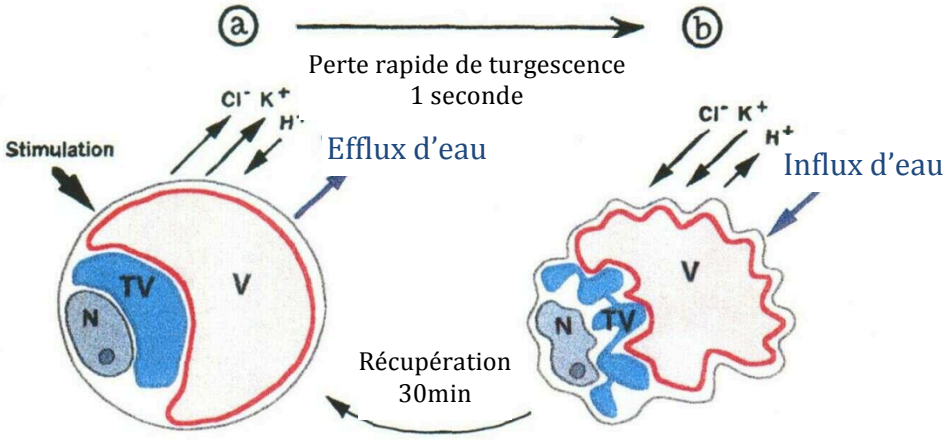

Figure 3 : Vue schématique des cellules motrices de la zone extenseuse du pulvinus de *Mimosa pudica*, avant et après sa courbure. L'état basal d'une cellule motrice de la zone extenseuse du pulvinus (a) est perturbé après une stimulation, et ce à cause la sortie d'ions Cl^- et K^+ et à la sortie massive d'eau (perte de turgescence) qui s'en suit. La cellule atteint son état relâché (b) en seulement une seconde, ce qui autorise une très rapide courbure du pulvinus, et donc le repliement des feuilles. Durant cette rapide modification, les organites changent également de forme : la vacuole à tanin (TV), la plus proche du noyau (N), forme de nombreux tubules interconnectés, tandis que la vacuole aquifère (V), plus centrale, développe des invaginations sur sa face externe. Le retour à l'état basal prend bien plus longtemps. **D'après Fleurat-Lessard *et al* (6).**

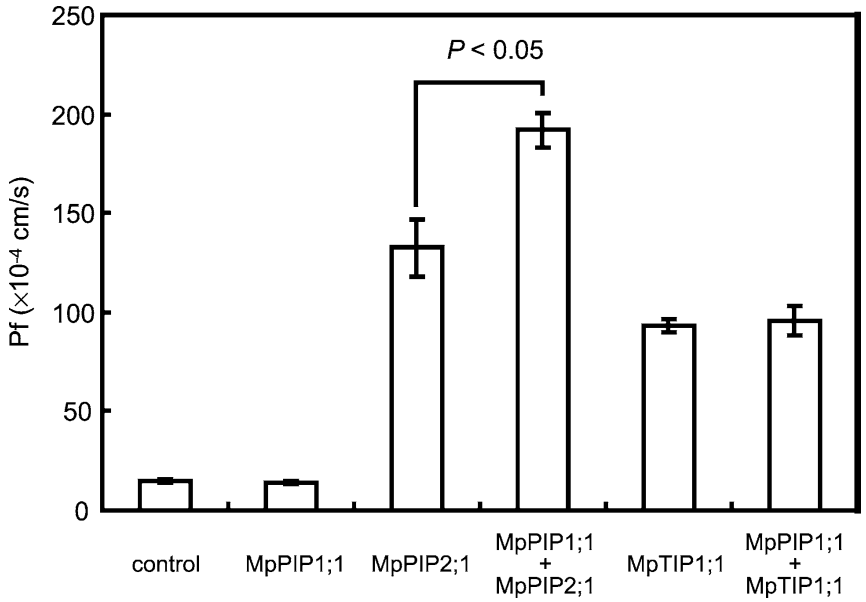

Figure 4 : Analyse de l'activité d'aquaporines de trois classes différentes suivant la présence ou absence d'une association. L'activité de trois aquaporines de *Mimosa pudica* (MpPIP1;1, MpPIP2;1 et MpTIP1;1) exprimées dans des ovocytes de *Xenopus laevis* est analysée 3 jours après l'injection d'un total de 15 ng d'ARN codant par ovocyte (le contrôle se voit injecter un volume équivalent d'eau). Les trois aquaporines seules ainsi que deux associations (MpPIP1;1 avec MpPIP2;1 ou MpTIP1;1) sont testées. Il s'avère que MpPIP1;1 ne présente pas d'activité seule, mais l'activité de MpPIP2:1 est significativement augmentée en sa présence, tandis que l'activité de MpTIP1;1 ne varie pas dans des conditions similaires. **D'après Temmei *et al* (7).**

Il s'ensuit une sortie d'eau de ces mêmes cellules (et donc de leurs vacuoles aquifères), ceci surtout par action de l'osmose (*figure 3*). Cette sortie d'eau peut provoquer une diminution de jusqu'à un quart du volume cellulaire, et ce en seulement une seconde : un tel changement n'est possible qu'avec l'aide d'aquaporines.

2) *Le rôle des aquaporines*

En effet, les aquaporines jouent un rôle important dans les variations de pression de turgescence dans les cellules végétales. Elles sont abondantes et très diverses dans le règne végétal, ce qui s'explique peut-être par le haut niveau de compartimentation, et par l'importance d'une gestion précise des flux aqueux pour répondre aux variations environnementales (5). Différentes classes d'aquaporines – les TIP (*Tonoplast Intrinsic Proteins),* puis les PIP (*Plasma membrane Intrinsic Proteins)* –, ont été étudiées chez la Sensitive pour estimer leur rôle dans ce flux sortant d'eau si important à la réalisation de la thigmonastie. D'après Fleurat-Lessard *et al*., il s'avère que les TIP, insérés dans la membrane de la vacuole aquifère (tonoplasme), sont impliquées dans le mécanisme de courbure des pulvini (6); plus récemment, Temmei *et al*. ont démontré que deux aquaporines de la famille des PIP interagissent et forment un hétérocomplexe qui présente une activité supérieure à celle de l'aquaporine principale (groupe PIP2) seule (*figure 4*) ; de plus, une phosphorylation sur une sérine de la PIP auxiliaire (groupe PIP1) augmente l'effet coopératif sur l'activité du canal. La perméabilité de la membrane plasmique due aux aquaporines peut donc être régulée très rapidement par des interactions directes entre protéines, et par des phosphorylations opérées par des protéine-kinases, ce qui permet de s'imaginer que ces voies de signalisation sont à l'œuvre au sein des pulvini, impliquées dans le processus de thigmonastie (7).

3) *La résolution du mouvement*

Tout cela se résume en une diminution soudaine de la pression de turgescence des cellules de la moitié extenseuse du pulvinus, ce qui permet alors aux cellules de la moitié fléchisseuse de s'étirer en captant l'eau libérée, et donc d'effectuer des mouvements élaborés dont l'incidence dépend de l'amplitude des flux (1).

C'est à ce moment-là que les folioles se referment en se joignant par paires, et que les feuilles commencent à pendre suite à l'inversion des tensions au sein des pulvini. La Sensitive prendra plus de 10 minutes pour rétablir son port dressé.

4) *Le rôle du cytosquelette*

Kanzawa *et al*. ont étudié le comportement du cytosquelette des cellules du pulvinus vis-à-vis du phénomène de thigmonastie chez la Sensitive. Grâce à la technique d'immunofluorescence, les chercheurs ont pu observer que le cytosquelette était plutôt organisé et composé de longues fibres avant la courbure du pulvinus, alors qu'il était plus fragmenté et dispersé après. Ils ont également testé l'effet de drogues affectant spécifiquement les microfilaments ou les microtubules en les injectant dans une incision opérée sur le pulvinus ; il s'avère que les drogues affectant l'actine réduisent l'amplitude du mouvement des feuilles, tandis que celles qui ont pour cible la tubuline n'affectent en rien la thigmonastie.

