

REPUBLIQUE ALGERIENNE DEMOCRATIQUE ET POPULAIRE
MINISTERE DE L'ENSEIGNEMENT SUPERIEUR ET DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE
ÉCOLE NATIONALE POLYTECHNIQUE D'ALGER



المدرسة الوطنية المتعددة التقنيات
Ecole Nationale Polytechnique

DEPARTEMENT D'ELECTRONIQUE
MEMOIRE DE PROJET DE FIN D'ETUDES POUR L'OBTENTION DU DIPLOME
D'INGENIEUR D'ETAT EN ELECTRONIQUE

Etude des phénomènes électriques dans les plantes

Maria MEKLI

Sous la direction de :

M. Mourad HADDADI

Présenté et soutenu publiquement le : Mardi 13 Juillet 2021

Composition du jury :

Président : M. Cherif LARBES

Examineurs : M. Hicham Bousbia - Salah

M. Salah Ait-cheikh

ENP 2021

REPUBLIQUE ALGERIENNE DEMOCRATIQUE ET POPULAIRE
MINISTERE DE L'ENSEIGNEMENT SUPERIEUR ET DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE
ÉCOLE NATIONALE POLYTECHNIQUE D'ALGER



المدرسة الوطنية المتعددة التقنيات
Ecole Nationale Polytechnique

DEPARTEMENT D'ELECTRONIQUE
MEMOIRE DE PROJET DE FIN D'ETUDES POUR L'OBTENTION DU DIPLOME
D'INGENIEUR D'ETAT EN ELECTRONIQUE

Etude des phénomènes électriques dans les plantes

Maria MEKLI

Sous la direction de :

M. Mourad HADDADI

Présenté et soutenu publiquement le : Mardi 13 Juillet 2021

Composition du jury :

Président : M. Cherif LARBES

Examineurs : M. Hicham Bousbia - Salah

M. Salah Ait-cheikh

ENP 2021

ملخص:

يتمثل هذا المشروع في إظهار الاستجابة الكهربائية للنباتات في الأضيء، من خلال إقتراح جهاز قياس بأقطاب كهربائية مناسبة. الهدف النهائي من هذا العمل هو فهم تطور النباتات وردود أفعالها.

النبتة الحساسة (Fabaceae، Mimosa pudica) الذي تم أخذها كموضوع دراسة، تتفاعل مع الضغوطات البيئية المختلفة من خلال طي سريع لأوراقها. هذه الحركة مصحوبة بتغير في فرق الكمون على طول النبتة ونسعى إلى إبرازها. الكلمات المفتاحية: الاستجابة الكهربائية، النبات، جهاز القياس، الميموزا الحساسة.

Abstract :

This project consists on highlighting the electrical response of potted plants, by creating a measuring device with adapted electrodes. The ultimate goal of this work is to understand their development and reactions.

The Sensitive plant (Mimosa pudica, Fabaceae), which was taken as an example, reacts to various environmental stresses by very rapidly folding its leaflets. This movement is accompanied by a variation in potential that propagates along the plant and that we sought to highlight.

Keywords: Electrical response, plant, measuring device, The Sensitive Mimosa pudica.

Résumé :

Ce projet consiste à mettre en évidence la réponse électrique de plantes en pot, en réalisant un dispositif de mesure avec des électrodes adaptées. Le but ultime de ce travail est la compréhension de leur développement et de leurs réactions.

La plante Sensitive (Mimosa pudica, Fabacées) qui a été prise pour exemple réagit à différents stress de l'environnement par un repliement très rapide de ses folioles. Ce mouvement s'accompagne d'une variation de potentiel qui se propage le long de la plante et que nous avons cherché à mettre en évidence.

Mots - clés : Réponse électrique, plante, dispositif de mesure, La Sensitive Mimosa pudique.

Mots de l'auteur

En premier lieu, j'adresse mes remerciements profonds à mon grand Dieu pour m'avoir soutenue dans toute ma carrière estudiantine et m'avoir aidée à réaliser ce travail et atteindre ma satisfaction.

En deuxième lieu, je remercie ma chère maman qui a été avec moi cœur et âme en toute phase de ma vie.

En dernier lieu, je dédie ce travail à toute personne m'ayant orientée, guidée, encouragée, et ayant cru en moi.

Que ce travail s'ajoute à mes pas précédents vers la contribution à l'agriculture de future.

Maria MEKLI

Table des matières

Liste des tableaux

Liste des figures

Nomenclature

Liste des abréviations

Page

Introduction 13

Partie 1 : Les phénomènes électriques dans les plantes

<i>Chapitre 1 Généralités sur les phénomènes électriques dans les plantes</i>	17
1.1 Introduction	17
1.2 La perception par les plantes	17
1.3 Historique de l'étude des signaux électriques des plantes	17
1.4 La génération des signaux électriques dans les plantes	19
1.5 Les types des signaux électriques dans les plantes	21
1.5.1 Potentiel d'action _____	22
1.5.2 Potentiel de variation _____	22
1.5.3 Potentiel électrique local _____	23
1.6 Mécanismes de génération et de propagation	23
1.6.1 Le processus de génération et de propagation du potentiel d'action (AP) ____	23
1.6.2 Le processus de génération et de propagation du potentiel de variation (VP) __	24
1.6.3 Le processus de génération et de propagation du potentiel électrique local (LEP)	24
1.7 La communication chez les plantes.	25
1.7.1 Signalisation courtes distances _____	25
1.7.2 Signalisation longues distances _____	25
1.8 Influence des signaux électriques sur les activités des plantes et leur signification	
physiologique	26
1.8.1 Signaux électriques et mouvement des feuilles _____	27
1.8.1.1 Vénus (<i>Dionaea muscipula</i>)	27
1.8.1.2 Rossolis à feuilles rondes (<i>Drosera rotundifolia</i> L)	27
1.8.1.3 La sensitive (<i>Mimosa pudica</i>)	28
1.8.2 Signaux électriques et respiration _____	30
1.8.3 Signaux électriques et développement des plantes _____	31