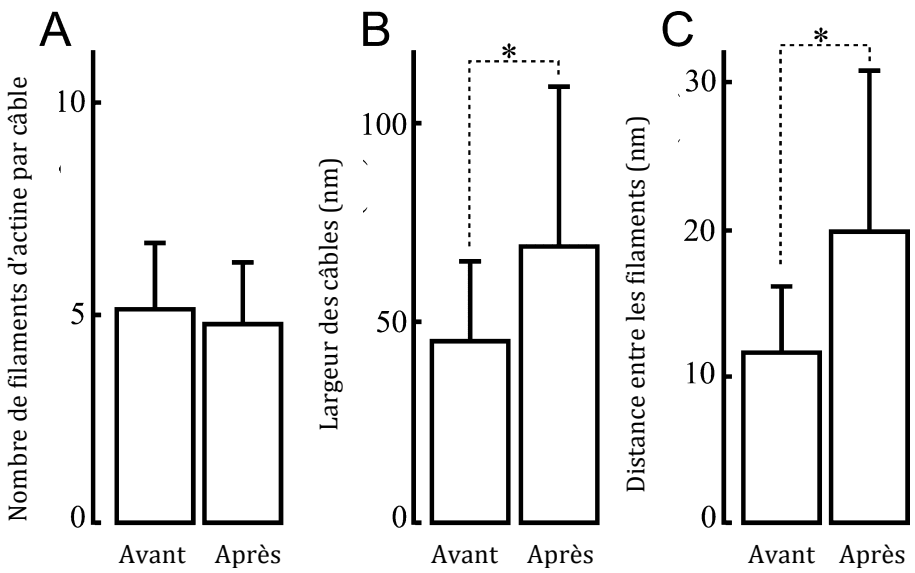

Figure 5 : Caractéristiques des câbles d'actine avant et après courbure du pulvinus. Il n'y a pas de variation significative dans le nombre de filaments qui composent les câbles **(A)**, alors que leur largeur moyenne **(B)** et la distance moyenne qui les sépare **(C)** augmentent significativement après courbure (*P < 0.05, t-test). **D'après Kanzawa *et al* (8).**

Une observation plus fine de l'effet des drogues a permis d'affirmer que chacun des éléments du cytosquelette est bien affecté par ses drogues respectives, et donc de conclure que des changements dans le cytosquelette d'actine sont impliqués dans les mouvements thigmonastiques de la sensitive, tandis que les microtubules n'y sont pas directement associés. L'observation au microscope électronique a par la suite permis de comprendre que des « câbles d'actine » compacts, situés notamment autour des vacuoles et près du cortex, se relâchent, se raccourcissent et s'éloignent les uns des autres pendant la courbure du pulvinus (*figure 5*), notamment grâce à de multiples déphosphorylations de tyrosines. Les cellules motrices du pulvinus contiennent donc un cytosquelette d'actine hautement organisé, dont la détérioration est essentielle au bon fonctionnement du mouvement de thigmonastie. De plus, une protéine – dont l'activité semble être régulée en réponse à un stimulus externe – est impliquée dans la formation des câbles d'actine, tandis que la dégradation du réseau dépend d'une autre protéine modulatrice de l'actine (les phosphorylations pouvant être les médiateurs entre les protéines et le cytosquelette). Enfin, l'hypothèse d'une corrélation entre la dynamique du cytosquelette d'actine et l'activité des aquaporines est soutenue (8).

3. Transmission du signal à distance

Un stimulus peut également être transmis aux organes voisins, via une transduction électrique, physique ou chimique, et ainsi propager la réaction de thigmonastie sur des zones autres que celle initialement perturbée. En effet, la réaction ne se cantonne pas au seul foliole touché, mais elle peut se transmettre aux folioles voisins, situés sur la même penne ; de plus, une stimulation plus forte, comme une incision, peut provoquer le rabattement d'un pétiole distant (1).

Au sein d'une seule feuille, la transmission du signal peut se faire par un potentiel d'action se déplaçant via les cellules compagnes et le phloème.

À une plus grande échelle (comme après avoir occasionné une blessure sur un foliole), il se peut que la transmission sur de longues distances se fasse via une onde d'altération de la pression hydraulique se déplaçant dans le xylème. La pression est ensuite distribuée radialement, jusqu'à atteindre les couches de l'épiderme et déclencher des dépolarisations locales de la membrane plasmique. C'est ce phénomène qui provoquerait la génération de signaux électriques systémiques locaux à grande distance de la perturbation originale, et donc la fermeture généralisée des feuilles du rameau (1).

Concernant la transmission par un signal chimique, son existence a été démontrée dès 1916 grâce aux travaux de Ricca, qui a démontré qu'un certain « facteur de Ricca » (*Ricca's factor*), produit dans un tissus blessé, pouvait circuler via un tube rempli d'eau jusqu'à un tissus intact et provoquer ainsi le repliement de la feuille. Ces travaux ont été récemment appuyés par l'isolation et l'identification de composés chimiques pouvant induire la fermeture d'une feuille, notamment grâce à Ueda *et al*. (2).

4. Pourquoi ce mécanisme ?

Bien que l'on ne sache pas précisément pourquoi cette caractéristique a été sélectionnée au cours de l'évolution, les hypothèses quant à l'utilité du mécanisme sont nombreuses mais s'accordent généralement à dire que c'est un mécanisme de défense contre les prédateurs.

Il pourrait s'agir de se rendre moins appétissant face à un prédateur herbivore (en particulier des insectes) en se donnant l'apparence d'une plante fanée, ou en semblant offrir un met moins volumineux (1) ; comme la plante prend quelques minutes à rouvrir ses feuilles, des congénères du prédateur s'en désintéresseraient de la même façon. Il pourrait aussi s'agir d'effrayer l'inopportun par le mouvement inattendu de la plante. Cette réaction permet enfin de découvrir les épines des rameaux, ce qui est assuré de laisser un mauvais souvenir à l'herbivore qui s'approcherait trop de la branche pour brouter les feuilles s'étant rabattues sur celle-ci.

Une explication alternative est qu'elle pourrait permettre à la plante de se soustraire à une dégradation d'origine naturelle en réduisant la surface exposée à la perturbation, comme dans le cas de pluies particulièrement violentes ou d'inondations (d'autant plus qu'elles sont particulièrement courantes dans les zones tropicales, et que *Mimosa pudica* affectionne les zones humides).

De façon similaire, la plante peut avoir sélectionné cette réponse aux hautes températures car elle lui permet d'éviter la dessiccation.

Enfin, en intégrant plusieurs de ces explications envisageables, on peut s'imaginer que la plante replie ses feuilles lors d'une pluie pour laisser le sol s'humidifier à son pied (d'autant plus que la photosynthèse est réduite par ce temps), ce qui donne une disponibilité en eau plus importante par la suite, cette même humidité étant conservée grâce à l'ombrage occasionné par les feuilles réouvertes. Cette technique peut s'avérer très utile sous des climats extrêmes (fortes pluies alternant avec de longue périodes sèches, ce qui est courant sous les tropiques).

5. Conclusion

La Sensitive illustre parfaitement le vaste thème de la thigmonastie : une grande variété de stimuli déclenche une réaction de défense similaire, non dirigée, qui dépend d'une multitude de mécanismes impliquant des signaux chimiques, électriques et mécaniques. Cet exemple démontre encore une fois à quel point les plantes ont pu acquérir des caractères tous plus étonnants les uns que les autres afin d'avoir une parade à leur incapacité de se déplacer.

Mimosa pudica surprenait déjà les grecs il y a plus de 2000 ans, et continue de surprendre aujourd'hui. Le XVIII^{e} siècle a vu les premiers écrits de recherche scientifique à son sujet ; pourtant, la complexité sous-jacente de la thigmonastie qu'elle présente face à des stimuli externes est encore loin d'être entièrement documentée. Les centaines de publications scientifiques qui la concernent ont pu révéler quelques-uns de ses secrets, mais il reste beaucoup à élucider : les liens entre le cytosquelette et les aquaporines, les voies de signalisations impliquées dans la production du mouvement, le rôle précis des vacuoles à tanin, les facteurs chimiques pouvant déclencher un mouvement... L'existence de mécanorécepteurs sur la surface des ses pulvini n'a été découverte qu'en 2007 ! De plus, son éventuelle utilisation à des fins médicales ajoute à l'intérêt qu'on lui porte. Cette petite Fabacée réserve encore beaucoup de thèmes de recherche et de débats.