1.8.4	Signaux électriques et synthèse des protéines	31
1.9	Conclusion chapitre 1	34
2	Chapitre 2 La modélisation des signaux électriques dans les plantes et les différentes techniques de mesure	35
2.1	La modélisation des signaux électriques dans les plantes	35
2.1.1	Modélisation analytique [48]	35
2.1.2	Analogie électrique	40
2.1.3	L'analogie électrique du phloème	43
2.2	Les approches de l'étude des signaux électriques dans les plantes	45
2.2.1	La mesure extracellulaire	45
2.2.2	La mesure intracellulaire	47
2.2.3	La technique d'enregistrement patch-clamp	48
2.2.4	La technique de la sonde vibrante à microélectrode non invasive	49
2.3	Conclusion chapitre 2	50
Partie 1 : La mise en évidence d'un signal électrique chez les plantes		52
3	Chapitre 3 Les mouvements des feuilles de la Sensitive (<i>Mimosa pudica</i> Fabacées)	52
3.1	Carte d'identité de la Sensitive	52
3.2	Le choix de la plante	53
3.3	La Morphologie de la feuille de la Sensitive	53
3.4	Réponse aux stimuli	54
3.4.1	Réaction à l'alternance jour / nuit	54
3.4.2	Réaction à une simulation tactile	55
3.5	Comment les pinnules du mimosa s'ouvrent et se ferment suite à un mouvement tactile	55
3.6	Avantages évolutifs des plantes de mimosa	56
3.7	Conclusion chapitre 3	56
4	Chapitre 4 La mise en évidence d'un phénomène électrique déclenché lors de la thigmonastie chez la Sensitive (<i>Mimosa pudica</i> Fabacées)	57
4.1	Introduction	57
4.2	Equipements et protocole pour la mesure des signaux électriques dans les plantes	58
4.2.1	Plante	58
4.2.2	Oscilloscope	58
4.2.3	Electrodes	59
4.2.4	Gel de contact	59
4.2.5	Cage de Faraday	60
4.2.6	Montage	61
4.3	Plan expérimental	62
4.4	Programme d'essai	62
4.5	Conclusion chapitre 4	63

5	<i>Chapitre 5 Résultats, discussion, et perspectives d'application</i>	64
5.1	Introduction	64
5.2	Présentation et interprétation des résultats expérimentaux	64
5.2.1	Résultats	64
5.2.2	Discussion	65
5.3	Perspectives d'application	66
5.4	Conclusion chapitre 5	69
6	<i>Conclusion générale</i>	70
	Lexique	71
	Bibliographie	72

Liste des tableaux

Chapitre 1

Tableau 1.1 : Influence des signaux électriques sur les activités des plantes supérieures et signification physiologique. 33

Chapitre 5

Tableau 5.1 Les différents signaux électriques dans les plantes et leurs certaines applications.
67

Table des figures

Chapitre 1

Figure 1.1 : Venus Flytrap (*Dionaea muscipula*). 18

Figure 1.2 : Schéma explicatif d'une cellule plasmolysée d'épiderme d'oignon. 19

Figure 1.3 : Potentiels d'action chez les animaux et les plantes. 20

Figure 1.4 : Communication électrique sur de longues distances. 26

Figure 1.5 : Insecte piégé par Vénus (*Dionaea muscipula*). 27

Figure 1.6 : *Aldrovanda vesiculosa*. 27

Figure 1.7 : Rossolis à feuilles rondes (*Drosera rotundifolia* L.). 28

Figure 1.8 : Insecte piégé par Rossolis à feuilles rondes (*Drosera rotundifolia* L.). 28

Figure 1.9 : La sensitive (*Mimosa pudica*). 29

Figure 1.10 : Schéma montrant la composition d'une feuille composée pennée chez une plante mimosa. 21

Figure 1.11 : *Incarvillea grandiflora*. 30

Figure 1.12 : Hépatique à large thalle, (*Conocephalum conicum*). 31

Figure 1.13 : Bident poilu. 31

Chapitre 2

Figure 2.1 : Le circuit équivalent proposé par Hodgkin et Huxley. 41

Figure 2.2 : Le circuit électrique équivalent proposé par Fromm et Spanswick. 41

Figure 2.3 : Circuit électronique équivalent des photosystèmes PSII et PSI. 42

Figure 2.4 : Le câble phloème. 43

Figure 2.5 : Montage expérimental pour la détection de signaux électriques dans les plantes.

Figure 2.6 : Enregistrement extracellulaire avec quatre canaux et une électrode de référence insérée dans le sol. 46

Figure 2.7 : Mesure intracellulaire du potentiel de la membrane avec une microélectrode insérée dans le cytoplasme d'une cellule d'algue tandis que l'électrode de référence est en contact avec l'eau du bassin artificiel (APW) à l'extérieur de la cellule. 47

Figure 2.8 : Quatre modes d'enregistrement de patch clamp. 48

Figure 2.9 : La technique de la sonde vibrante à microélectrode non invasive - position de l'électrode dans le montage expérimental (essai à deux canaux). 49

Figure 2.10 : Principes physique et mathématique de la technique de la sonde vibrante à microélectrode non invasive (monocanal). 49

Chapitre 3

Figure 3.1 : La carte d'identité de la Sensitive Mimosa pudique. 52

Figure 3.2 : Schéma montrant la composition d'une feuille composée pennée chez une plante de Mimosa. 53

Figure 3.3 : Détails des feuilles de la Sensitive. 54

Figure 3.4 : Photo du pulvinus. 54

Chapitre 4

Figure 4.1 : La Sensitive Mimosa pudique. 58

Figure 4.2 : Oscilloscope. 58

Figure 4.3 : Electrodes de mesure. 59

Figure 4.4 : Gel de contact. 60

Figure 4.5 : Cage de Faraday. 60

Figure 4.6 : Montage pour la mise en évidence un phénomène électrique dans la Sensitive Mimosa pudique. 61

Figure 4.7 : Photos de la fermeture de pinnules de la Sensitive lors du toucher. 62

Chapitre 5

Figure 5.1 : La réponse électrique de La sensitive Mimosa pudique au toucher. 64

Figure 5.2 : Protocole expérimental de mesure. 68

Nomenclature

φ Variation temporelle des potentiels extracellulaires et de la membrane	(Wb)
ρ Résistivité ($\Omega \cdot cm$)	
τ Constante de temps	(s)
C_1 Capacité du condensateur chargé à partir de la source de tension source	(μF)
C_2 Capacitance du tissu végétal	(μF)
C_m, C Capacité membranaire	(μF)
E_k Potentiel d'équilibre de K^+	(mV)
E_m Potentiel membranaire	(mV)
E_{Ca} Potentiel d'équilibre de Ca^{2+}	(mV)
E_{Cl} Potentiel d'équilibre de Cl^-	(mV)
E_{PCa} Potentiel d'équilibre de $Ca^{2+} - ATPases$	(mV)
E_{PH} Potentiel d'équilibre de H^+	(mV)
E_{sy} Potentiel d'équilibre du symporteur $2H^+ / Cl^-$	(mV)
g_k Conductivité électrique de K^+	($S \cdot m^{-1}$)
g_L Conductance ionique de fuite	($S \cdot m^{-1}$)
g_{Ca} Conductivité électrique de Ca^{2+}	($S \cdot m^{-1}$)
g_{Cl} Conductivité électrique de Cl^-	($S \cdot m^{-1}$)
g_{PCa} Conductivité électrique de $Ca^{2+} - ATPases$	($S \cdot m^{-1}$)
g_{PH} Conductivité électrique de H^+	($S \cdot m^{-1}$)
g_{sy} Conductivité électrique du symporteur $2H^+ / Cl^-$	($S \cdot m^{-1}$)
I_j Courant ionique	(mA)
I_{ext} Courant de stimulation externe	(mA)
I_{ion} Courant ionique	(mA)
I_{stim} Courant de stimulation externe	(mA)
R_S Résistance interne de la source d'alimentation	(Ω)
U_1 Potentiel électrique au condensateur C_1	(V)
U_2 Potentiel électrique au condensateur C_2	(V)
U_c Tension du condensateur	(V)
U_0 Tension initiale du condensateur	(V)
U_R Tension de la résistance R	(mV)

V_m	Potentiel membranaire	(mV)
V_{in}	Tension d'entrée	(V)
A	Polynôme contenant un ensemble commun de pôles pour le système et le modèle de bruit	
B, F, C, D	Le polynôme représente le numérateur et le dénominateur du système un modèle de bruit	
E	Tension entre l'électrode principale et l'électrode de masse	(mV)
e(t)	Erreur (zéro bruit blanc gaussien moyen)	
fit	Pourcentage d'ajustement	(%)
g	Conductance ionique	(S.m ⁻¹)
h	Degré d'inactivation du canal ionique	
I	Courant Memristor	(mA)
m	Degré d'activation du canal ionique	
M	Memristor	(q)
q	Charge électrique	(C)
r	Distance de la cellule	(μm)
R	Résistance	(Ω)
U	Tension du condensateur	(V)
u(t)	Signal d'entrée	
V	Tension de sortie	(V)
y(t)	Signal de sortie	

Liste des abréviations

AP	Action Potential.
DMM	Digital Multimeter.
DP	Difference de potentiel
ECG	Electrocardiogram.
ETP	Electrotonic Potential.
FCCP	Trifluo-romethoxyphenylhydrazone.
IBM	International Business Machines Corporation.
NLARX	Non-Linear Autoregressive with exogenous.
NLHW	Non-Linear Hammerstein-Weiner.
VP	Variation Potential.

Introduction

Introduction

Les plantes sont soumises aux stimuli de l'environnement dont elles dépendent fortement et, contrairement aux animaux, elles ne peuvent échapper aux influences néfastes. C'est pourquoi, étant capables de recevoir des stimuli, elles ont développé des réactions adéquates à ceux-ci.

Les organismes végétaux ont développé des réseaux de signalisation complexes pour conduire des processus physiologiques appropriés en réponse à des conditions environnementales changeantes. Parmi eux, les signaux électriques qui sont une méthode universelle pour transmettre rapidement des informations. Chez les animaux, les mesures de l'activité bioélectrique dans le cœur ou le cerveau fournissent des informations sur l'état de santé. Chez les plantes, les mesures pratiques de l'activité bioélectrique en sont à leurs balbutiements et la transposition des technologies utilisées en médecine humaine pourrait donc, par analogie, donner un aperçu de l'état physiologique des plantes.

Les phénomènes biophysiques et électrophysiologiques dans les plantes ont attiré les chercheurs depuis le dix-huitième siècle et les signaux électriques émis par les plantes font l'objet de recherches depuis plus de 100 ans.

Notre projet consiste à étudier le phénomène de signalisation électrique chez les plantes et à mettre en évidence la réponse électrique d'une plante en pot, en réalisant un dispositif de mesure avec des électrodes adaptées.

Ce mémoire est divisé en cinq chapitres.

Le premier chapitre est consacré à une présentation générale du phénomène de signalisation électrique dans les plantes. Il comptera l'historique de l'étude de ce phénomène, les types des signaux électriques dans les plantes, les processus de leur génération et transmission, ainsi que leurs rôles physiologiques.

Le deuxième chapitre concerne les modèles analytiques et les modèles électriques des signaux électriques dans les plantes ainsi que les différentes approches de les mesurer.

Dans le troisième chapitre, nous nous intéressons aux mouvements des feuilles de la Sensitive *Mimosa pudica* comme réponse au toucher et nous abordons les avantages de cette réponse physiologique.

Le chapitre quatre est consacré à la mesure expérimentale des signaux électriques déclenchés chez la Sensitive lorsqu'on touche ses feuilles.

Dans le chapitre cinq, nous présentons les signaux mesurés et discutons les résultats de mesure.

De plus, nous abordons les différentes applications possibles et perspectives d'utilisations des signaux électriques dans les plantes.

Les phénomènes électriques dans les plantes

Chapitre 1

Généralités sur les phénomènes électriques dans les plantes

Introduction

En réponse aux changements qui se produisent dans l'environnement : stimuli mécaniques, électriques et électromagnétiques, gravité, température, direction de la lumière, attaques d'insectes, produits chimiques et polluants, agents pathogènes, équilibre hydrique, etc., les plantes émettent une variété de types de signaux qui peuvent être surveillés et donner lieu à des applications avantageuses.

Nous montrons ici comment les plantes produisent des réponses électriques suite à des changements d'environnement.

1.1 La perception par les plantes

Les plantes sont capables de percevoir les changements dans leur environnement et, grâce à leurs réseaux de signalisation, de réagir de manière appropriée aux conditions environnementales changeantes afin d'adapter leur morphologie, leur physiologie et leur phénotype.

On trouve chez les plantes :

- des signaux hydrauliques ;
- des signaux chimiques ;
- des signaux électriques.

1.2 Historique de l'étude des signaux électriques des plantes

Les signaux électriques dans les plantes ont été découverts en 1873 par le scientifique britannique John Burdon Sanderson à l'aide d'un attrape-mouche de la Vénus (*Dionaea muscipula*), après un contact avec Charles Darwin (Fig. 1.1). Au début du vingtième siècle, le

brillant scientifique indien Jagadish Chandra Bose s'est appuyé sur ces travaux pour prouver que les plantes génèrent des impulsions électriques en réponse à des stimuli comparables à ceux que connaissent les nerfs des mammifères. Chez les plantes et les animaux, cette réaction est connue sous le nom « d'excitabilité ».

Dans les années 1970, il était largement admis que toutes les plantes supérieures pouvaient réguler un large éventail d'activités physiologiques par des impulsions électriques. Ces tâches peuvent consister à signaler le passage de la photosynthèse à la respiration, à provoquer des mouvements en réaction à des niveaux de lumière (comme les tournesols tournés vers le soleil) ou à libérer des composés volatils comme les jasmonates en réponse à des dommages tels que l'agression d'insectes.