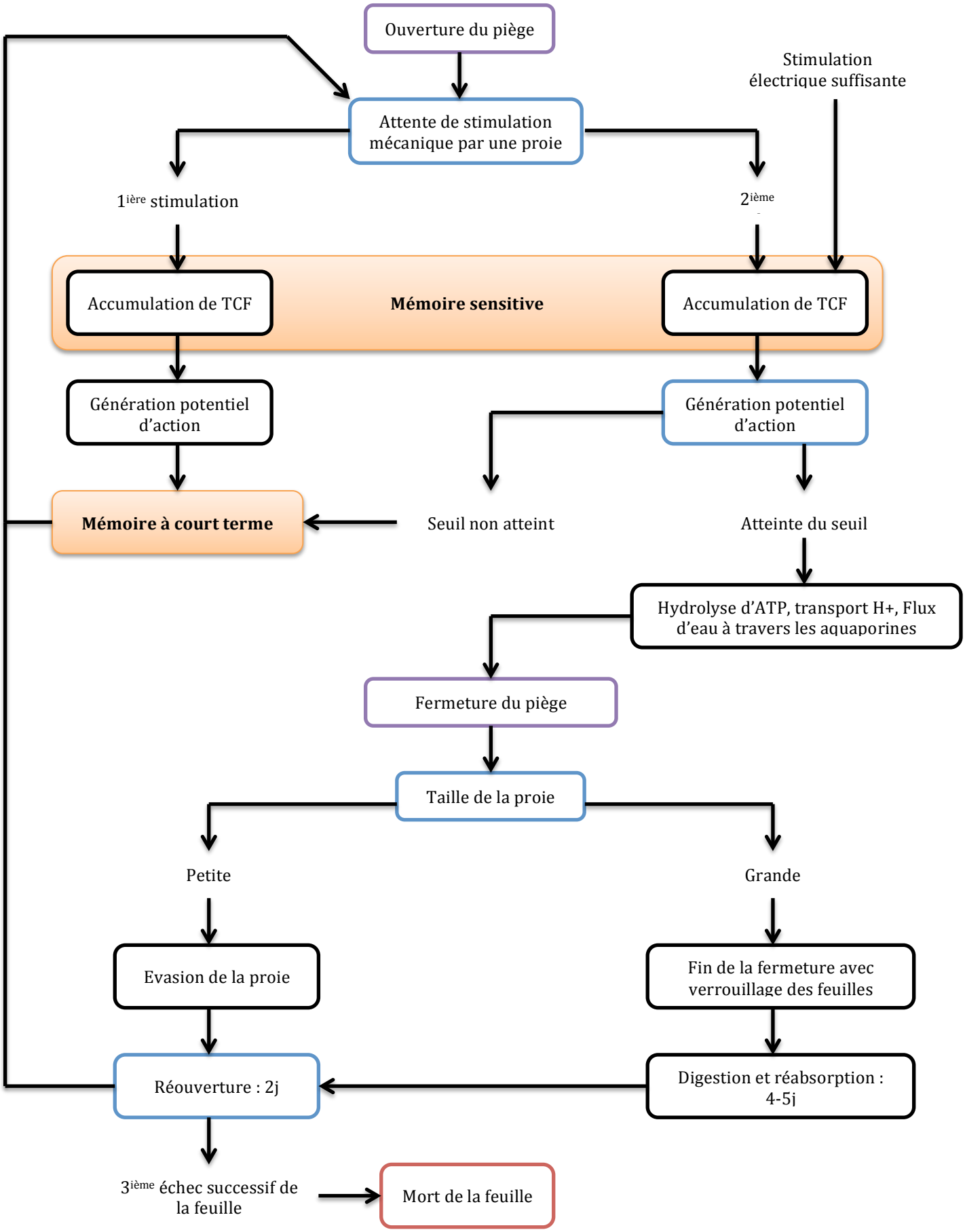

Schéma 1 : Schéma récapitulatif du mécanisme de fermeture du piège de la Dionée (*Dionaea muscipula*). D'après Volkov *et al* (11).

IV. Dionée, la prédatrice

Cette plante de la famille des *Droseraceae*, la seule du genre *Dionaea*, est une des plantes les plus connues au monde. Nommée pour la première fois au XVIII^{e} siècle par Carl von Linné « *Venus flytrap* » ou « Attrape-mouche de Venus », elle a été décrite correctement par John Ellis et c'est pourquoi son nom latin est « *Dionaea muscipula* Ellis ». Darwin est celui qui, une centaine d'années plus tard, a décrit sa carnivorité. C'est une plante issue de l'actuelle Caroline du Nord et du Sud qui pousse en climat subtropical sur des sols pauvres et des marais et ceci grâce à cette dernière aptitude qui constitue sa source d'azote nécessaire à son développement.

1. Le mécanisme de capture

Les feuilles de la Dionée sont bilobées et possèdent sur les bords des dents en forme d'aiguilles. Elles sont généralement ouvertes comme des invitations aux visiteurs (1); elles sont spécialisées dans la capture de petites proies, généralement des insectes tels que des mouches. L'intérieur des lobes de la Dionée possède 3 poils sensitifs et une accumulation d'anthocyanes ainsi que très probablement des glandes nectarifères pour attirer les insectes (9). Le mouvement de capture de la Dionée se fait en 3 étapes (9) :

- une étape silencieuse, sans mouvement où la proie va entrer en contact avec les poils.
- une phase de mouvement rapide des lobes pour se refermer sur eux même comme les mâchoires d'un piège à loup.
- une phase de relaxation des lobes lorsque le piège est refermé.

Un modèle de ce mécanisme de capture proposé est celui d'une courbure hydro-élastique. Les deux lobes de la feuille possèderaient une courbure hydro-élastique avec plusieurs couches de cellules à des pressions hydrostatiques différentes. Un stimulus permettrait l'ouverture de pores qui connectent les différentes couches, faisant migrer l'eau d'une couche à une autre jusqu'à un équilibre qui serait l'état de fermeture (9). Des plantes avec des couches de cellules à différentes pressions hydrostatiques existent et sont connus, il n'est donc pas impossible que ce mécanisme soit la source de la rapidité de ce mouvement thigmonastique (*Schéma 1*). Cependant, cette hypothèse nécessite une physiologie particulière de la feuille.

2. Adaptations morphologiques de la feuille

La dionée referme son piège sur ses proies en 0,3s (9), cette rapidité d'action nécessite des adaptations morphologiques pour optimiser la dépense d'énergie, afin que le gain apporté par la proie soit supérieur à l'énergie dépensée pour capturer cette dernière. Une architecture spécifique de la feuille et de ses lobes est donc nécessaire et des protéines spécifiques présentes dans les membranes de ces cellules également.

a. Une architecture fonctionnelle

Darwin a été le premier à observer le fait que les lobes sont convexes lorsque le piège est ouvert et concaves lorsque le piège est fermé (9) ; cette observation peut être facilement confirmée : il suffit de placer des points sur différentes zones de la feuille et d'observer leur déplacement les uns par rapport aux autres lors du mouvement de la feuille. Si une zone qui était convexe devient concave, les deux points sur cette zone se rapprochent, et inversement.

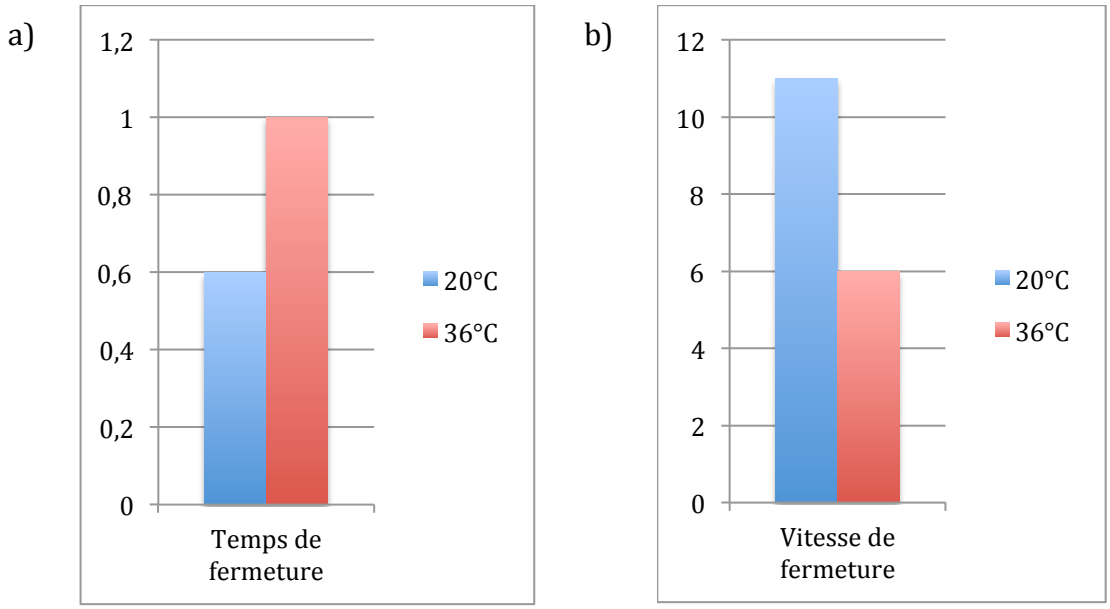

Figure 6 : Cinétique de fermeture du piège de la Dionée (*Dionaea muscipula*) en fonction de la température. a) Temps (s) de fermeture des lobes de la feuille de Dionée après une stimulation à 14µC en fonction de la température. b) Vitesse (s^{-1}) de fermeture des lobes de la feuille de Dionée après une stimulation de 14µC en fonction de la température. **D'après Volkov *et al* (9).**