Lautner et al. ont démontré en 2005 que divers stimuli environnementaux provoquent des réponses distinctes dans des cellules vivantes capables d'envoyer des impulsions électriques dans la zone de réponse.

Les méthodes par lesquelles les plantes envoient des signaux électriques font encore l'objet de recherches par les biologistes de la défense et du développement. Dans la plupart des cas, les chercheurs se concentrent sur les mesures intracellulaires ou extracellulaires. L'équipe du professeur E.E. Farmer de l'Université de Lausanne a établi une procédure standard pour des études similaires, qui a été publiée dans Nature.



Figure 1.1 : Venus Flytrap (*Dionaea muscipula*). [1]

1.3 La génération des signaux électriques dans les plantes

Les plantes répondent aux changements de l'environnement en générant des signaux électriques intracellulaires et intercellulaires. Les stimuli mécaniques, électriques et électromagnétiques, la gravité, la température, la direction de la lumière, les attaques d'insectes, les produits chimiques et les polluants, les agents pathogènes et l'équilibre hydrique sont tous détectés par les plantes, qui y répondent de diverses manières appelées tropismes végétaux.

Chaque cellule végétale, comme chaque cellule animale et fongique, possède une membrane plasmique qui agit comme une barrière sélective au passage libre de l'eau et des solutés entre le cytoplasme de la cellule et le milieu aqueux extracellulaire. La membrane plasmique est constituée de deux couches de molécules lipidiques, dont chacune contient un type de protéine différent.

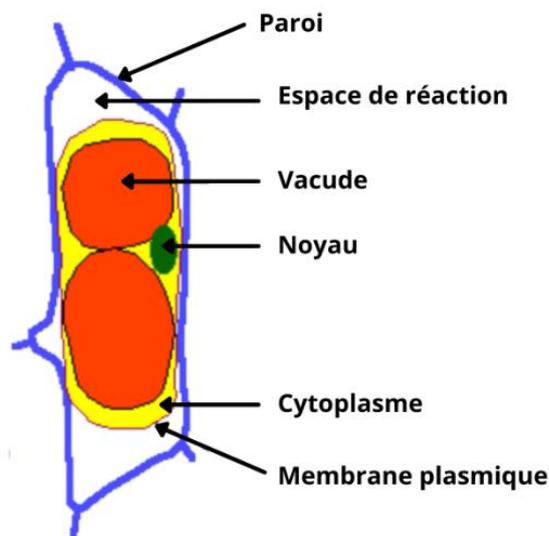


Figure 1.2 : Schéma explicatif d'une cellule plasmolysée d'épiderme d'oignon. [2]

L'intérieur hydrophobe de la bicouche lipidique agit comme une barrière très efficace contre les solutés hydrophiles, tandis que les différentes protéines remplissent un certain nombre de rôles : certains sont des enzymes, d'autres sont engagés dans des processus de reconnaissance, et d'autres encore construisent des canaux membranaires qui permettent aux ions tels que Na^+ , K^+ , Cl^- , Ca^{2+} et d'autres de se diffuser dans et hors de la cellule.

En raison de la sélectivité de ces canaux ioniques et de la présence d'enzymes de transport d'ions dans la membrane plasmique, il existe une différence de potentiel électrique (DP) à travers la membrane, ce qui fait que le cytoplasme de la cellule est électriquement négatif par rapport au milieu extracellulaire. La transition entre les états ouvert et fermé des canaux ioniques décrits ci-dessus est contrôlée par divers facteurs, notamment l'amplitude de la DP électrique à travers la membrane ou divers produits chimiques tels que les ions Ca^{2+} ou, dans les cellules nerveuses animales, les neurotransmetteurs tels que l'acétylcholine.

Des études détaillées de systèmes animaux, tels que le gigantesque axone nerveux du calmar, ont aidé à comprendre les potentiels d'action et leur rôle dans la signalisation électrique à longue distance. La différence de potentiel électrique à travers la membrane plasmique de l'axone est généralement d'environ 60 mV dans cette disposition (cytoplasme - ve). Le passage d'un courant électrique à travers la membrane peut provoquer une dépolarisation de la membrane (c'est-à-dire une baisse de l'amplitude du DP à travers la membrane).

Lorsque la DP de la membrane passe en dessous d'un seuil particulier, les canaux Na^+ sensibles au voltage s'ouvrent, permettant aux ions Na^+ de pénétrer dans l'axone le long d'un gradient électrochimique. La dépolarisation rapide et importante de la membrane provoquée par l'afflux d'ions Na^+ donne lieu à un potentiel d'action. Les canaux Na^+ se ferment après un court instant (environ 1 ms) et les canaux K^+ retardés et dépendants du voltage s'ouvrent, permettant aux ions K^+ de sortir de l'axone le long de leur gradient électrochimique. Ces deux processus font que le cytoplasme de l'axone devient plus négatif, ce qui rétablit la DP de la membrane à sa valeur initiale.

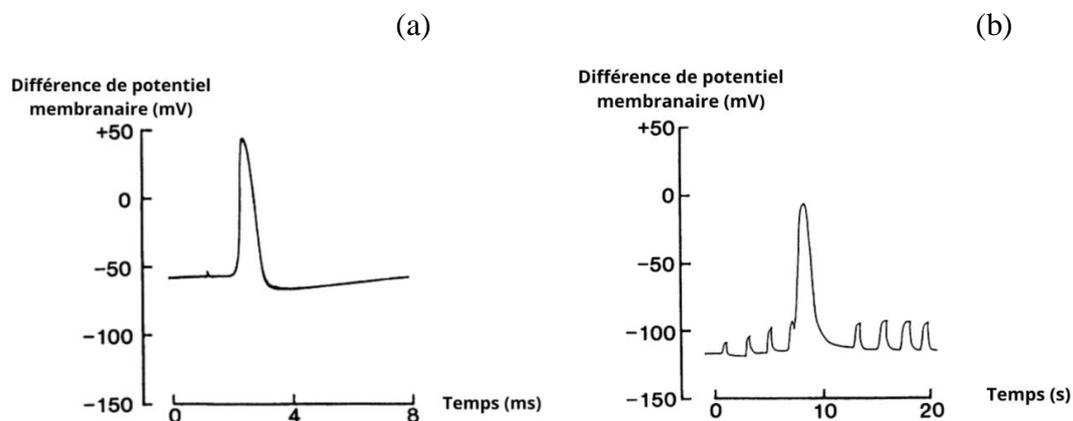


Figure 1.3 : Potentiels d'action chez les animaux et les plantes. [3]

(a) Potentiel d'action animal enregistré avec une microélectrode intracellulaire à partir de l'axone du nerf géant du calmar, reproduit avec la permission de A.L. Hodgkin (1964), *The Conduction of the Nervous Impulse*, Liverpool University Press,

(b) Potentiel d'action végétal enregistré avec une microélectrode intracellulaire à partir de l'algue *Chara corallina* à cellules géantes dans le laboratoire de J.F Thain et D.C. Wildon.

Les pointes brèves et transitoires avant le potentiel d'action sont des changements dans la DP de la membrane en réponse à des impulsions de courant stimulant d'amplitude croissante, démontrant que l'impulsion stimulante doit être plus grande qu'un seuil pour déclencher un potentiel d'action. Les pointes qui suivent le potentiel d'action sont des réactions à des stimuli de la même taille que le potentiel d'action, ce qui indique que la cellule se trouve maintenant dans une période réfractaire. [3]

En effet, pendant la phase de repolarisation, la cellule est insensible à une nouvelle stimulation, c'est la phase ou période réfractaire. Cette dernière détermine la fréquence maximale à laquelle les potentiels d'action peuvent être déclenchés.

La forme de ces potentiels d'action végétaux est similaire à celle de l'axone de calmar ; la dépolarisation stimulante doit être supérieure à une valeur dite de seuil pour générer une excitation ; et la cellule devient réfractaire pendant un bref moment après l'excitation. Le potentiel d'action de l'axone de calmar diffère du potentiel d'action de la plante de deux façons : [3]

- le potentiel d'action de la plante est nettement plus lent et dure quelques secondes plus que quelques millisecondes ;
- la phase précoce (dépolarisation) du potentiel d'action de la plante est causée par un efflux d'ions Cl^- plutôt que par un influx d'ions Na^+ .

1.4 Les types des signaux électriques dans les plantes

Les signaux électriques induits par un stimulus externe chez les plantes diffèrent dans :

- leur configuration spatiale et temporelle,
- le mécanisme d'activation,
- les réponses évoquées.

Ces signaux peuvent être classés en trois types :

- potentiel d'action (AP),
- potentiel de variation (VP),
- potentiel électrique local (LEP).

1.4.1 Potentiel d'action

Il s'agit d'une réaction électrique de courte durée (quelques secondes à quelques dizaines de secondes), qui comprend une dépolarisation (diminution d'une différence de potentiel électrique) et une repolarisation (rétablissement de la différence de potentiel) de la membrane plasmique.

Il est induit par des stimuli non dommageables (Ex. lumière/obscurité, froid, stimuli mécaniques et électriques) à condition que le stimulus atteigne un certain seuil.

Il est un phénomène de signalisation répandu qui peut transmettre rapidement des informations sur de longues distances. [4-5]

AP a trois fonctionnalités majeures qui diffèrent des autres signaux électriques : [6]

- AP se transmet à vitesse constante et maintient une amplitude constante ;
- AP suit la loi du tout ou rien : les stimuli plus faibles qu'un certain seuil n'induisent pas de AP, tandis que les des stimuli supérieurs au seuil déclenchent le signal avec une amplitude constante [5-7-8-9]
- après la génération d'AP, la membrane cellulaire devient réfractaire absolue et relative en périodes successives.

Lorsque le stimulus environnemental atteint le seuil, AP est transmis dans toutes les directions au sein de la plante via le plasmodesme, et réalise la transmission longue distance de signaux électriques via le ph

loème. Le signal de type AP peut être transmis progressivement du site de stimulation à presque tous les organes et tissus vivants. [10]

1.4.2 Potentiel de variation

Les potentiels d'ondes lentes ou les ondes électro-potentiels sont d'autres noms pour les VP. Ils sont les seuls de ce type chez les plantes supérieures.

Ces signaux sont lents et sont déclenchés par des stimuli locaux nuisibles (blessure, écrasement, chauffage, brûlure). Les signaux VP sont également constitués de changements transitoires du potentiel de la membrane, mais ils ont une forme différente et durent plus longtemps (les repolarisations sont retardées). L'amplitude du VP est liée à la force du stimulus dommageable et diminue avec la distance de la région lésée, en fonction du type et de l'intensité du stimulus dommageable. La vitesse de propagation du VP n'est pas constante ($\text{mm}\cdot\text{s}^{-1}$), et elle diminue à mesure que la distance de la région lésée augmente.

Il convient de noter que le VP dépend principalement du xylème pour la transmission [10] et il est capable de passer à travers les tissus inactifs ou morts.

1.4.3 Potentiel électrique local

Ce signal est également appelé potentiel system (SP). LEP est une réponse sous-seuil induite par des changements de facteurs environnementaux, par ex. sol, eau, fertilité, lumière, température de l'air et humidité.

Il représente une hyperpolarisation transitoire (augmentation de la différence de potentiel électrique sur la membrane plasmique), qui est auto-propagée ($0,9\text{-}1,7 \text{ mm}\cdot\text{s}^{-1}$) et est liée à l'activation de la $H^+ - ATPase$.

1.5 Mécanismes de génération et de propagation

1.5.1 Le processus de génération et de propagation du potentiel d'action (AP)

La génération du signal AP est liée à l'activation transitoire des canaux ioniques.

Le processus de génération et de transmission comprend la chaîne d'événements suivante :

- Irritation ;
- Dépolarisation initiale du potentiel électrique du plasmalemma jusqu'à la valeur seuil ;
- Activation des canaux Ca^{2+} dépendants du potentiel ;
- Augmentation de la concentration de Ca^{2+} dans le cytoplasme ;
- Activation des canaux Cl^- dépendants de Ca^{2+} et inactivation de $H^+ - ATPase$.
- Augmentation de l'efflux de Cl^- et de l'influx de K^+ ;
- Dépolarisation ;

- Inactivation des canaux Ca^{2+} dépendants du potentiel ;
- Diminution de la concentration de Ca^{2+} dans le cytoplasme ;
- Activation des canaux K^+ dépendants du potentiel, réactivation de $H^+ - ATPase$;
- Repolarisation du potentiel électrique du plasmalemme.

1.5.2 Le processus de génération et de propagation du potentiel de variation (VP)

La génération du signal VP est principalement liée à l'inactivation de la $H^+ - ATPase$, mais l'activation des canaux Ca^{2+} , Cl^- , et K^+ pourrait également participer au processus.