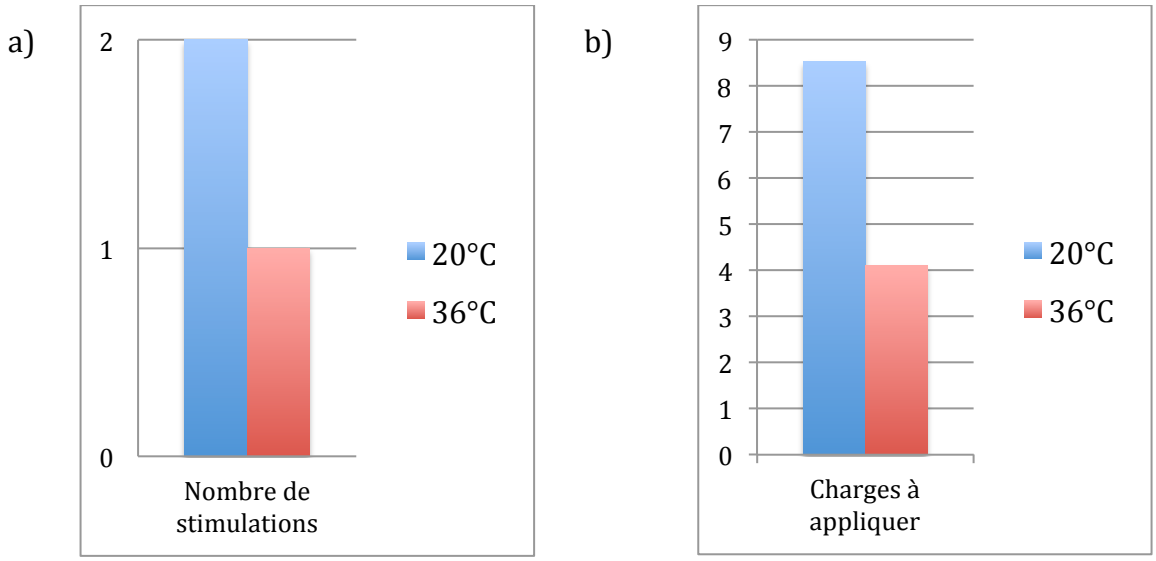

Figure 7 : Paramètres de fermeture du piège de la Dionée (*Dionaea muscipula*) en fonction de la température. a) Nombre de stimulations mécaniques à appliquer sur les poils sensitifs de la feuille de Dionée pour entrainer la fermeture de celle-ci. b) Charge électrique, en µC, à appliquer entre la nervure centrale et le centre d'un des lobes de la feuille de Dionée pour entrainer la fermeture de celle-ci. **D'après Volkov *et al* (9).**

On peut ainsi observer que lors de la fermeture, c'est ce changement de forme qui permet une telle rapidité au mouvement. D'après le modèle de la courbure hydrostatique, c'est lorsque la feuille est fermée qu'elle est à l'état de repos. Elle est composée de plusieurs couches cellulaires avec des pressions hydrostatiques qui peuvent différer. Lors de l'état d'équilibre les différentes pressions hydrostatiques des différentes couches sont équilibrées et font adopter aux lobes une forme concave. La forme convexe quant à elle est une forme hautement énergétique, avec des différences de pression importantes entre les couches. Ce sont des différences de pressions qui permettent de garder une forme convexe qui lors du relâchement de ces pressions va entrainer un retour brutal dans la position de repos (9), un peu comme un arc dont la corde est extrêmement tendue puis relâché d'un coup.

La feuille possède aussi sur la face interne de ses lobes des cellules qui produisent différents anthocyanes permettant ainsi l'attraction de nombreux insectes, à laquelle des glandes nectarifères contribuent également (9).

b. Les canaux à eau

Ce changement de pression hydrostatique est dû à l'ouverture de nombreux canaux à eau et à ions, qui aident à rétablir l'état d'équilibre des lobes de la feuille. Cet export massif d'eau est favorisé par la présence de nombreuses aquaporines et de co-transporteurs (5 ; 9). Les aquaporines sont des protéines hydrophobes à 6 domaines transmembranaires qui permettent des flux d'eau entre les membranes des cellules. Elles ont un poids entre 26 et 34kDa, et c'est l'ouverture de ces pores qui permettent par différence de pression osmotique un déchargement en eau vers les cellules des couches voisines pour équilibrer la pression et entrainer la fermeture du piège.

3. Les différents facteurs impliqués dans le mouvement

Lors du mouvement thigmonastique des lobes de la feuille de Dionée, différents facteurs entrent en action ; en effet, la température joue un rôle sur le nombre de stimulation à appliquer, et sur la rapidité du mouvement. Des facteurs électriques sont également impliqués, avec des charges électriques bien précises pouvant permettre le déclenchement du piège et le développement de potentiel d'actions. Enfin, des facteurs chimiques font aussi exploités, certains favorisant le déclenchement et d'autres déstabilisant la fermeture du piège.

a. Les facteurs physiques et mécaniques

1) La température

La température joue un rôle important dans la fermeture du piège chez la Dionée. En effet, on peut observer qu'à 20°C la fermeture est quasiment deux fois plus rapide (*Figure 6*) ; de plus, un autre effet de la température est que nombre de stimulation à appliquer sur les poils sensitifs est de deux entre 15 et 25°C alors qu'entre 35 et 40°C une seule suffit pour déclencher la trappe (*Figure 7*) (9).

2) *Le nombre de stimulations*

Le nombre de stimulations physiques (par le toucher) est très important également comme facteur. En effet, deux stimulations sont en général nécessaires, soit sur le même poil, soit sur deux poils différents ; une stimulation prolongée d'un poil permet aussi le déclenchement (9). Ces stimulations doivent être effectuées dans un laps de temps compris entre 0,75 et 40s, c'est cette observation qui permet de dire que la Dionée à une « mémoire à court terme» (10), car pendant ce laps une deuxième stimulation entraine la cascade de réaction qui ferme la trappe, alors qu'en dehors de ce laps, une nouvelle stimulation entraine un nouveau laps de temps permettant une nouvelle stimulation pour activer le piège. Comme dit précédemment, le nombre de stimulations physiques dépend de la température dans laquelle la plante se trouve (*Figure 7*).

b. Les facteurs électriques

Il n'y a pas que des facteurs physiques qui jouent un rôle dans les mouvements de la trappe de la Dionée, des facteurs de type électriques entrent également en action. En effet, une ou des stimulations électriques peuvent également entrainer un mouvement des lobes et s'ensuivent des potentiels d'action qui sont également présents avec des stimulations physiques ou chimiques mais qui seront expliqués dans cette section.

1) *Le type de stimulation*

Une stimulation par un courant électrique entre la nervure centrale (borne +) et la partie centrale supérieur du lobe de la feuille (borne -) permet aussi la fermeture (10). Cette stimulation électrique ne doit pas être en voltage négatif ou en polarité inversée, sinon aucun effet n'est observé (9 ; 10).