Le schéma de génération et de propagation des VP est le suivant :

- Dommages locaux ;
- Propagation de signaux chimiques et (ou) hydrauliques ;
- Activation de canaux Ca^{2+} mécanosensibles et (ou) ligand-dépendants ;
- Augmentation de la concentration en Ca^{2+} dans le cytoplasme ;
- Inactivation de la $H^+ - ATPase$;
- Dépolarisation à long terme ;
- Activation de canaux Ca^{2+} dépendants du potentiel ;
- Augmentation ultérieure de la concentration en Ca^{2+} dans le cytoplasme ;
- Activation des canaux Ca^{2+} dépendants du potentiel ;
- Activation des canaux Cl^- dépendants du Ca^{2+} ;
- Pointes de type "AP" ;
- Diminution progressive, en fonction du temps, de l'action hydraulique et (ou) chimique ;
- Inactivation des canaux Cl^- mécano-sensibles et (ou) des canaux Ca^{2+} ligand-dépendants ;
- Diminution de la concentration de Ca^{2+} dans le cytoplasme ;
- Repolarisation du plasmalemme.

1.5.3 Le processus de génération et de propagation du potentiel électrique local (LEP)

Bien que le LEP ne soit généré que localement et ne soit pas transféré à d'autres parties d'une plante, il a un impact énorme sur l'état physiologique de la plante.

Quelques travaux ont démontré la propagation de l'hyperpolarisation transitoire après différentes stimulations. Cependant, les mécanismes du LEP ne sont pas clairs. Il existe une hypothèse selon laquelle le LEP est lié à la propagation de H_2O_2 .

Cependant, cela nécessite une étude expérimentale plus approfondie.

1.6 La communication chez les plantes.

La communication se caractérise par la transmission d'un signal à un récepteur qui le perçoit, le décode et réagit en conséquence. Les recherches récentes étendent ces notions aux plantes.

En raison des pores relativement larges des plaques criblées, la membrane plasmique et le cytoplasme salin des tubes criblés sont d'excellents conduits pour la transmission électrique entre les organes.

Les signaux électriques chez les plantes peuvent se propager le long de la membrane plasmique sur de longues distances dans les faisceaux vasculaires, et sur de courtes distances dans les plasmodesmes et protoxylèmes. [11-12]

1.6.1 Signalisation courtes distances

Les impulsions électriques peuvent parcourir de petites distances à travers les plasmodesmes, et la connexion électrique via les plasmodesmes a été démontrée chez les espèces *Nitella*.

1.6.2 Signalisation longues distances

La signalisation électrique sur de longues distances chez les plantes est une signalisation électrique qui dépasse la taille d'une seule cellule. Les connexions à faible résistance qui s'étendent dans toute la plante, comme les tubes criblés allongés, ne peuvent être traversées sur de vastes distances que rapidement, tandis que les plasmodesmes agissent comme des relais dans le réseau de signalisation entre cellules voisines.

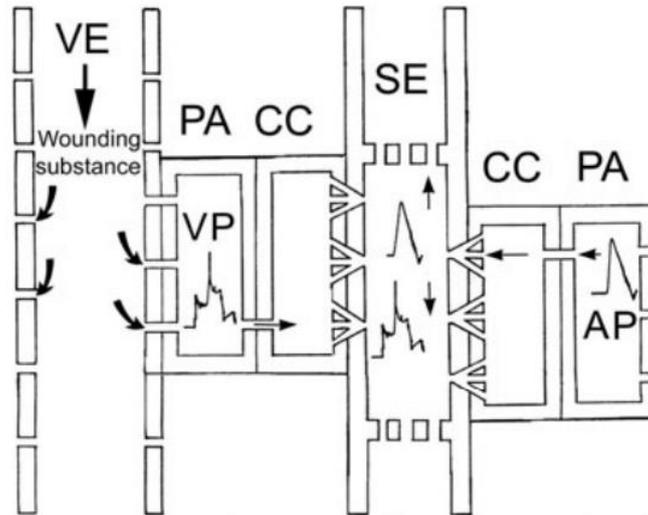


Figure 1.4 : Communication électrique sur de longues distances. [13]

Un PA (à droite) peut se propager sur de courtes distances à travers les plasmodesmes, et après avoir atteint le complexe élément criblé/cellule compagne (SE/CC), il peut se déplacer sur de longues distances le long de la membrane plasmique du SE dans les deux sens. En revanche, un VP est généré à la membrane plasmique des cellules du parenchyme (PA) adjacentes aux vaisseaux du xylème (VE) par une onde hydraulique ou une substance blessante. Puisque les VP ont été mesurés dans les SE, il est suggéré qu'ils peuvent également traverser le réseau plasmodesmal et atteindre la voie du phloème. Cependant, contrairement aux PA, leur amplitude diminue avec l'éloignement du site de génération [Figure 1.4].

1.7 Influence des signaux électriques sur les activités des plantes et leur signification physiologique

Les signaux électriques sont probablement la première réponse de la plante à un stimulus extérieur. Ce type de réponse peut déclencher une variation physiologique (par exemple, la croissance de l'allongement, la respiration, l'absorption d'humidité, le déchargement de substance au phloème, la réduction de la pression de turgescence et la variation de la photosynthèse et de la transpiration, échange de gaz, activation et transcription de la protéase gène inhibiteur), et peut ainsi négocier les interrelations entre chaque organe et tissu à l'intérieur de la plante également comme entre lui-même et l'environnement extérieur [14-15].

1.7.1 Signaux électriques et mouvement des feuilles

1.7.1.1 Vénus (*Dionaea muscipula*)

Chaque feuille du piège à mouche de Vénus (*Dionaea muscipula*) [Figure 1.5] contient deux lobes, chacun avec trois poils multicellulaires au centre et chaque lobe entouré de longues projections rigides. Un potentiel d'action est produit dans une cellule sensorielle à la base du poil lorsqu'un insecte le presse, et ce potentiel d'action se propage dans les cellules de la feuille. Lorsque deux potentiels d'action se propagent de cette manière en peu de temps (environ 20 secondes), les deux lobes de la feuille se rapprochent rapidement et capturent l'insecte.

Un mécanisme de piégeage des insectes très similaire est utilisé par la plante aquatique *Aldrovanda vesiculosa* [Figure 1.6].



Figure 1.5 : Insecte piégé par Vénus (*Dionaea muscipula*). [16]



Figure 1.6 : *Aldrovanda vesiculosa*. [17]

1.7.1.2 Rossolis à feuilles rondes (*Drosera rotundifolia* L)

Sur les feuilles des espèces de *Drosera*, on trouve de nombreux tentacules multicellulaires, chacun doté d'une tête globulaire qui produit un mucilage collant et des enzymes digestives. Lorsqu'un tentacule est stimulé mécaniquement, des potentiels d'action se développent dans les cellules sensorielles situées immédiatement sous la tête du tentacule chez certaines espèces. Ces potentiels d'action descendent le long du tentacule jusqu'aux cellules motrices à la base du tentacule, mais pas jusqu'au reste de la feuille. Le tentacule se penche alors vers le bas et utilise sa tête collante pour atteindre la surface de la feuille. Lorsqu'un insecte arrive à la surface de la feuille, de nombreux tentacules se penchent et utilisent un mucilage collant pour capturer l'insecte.



Figure 1.7 : Rossolis à feuilles rondes (*Drosera rotundifolia* L). [18]



Figure 1.8 : Insecte piégé par Rossolis à feuilles rondes (*Drosera rotundifolia* L). [19]

1.7.1.3 La sensitive (*Mimosa pudica*)

Les feuilles de *Mimosa pudica* sont constituées de plusieurs folioles appariées (pinnule), chacune étant divisée en deux folioles mineures (pinnules). Un rachis, qui est une excroissance du pétiole de la feuille qui relie la feuille à la tige de la plante, porte les pinnules. Un organe moteur peut se trouver à la base de chaque pinnule, à la base de chaque pinna, à l'intersection de chaque rachis et du pétiole, et à la jonction du pétiole avec la tige (pulvinus). La stimulation tactile des pinnules à leur extrémité induit un potentiel d'action qui se déplace le long de l'axe de la pinnule.



Figure 1.9 : La sensitive (*Mimosa pudica*). [20]

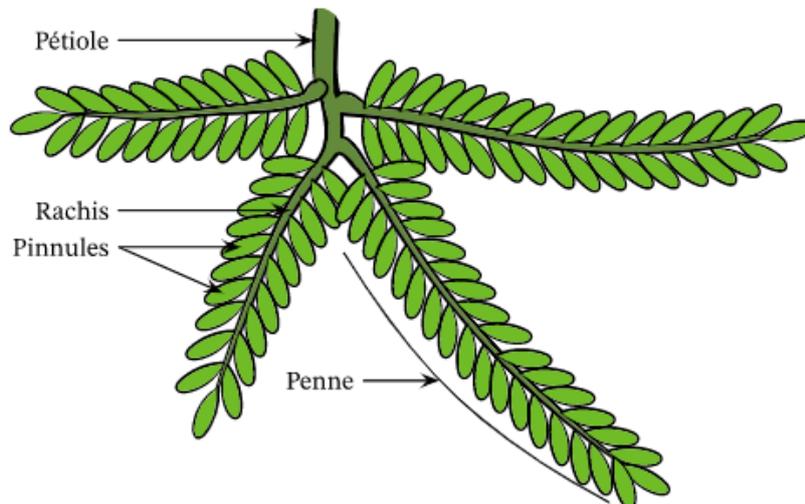


Figure 1.10 : Schéma montrant la composition d'une feuille composée pennée chez une plante Mimosa. [21]

Il en résulte que les penne de ce pavillon se déplacent par paires. L'arrivée du potentiel d'action au niveau du pulvinus, à la base du pavillon, provoque l'effondrement de l'ensemble du pavillon si la stimulation est suffisamment puissante, et peut entraîner la propagation de potentiels d'action le long des autres pavillons de la feuille, provoquant la fermeture de leurs pavillons. Le potentiel d'action arrive au pulvinus, où se trouve le pétiole primaire de la feuille, et provoque l'effondrement de la feuille entière.

Plusieurs théories ont été proposées pour expliquer pourquoi ce comportement est biologiquement bénéfique pour la plante, notamment l'idée qu'il s'agit d'une défense contre l'herbivorie.

Ce qui est évident, c'est que lorsqu'un potentiel d'action arrive à un pulvinus, il produit une perte d'ions et d'eau dans les cellules d'un côté du pulvinus, ce qui les rend moins turgescentes, et c'est cette perte unilatérale de turgescence qui fait bouger les feuilles.

1.7.2 Signaux électriques et respiration

Les modifications des taux de respiration étaient liées à la propagation des potentiels d'action dans les tissus végétaux. La chaleur ou des concentrations élevées de KCl, par exemple, ont stimulé la base des tiges de citrouille, provoquant la propagation de potentiels d'action le long de la tige jusqu'aux feuilles, ce qui a entraîné des taux de respiration plus élevés.

La pollinisation du stigmate de l'*Incarvillea grandiflora* (Figure 1.11) a provoqué la propagation d'un potentiel d'action le long du style jusqu'à l'ovaire ; la fréquence respiratoire de l'ovaire a augmenté environ une minute après l'arrivée du potentiel d'action à l'ovaire.

Le thalle de l'hépatique *Conocephalum conicum* (figure 1.12) est coupé ou stimulé électriquement, ce qui provoque la propagation de potentiels d'action dans le thalle et une augmentation transitoire de la fréquence respiratoire du thalle.



Figure 1.11 : *Incarvillea grandiflora*. [22]



Figure 1.12 : Hépatique à large thalle, (*Conocephalum conicum*). [23]

1.7.3 Signaux électriques et développement des plantes

Desbiez et ses collègues ont fourni un exemple fascinant de la façon dont les impulsions électriques affectent la croissance des plantes. Tant que l'apex en développement de la plantule reste intact, le bourgeon situé à l'aisselle de chacun des deux cotylédons d'une plantule de *Bident chevelu* (figure 1.13) est dormant.

Les deux bourgeons cotylédonaire commencent à croître lorsque l'apex est enlevé, mais l'un prend rapidement le contrôle et l'autre cesse de croître ; il est difficile de prévoir quel bourgeon prendra le relais.



Figure 1.13 : *Bident chevelu*. [24]

Un signal électrique (potentiel d'action plus potentiel de variation) parcourt le pétiole du cotylédon jusqu'à l'aisselle lorsque l'un des cotylédons est percé plusieurs fois avec une aiguille avant que l'apex en croissance ne soit excisé ; lorsque l'apex en croissance est ensuite excisé, le bourgeon dans l'autre aisselle a la priorité pour la croissance, même si l'excision est retardée jusqu'à 14 jours après la perforation. Le même effet est produit si le cotylédon percé est retiré immédiatement après que le signal électrique ait traversé le pétiole.

1.7.4 Signaux électriques et synthèse des protéines

Depuis près de 20 ans, les scientifiques savent que lorsqu'une des folioles d'un plant de tomate est endommagée, les feuilles restantes produisent d'énormes quantités de deux protéines. Ces protéines, appelées pin 1 et pin 2, agissent comme des inhibiteurs de protéinase et sont considérées comme impliquées dans la défense des insectes. Un signal doit évidemment aller de la feuille endommagée vers les feuilles indemnes, et plusieurs signaux chimiques ont été postulés à différentes époques.