2) *L'intensité de stimulation*

Lorsque cette charge est de 14 µC ou plus, elle peut être subdivisée en plusieurs petites charges que la Dionée réussit à accumuler ; lorsque l'addition du total des charges arrive à 14 µC, la fermeture est enclenchée. Cette charge peut varier en fonction de la température et de la taille des feuilles. Pour les plantes ayant une nervure centrale de 1 cm, la charge à appliquer est de 8,05 µC alors que dans une grande feuille avec une nervure centrale de 3,5 cm la charge du capaciteur à appliquer est de 9,01 µC (9).

On peut réduire cette charge en augmentant la température. Par exemple, en passant de 28 à 36°C, la charge qui devra être appliquée entre les électrodes devra être de 4,1 µC (*Figure 7*). Cette différence peut s'expliquer par le fait qu'il y a une phase de transition entre 25 et 28°C qui permet à des températures plus élevées de déclencher la fermeture de la trappe avec une plus petite charge (9).

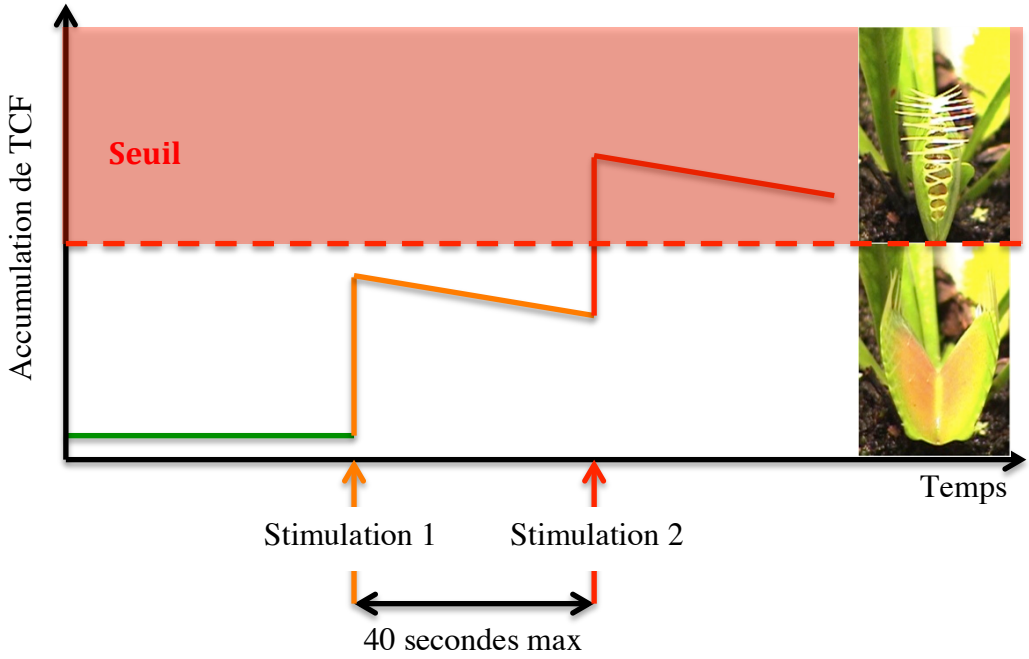

Figure 8 : Mouvement de fermeture de la Dionée attrape-mouche (*Dionaea muscipula*) par des étapes d'accumulation de TCF (trap closing factor). D'après Ueda *et al* (12).

3) Le nombre de stimulation

Le nombre de stimulations électriques peut varier comme pour les stimulations physiques, la seule différence étant qu'on peut déclencher le système mécanique avec une charge unique et brève à température ambiante (contrairement à une stimulation prolongée d'un poil sensitif). Le nombre de stimulation peut être aussi plus important que deux ; effectivement, on peut également effectuer de petites décharges afin que le total des charges arrive à la charge nécessaire à la fermeture du piège et ce dans le laps de temps imparti comme pour les deux stimulations physiques (9 ; 10). La Dionée a donc une mémoire électrique : il en existe trois types différents :

- la mémoire sensitive, qui est une mémoire d'une durée de 0,2 à 3 secondes après l'événement.
- La mémoire à court terme qui a une durée de plusieurs secondes jusqu'à quelques minutes.
- La mémoire à long terme qui permet la mémorisation sur de très longues périodes.

Dans ce cas, la durée de la mémoire électrique est de plusieurs dizaines de secondes, on a donc une mémoire à court terme chez ces plantes (10).

4) Les réponses de type électrique

Lorsque les poils sont touchés et que le seuil est atteint, ils activent des canaux à ions mécano-sensitifs qui génèrent des potentiels d'action. Une des voies de propagation des potentiels d'action inclue les faisceaux vasculaires et les plasmodesmes dans la feuille supérieure. Les potentiels d'action générés ont une durée de 1,5 ms et une vitesse de 10 m/s (9).

Le 2,4-dinitrophénol est une molécule inhibitrice des potentiels d'action ; lorsqu'on met les feuilles de Dionée en présence de cette substance, les potentiels d'action de la Dionée dans le mésophylle des feuilles sont inhibés et on assiste à une réduction de l'efficacité de fermeture et donc à une augmentation de la charge électrique nécessaire à l'activation. On peut ensuite restaurer les capacités de la plante à la capture 30 min après un lavage (9 ; 11).

Les ions potassium, chlore et calcium, ainsi que les protons sont également impliqués comme chez les animaux dans l'élaboration de ces potentiels d'action.

c. Les facteurs chimiques

De nombreux facteurs chimiques sont impliqués dans tous les phénomènes de régulation cellulaire chez les plantes ; les feuilles de la Dionée ne font pas exception à cette règle, puisque des molécules chimiques peuvent influer sur le mouvement hyponastique de la Dionée et contrôler et réguler sa fermeture, aussi bien positivement que négativement.

1) Les facteurs participant à la fermeture

La mémoire de cette plante ne peut être due qu'à des molécules qui sont exprimées lors de la stimulation et ce pendant un temps court, puisqu'après la fin du laps de temps autorisé la mémoire est réinitialisée. Ces molécules devraient donc être détectables et ont été cherchées, elles ont été nommées TCF pour « trap closing factor » (*Figure 8*) (12).

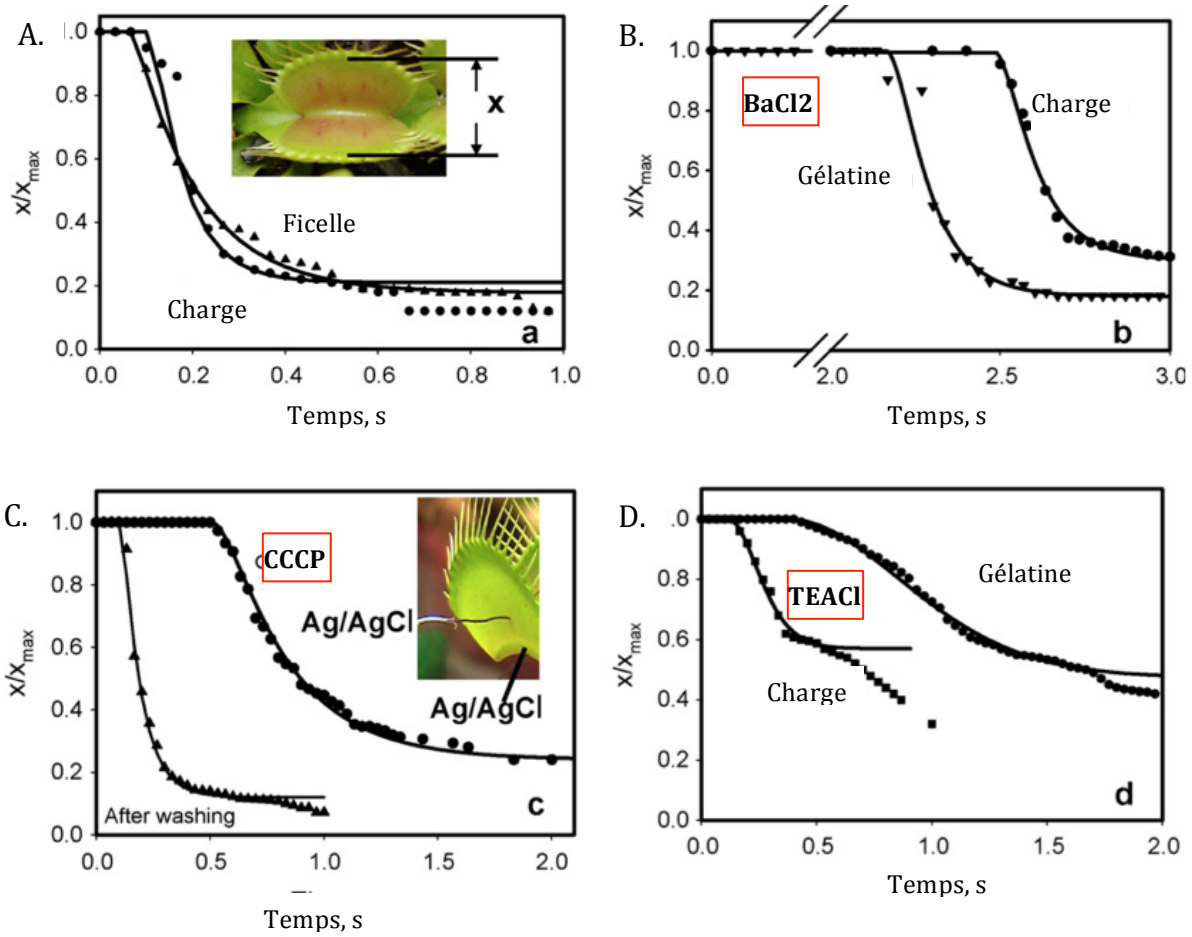

Figure 9 : D'après Volkov *et al* (11).
A. Cinétique de fermeture de la trappe stimulée par une ficelle de coton (▲) ou par une charge de 14µC (●), x = distance entre les marges des lobes.
B. Cinétique de fermeture de la trappe stimulée par de la gélatine (▼) ou par une charge de 28µC (●) en présence de 50mL de BaCl2 à 5mM appliqué 55h avant expérience dans la terre.
C. Cinétique de fermeture de la trappe stimulée par une charge de 70µC en présence de 50mL de CCCP à 10µM dans le sol 4,5h avant expérience (●). La terre autour de la Dionée est lavée avec 200mL/j d'eau pendant 2jours, puis stimulation (▲).
D. Cinétique de fermeture de la trappe stimulée par un morceau de gélatine (▲) ou par une charge de 28µC (■) en présence de 50mL de TEACl à 10mM appliqué 55h avant expérience dans la terre.

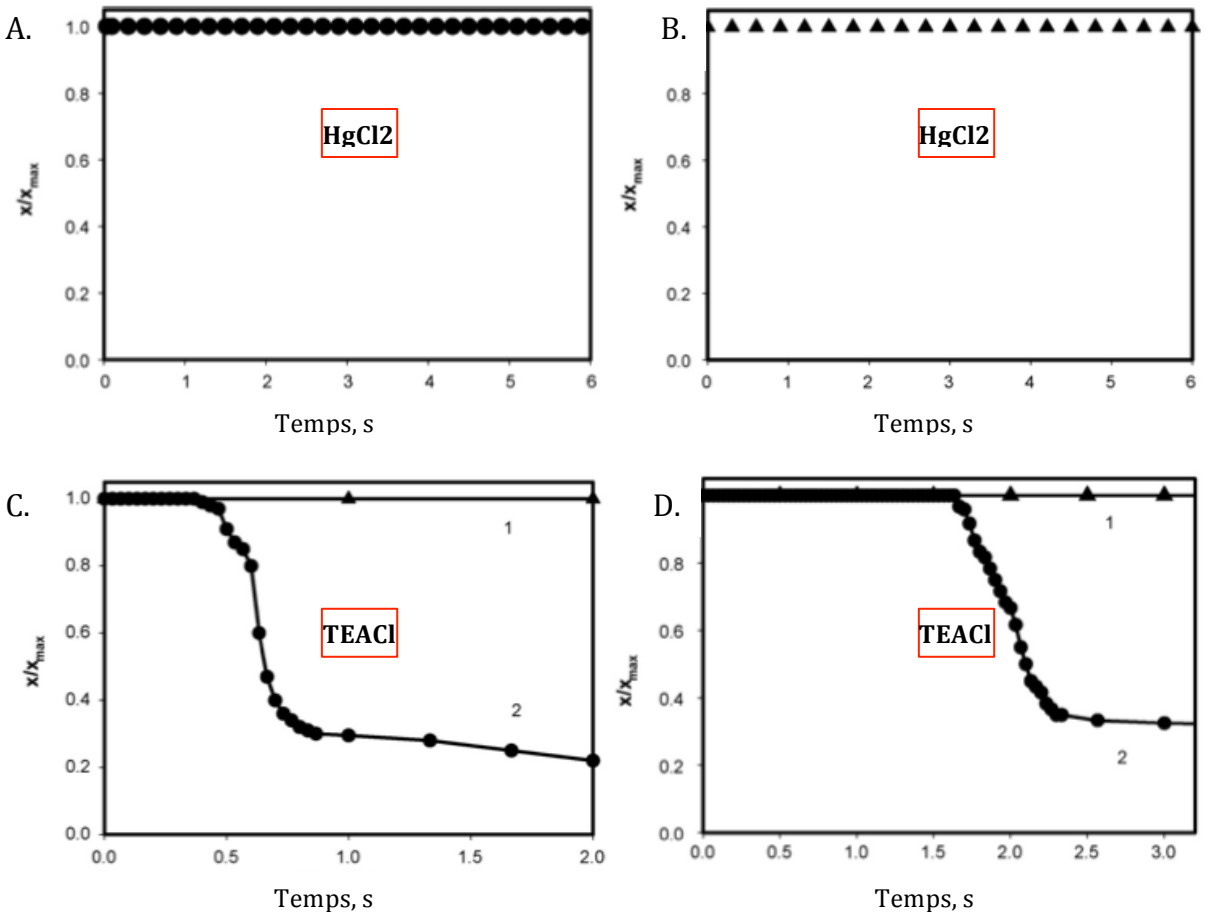

Figure 10 : D'après Volkov *et al* (11).
A. Cinétique de fermeture de la trappe par stimulation avec une ficelle de coton de 3 poils sensififs ; ajout 7h avant l'expérimentation dans le sol de 50mL de HgCl2 à 1mM (●).
B. Cinétique de fermeture de la trappe par stimulation avec une ficelle de coton de 3 poils sensitifs ; ajout 24h avant l'expérimentation dans le sol de 2x 10µL de HgCl2 à 1mM (▲).
C. Cinétique de fermeture de la trappe par stimulation de 3 poils sensitifs (▲) et de 3 poils sensitifs en 16s (●) par une ficelle de coton, 10µL de TEACl on été placé 2x sur la nervure centrale 24h avant expérimentation.
D. Cinétique de fermeture de la trappe par une charge de 14µC (▲) et de 28µC (●), 10µL de TEACl on été placé 2x sur la nervure centrale 24h avant expérimentation.
Cinétique de fermeture de la trappe stimulée par une ficelle de coton (▲) ou par une charge de 14µC (●), x = distance entre les marges des lobes. C.

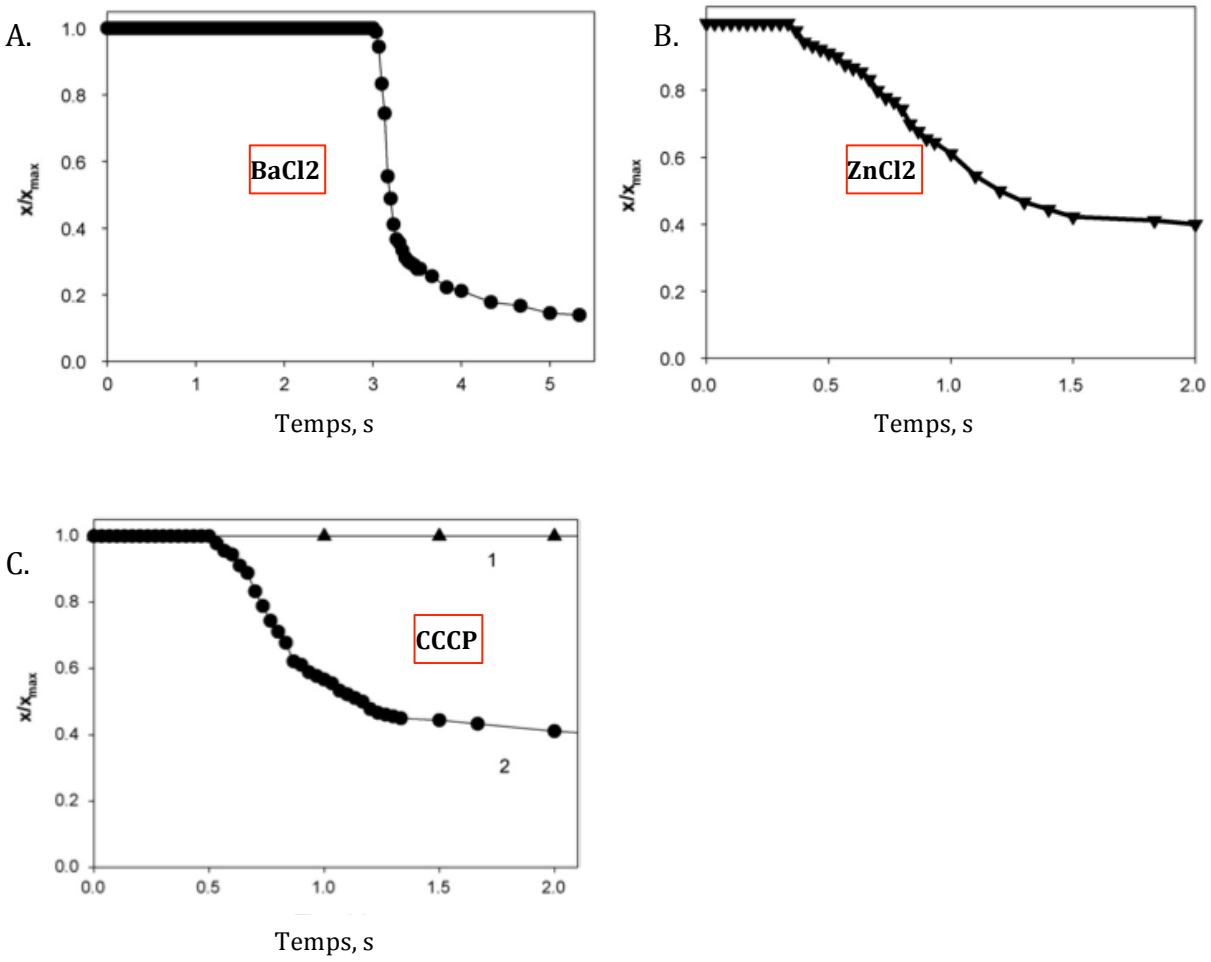

Figure 11 : D'après Volkov *et al* (11).
A. Cinétique de fermeture de la trappe par stimulation avec une ficelle de coton de 3 poils sentitifs ; ajout 24h avant l'expérimentation dans le sol de 2x 10µL de BaCl2 à 5mM (●).
B. Cinétique de fermeture de la trappe par stimulation avec une ficelle de coton de 3 poils sensitifs ; ajout 24h avant l'expérimentation dans le sol de 2x 10µL de ZnCl2 à 5mM (▼).
C. Cinétique de fermeture de la trappe par stimulation avec une ficelle de coton de 3 poils sensitifs (▲) et en répétant l'opération en 16s (●) ; ajout 24h avant l'expérimentation dans le sol de 2x 10µL de CCCP à 10µM.

7 hormones de plantes ont été testées comme TCF potentiels : l'auxine, l'acide abscissique, la gibberélline, la cytokikine, l'ethephon, le brassinolide et l'acide jasmonique ; aucune de ces molécules n'a obtenu de résultats sur les feuilles. Ce n'est donc pas un phénomène hormonal. Puis différents extraits de feuilles ont été testés et seul l'extrait aqueux était efficace sur la fermeture des feuilles ; l'étude des effets de cet extrait a également permis de prouver que l'atteinte du seuil était uniquement dépendant de la quantité de TCF et pas de la concentration (12).

Des TCF de poids moléculaire faible (LMW-TCF : low-molécular-weight TCF) ont ensuite été découverts dans cet extrait, un de ces LMW-TCF a été identifié comme un « sel de potassium de béta-D-glucopyranosyl 12-hydroxy-acide jasmonique » avec une efficacité de 2ng par feuille pour entrainer la fermeture des feuilles, tout comme la forme 7-iso (12). La forme de sel de sodium et la forme acide carboxilique de cette substance étaient aussi actives mais 10 fois moins.

Puis des TCF de haut poids moléculaire ont été trouvé dans l'extrait (HMW-TCF : High-molecular-weight – TCF) qui, d'après les analyses effectuées, correspondent à des polysaccharides (12) mais la composition exacte reste à déterminer.

2) Les facteurs inhibant la fermeture

D'autres molécules quant à elles ont été découvertes pour ralentir, perturber ou inhiber la fermeture du piège de la Dionée. Le *Tableau 1* ainsi que les *Figures 9, 10 et 11* résument les effets de ces molécules.

L'acide anthracène-9-carboxylique (9-AC), la néomycine, le ruthénium rouge, les ions lanthanes, l'EGTA, l'acide tétraacétique glycol-bis(2-aminoethylether), l'acide tétraacétique éthylene glycol-bis(b-aminoethylether) et le NaN3 inhibent les potentiels d'action dans les lobes de la feuille et donc l'excitabilité, ce qui indique que ces derniers sont transportés via les canaux à ions (9 ; 11).

Le tétraéthylammonium chloride (TEACl) et le nonyltriéthylammonium, qui sont des bloqueurs de canaux potassium tout comme les ions Zn^{2+}, et HgCl2 bloquent l'activité des aquaporines et donc empêchent la fermeture des lobes (9 ; 11).

Le chlorure de tétraéthylammonium (TEA), les ions Ba^{2+}, le carbonylcyanide-3-chlorophénylhydrazone (CCCP), le carbonylcyanide-4-trifluorométhoxyphenyl hydrazone (FCCP), le pentachlorophénol (PCP), et le 2,4-dinitrophénol (2,4-D) augmentent le temps de fermeture des lobes ainsi que la charge à appliquer pour enclencher la fermeture. Le CCCP entraine de plus l'apparition d'un délai avant la fermeture.

ZnCl2 et BaCl2 induisent également un délai et ZnCl2 induit en plus une forte diminution de la vitesse de fermeture (11).

KCl et CaCl2 n'ont aucun effet sur le temps ou la vitesse de fermeture (*Figure 12*)

Toutes ces molécules sont en général des bloqueurs de canaux à ions ou des aquaporines et inhibent donc la transmission des potentiels d'action ou la diffusion de l'eau entre les différentes couches qui composent les lobes de la feuille de Dionée.

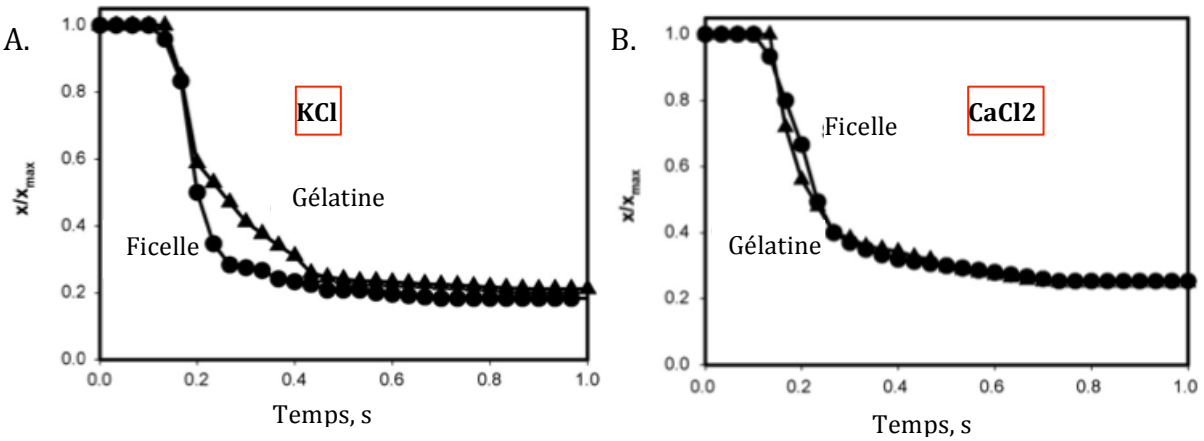

Figure 12 : D'après Volkov *et al* (11).
A. Cinétique de fermeture de la trappe stimulée par un morceau de gélatine (▲) ou par ficelle de coton (●) en présence de 50mL de KCl à 10mM appliqué 7h avant expérience dans la terre.
B. Cinétique de fermeture de la trappe stimulée par un morceau de gélatine (▲) ou par ficelle de coton (●) en présence de 50mL de CaCl2 à 5mM appliqué 7h avant expérience dans la terre.

Molécule	Réduction de la vitesse	Augmentation du délai	Effet sur les stimulations	Augmentation de la charge	Réversibilité
BaCl2	Non	Oui	Non	Oui	/
CCCP	Oui	Oui	3 stimulations en 16s	Oui	Oui sauf si >48h en présence de CCCP
TEACl	Oui	Non	3 stimulations en 16s	Oui	/
HgCl2	Plus de fermeture				/
ZnCl2	Oui	Non	/	/	/
KCl	Non	Non	Non	Non	/
CaCl2	Non	Non	Non	Non	/

Tableau 1 : Influence de différents composés chimiques :
- sur la vitesse de fermeture de la trappe
- sur le délai normal de 33ms
- sur le nombre de stimulations sur les poils sensitifs et sur l'intervalle de temps autorisée pour le déclenchement de la trappe
- sur la charge normale de 14µC à appliquer sans les composés
- sur la réversibilité des effets des composés.

BaCl2= Chlorure de barium ; CCCP = Carbonylcyanide-3- chlorophenylhydrazone ; TEACl = Chlorure de tétraéthylammonium ; HgCl2 = Chlorure de mercure ; ZnCl2 = Chlorure de zinc ; KCl = Chlorure de potassium ; CaCl2= Chlorure de Calcium ; / = information manquante.
D'après Volkov *et al* (11).

4. Conclusion

La Dionée (*Dionaea muscipula* Ellis) possède donc une machinerie incroyable qui a permis à cette plante de passer de l'état de proie à l'état de prédateur grâce aux mouvements thigmonastiques qu'effectuent ses feuilles (*Schéma 1*). Ces mouvements sont déclenchés par des stimulations successives dans un temps très court permettant l'atteinte d'un seuil. Une fois atteint un potentiel d'action est généré qui est transmis à travers les canaux à ions, ce potentiel d'action qui a une vitesse de 10 m/s déclenche l'ouverture des aquaporines. Cette activation entraîne un relargage d'eau sous pression dans ces couches cellulaires vers les couches cellulaires voisines ayant une pression hydrostatique plus faible. Cette expulsion rapide d'eau permet un retour à la feuille à son état de repos qui est la forme fermée de la trappe, et ce en moins d'une seconde, en emprisonnant l'infortuné insecte qui avait déclenché le mécanisme. Ce modèle de mécanisme de fermeture est celui de la « courbure hydro-élastique » (9).

Cet ingénieux système de mouvement des feuilles permet ainsi à la plante d'obtenir de nouvelles ressources azotées dans les sols pauvre en azotes (1), cependant il nécessite une régulation très fine afin d'éviter que le piège ne se déclenche n'importe quand, faisant perdre de l'énergie à la plante sans raison, surtout que la réouverture des lobes prend plusieurs jours. Cette thigmonastie est donc une petite merveille comme seule la nature sait en faire, qui dépend à la fois de facteurs physiques, électriques et chimiques.

V. Discussion

Fort des informations réunies avec ces deux exemples remarquables, nous pouvons conclure que les mouvements thigmonastiques sont des mouvements complexes, impliquant de nombreux mécanismes cellulaires tels les aquaporines, les canaux à ions, la synthèse de molécules hormonales, saccharidiques, etc. Ils utilisent aussi de nombreuses propriétés cellulaires comme les pressions osmotiques, la flexibilité/rigidité des cellules, les dépolarisations de membranes. Des facteurs mécaniques, physiques, électriques et chimiques sont nécessaires pour effectuer ces réactions à des stimuli de la même manière que les animaux répondent aux stimuli tactiles, c'est à dire avec des potentiels d'action, des flux d'eau et d'ions, des signaux calciques. Des promoteurs inductibles doivent aussi être impliqués dans l'expression des molécules intervenant dans le relai de la mécano-réception chez la plante. Ils utilisent aussi le système vasculaire de la plante afin de répandre les informations localement ou de manière plus délocalisée. Ces mouvements thigmonastiques permettent de montrer remarquablement la co-évolution des espèces animales et végétales avec des stratégies de développement différentes et des signalisations différentes mais en même temps une remarquable similarité des cascades de réactions pour obtenir une réaction de mobilité d'un organe ou d'un groupe de cellules.

Les mécanismes étudiés avec ces deux exemples ne représente qu'une infime partie des processus à l'œuvre dans la perception du toucher et plus encore dans la perception des autres stimuli physiques et mécaniques chez les plantes. Des études supplémentaires ainsi qu'un effort important d'intégration sont nécessaires pour obtenir une véritable vue d'ensemble de ces phénomènes.

Les grandes lignes de recherches qui devront être développées vers les voies de perception et de transduction incluent les interactions physiques entre les protéines, assez peu étudiées. D'autre part, les gènes des canaux calciques qui ont des rôles dans les premiers évènements de perception et dans la régulation de la mécano-réception doivent être davantage utilisés.

Ces études peuvent être complémentées par de nouvelles techniques de biologie cellulaire telles que des senseurs à Ca^{2+} utilisant des molécules fluorescentes telles que la GFP, méthode basée sur la technique de BRET (*Bioluminescence Resonance Energy Transfer*).

VI. Références

(1) **Braam J. 2005.** In touch : plant responses to mechanical stimuli. *New phytologist* **165** : 373 – 389.

(2) **Ueda M., Yamamura S. 2000.** Chemistry and biology of plant leaf movements. *Angewandte Chemie International Edition* **39** : 1400 – 1414.

(3) **Volkov AG., Foster JC., Ashby TA., Walker RK., Johnson JA., Markin VS. 2010.** *Mimosa pudica* : electrical and mechanical stimulation of plant movements. *Plant, Cell and Environment* **33** : 163 – 173.

(4) **Visnovitz T., Vilagi I,. Varro P., Kristof Z. 2007.** Mechanoreceptor cells on the tertiary pulvini of *Mimosa pudica* L. *Plant Signal Behav* **2(6)** : 462-6.

(5) **Uehlein N., Kaldenhoff R. 2008.** Aquaporins and leaf movements. *Annals of botany* **101** : 1 – 4.

(6) **Fleurat-Lessard P., Frangne N., Maeshima M., Ratajczak R., Bonnemain JL., Martinoia E. 1997.** Increased expression of vacuolar aquaporin and H^+-ATPase related to motor cell function in *Mimosa pudica* L. *Plant Physiology* **114(4)** : 827 – 834.

(7) **Temmei Y., Ushida S., Hoshino D., Kanzawa N., Kuwahara M., Sasaki S., Tsuchya T. 2005.** Water channel activities of *Mimosa pudica* plasma membrane intrinsic proteins are regulated by direct interaction and phosphorylation. *Federation of European Biochemical Societies Letters* **579** : 4417 – 4422.

(8) **Kanzawa N., Hoshino Y., Chiba M., Hoshino D., Kobayashi H., Kamasawa N., Kishi Y., Osumi M., Sameshima M., Tsuchiya T. 2006.** Change in the actin cytoskeleton during seismonastic movement of *Mimosa pudica*. *Plant cell physiol.* **47(4)** : 531 – 539.

(9) **Volkov AG., Adesina T., Markin VS., Jovanov E. 2008.** Kinetics and mechanism of *Dionaea muscipula* trap closing. *Plant physiology* **146** : 694 – 702.

(10) **Volkov AG., Carrell H., Baldwin A., Markin VS. 2009.** Electrical memory in Venus flytrap. *Bioelectrochemistry* **75** : 142 – 147.

(11) **Volkov AG., Coopwook KG., Markin VS. 2008.** Inhibition of the *Dionaea muscipula* Ellis trap closure by ion and water channels blockers and uncouplers. *Plant science* **175** : 642 – 649.

(12) **Ueda M., Tokunaga T., Okada M., Nakamura Y., Takada N., Suzuki R., Kondo K. 2010.** Trap-closing chemical factors of the Venus flytrap (*Dionaea muscipula* Ellis). *ChemBioChem* **11** : 2378 – 2383.

NB : **Les publications principales sont typographiées en bleu.**