Le tableau ci-dessous présente les réponses physiologiques de plantes à différents stimuli ainsi que le type du signal généré.

Plante	Stimuli	Type de signal	Réponse physiologique	Ref
Dionaea muscipula	Mécanique	AP	Fermeture du piège	[25]
Mimosa	Froid	AP	Régulation du mouvement des feuilles	[26-27]
Lycopersicon	Electrique	AP	Évoquer l'expression du gène pin2	[28]
Hibiscus	Pollinisation	AP	Augmentation transitoire de la fréquence respiratoire ovarienne	[29]
Salix viminalis	Froid	AP	Effet sur les échanges gazeux	[30]
Zea	Froid	AP	Réduction du transport par le phloème	[31]
Cucurbita pepo	Froid	AP	Diminution de la croissance de l'élongation de la tige	[32]
Cucumis sativus L.	Stress hydrique	LEP	Effet sur l'ouverture et la fermeture des stomates	[33]
Vicia faba	Lumière	LEP	Gonflement des cellules de garde et ouverture des stomates	[34]
Tomato	Blessure	VP	Renforcement de l'activité des gènes de l'épingle	[35]
Pisum	Blessure	VP	Inhibition de la synthèse des protéines, formation de polysomes	[36]
Mimoma,Populus	Brulure	VP	Réduction transitoire de la photosynthèse	[37]
Helianthus annuus L.	Brulure	VP	Diminution de la croissance de l'élongation de la tige	[38]
Vicia faba	Brulure	VP	Augmentation de la respiration	[39]
Mimosa pudica	Brulure	VP	Réduction transitoire de la photosynthèse	[40]

Tableau 1.1 : Influence des signaux électriques sur les activités des plantes supérieures et signification physiologique.

Conclusion chapitre 1

Dans ce premier chapitre, après avoir rappelé l'historique de l'étude des phénomènes électriques dans les plantes, nous avons abordé le mécanisme de signalisation électrique dans les plantes ainsi que les types des signaux générés en réponse à différentes stimulations.

Ensuite, nous avons présenté les processus de génération et de transmission des signaux électriques dans les plantes et montré leurs fonctions et rôles physiologiques.

Chapitre 2

La modélisation des signaux électriques dans les plantes et les différentes techniques de mesure

Les modèles analytiques s'intéressent principalement à la génération de potentiels électriques au niveau cellulaire. Cependant, les modèles électriques concernent à la fois les circuits équivalents microscopiques et macroscopiques.

2.1 La modélisation des signaux électriques dans les plantes

2.1.1 Modélisation analytique [41]

Plusieurs approches de modélisation ont été adoptées pour développer des modèles des réponses électriques des plantes.

Le modèle de Beilby et Coster [41]

Le premier modèle mathématique a été proposé par Beilby et Coster. Ils ont adapté le modèle Hodgkin-Huxley des cellules de calmar. Ils ont prouvé que ce modèle pouvait être utilisé pour simuler l'activité électrique d'une plante. Le modèle a été appliqué aux expériences sur les algues Chara, mais il ne prend pas en compte toutes les propriétés des plantes puisque les autres paramètres utilisés dans ce modèle sont spécifiques à ceux des animaux, comme l'activité du canal Na^+ .

Le modèle de Hodgkin-Huxley [42-43]

$$I_{ext} = C_m \frac{dV_m}{dt} + I_{ion}$$

Avec :

$$I_{ion} = \bar{g}_{Na} m^3 h (V_m - E_{Na}) + \bar{g}_K n^4 (V_m - E_K) + \bar{g}_L (V_m - E_L)$$

Variables d'entrées : I_{ion}

Variables de sorties : I_{ext}

Paramètres : $C_m, V_m, t, m, h, g, g_L$

Le modèle de Hodgkin-Huxley modifié [44-45]

$$I_{ext} = C_m \frac{dV_m}{dt} + I_{ion}$$

Avec :

L'équation modifiée avec Cl^- et Ca^{2+} :

$$I_{Cl^-} = \bar{g}_{Cl^-} (V_m - E_{Cl^-})$$

Et

Variables d'entrées : I_{ion}

Variables de sorties : I_{ext}

Paramètres : C_m, V_m, t, m, h, g .

Le modèle de Zhao [46]

Malgré les limites des résultats de Beilby et Coster, d'autres chercheurs les ont utilisés pour simuler les signaux électriques des plantes supérieures. Zhao a développé un modèle expérimental qui décrit un système multicellulaire dans lequel chaque cellule de la plante représente une source potentielle de courant électrique.

$$I_{stim} = C_m \frac{dV_m}{dt} + \sum I_j$$

Avec :

$$\Phi \propto I_m \alpha \frac{dV_m}{dt} \quad , \quad \Phi = \frac{\rho}{4\pi} \sum_n \frac{I_i(t-\tau_i)}{r_i}$$

Et

Variables d'entrées : I_j

Variables de sorties : I_{stim}

Paramètres : $C_m, V_m, \phi, \rho, \tau, r$.

Le modèle de Gradmann [47]

Gradmann et ses collaborateurs ont également mené plusieurs types de recherches sur les activités électriques des plantes. Ils ont commencé par une étude spécifique sur l'algue verte *Acetabularia*. Ils ont ensuite poursuivi leurs travaux sur l'étude des oscillations électriques chez les plantes supérieures en décrivant les canaux entrants et sortants Cl^- , K^+ , H^+ , $-ATPase$ et $2H^+ / Cl^-$ symporteur. Leurs travaux décrivent également les changements dans les concentrations d'ions dans le cytoplasme et l'apoplaste et leur capacité tampon. Cependant, les études de Gradmann présentent des limites car elles ne considèrent pas la simulation des signaux électriques provoqués par des stimuli et ne prennent pas en compte certains systèmes liés aux plantes.

Le modèle électrique biologiquement clos [48-49]

$$U_c(t) = U_0 e^{-t/\tau}$$

Avec $\tau = RC$

Et

Variables d'entrées : U_0

Variables de sorties : U_c

Paramètres : τ, C, R .

Le modèle théorique des trois sources d'énergie [49]

$$E \cdot \frac{R}{R_s + R} = U_R$$

Avec

Variables d'entrées : Stimuli externes.

Variables de sorties : E

Paramètres : R, R_s, U_R .

Le modèle de Leon Chua [50-51]

$$V(t) = M(q(t)) \cdot I(t)$$

Avec

$$M(q) = \frac{d\phi}{dq} \quad , \quad I = \frac{dq}{dt}$$

Et

Variables d'entrées : Stimuli externes.

Variables de sorties : $M(q), V$

Paramètres : q, ϕ

Le modèle des activités des feuilles de Mimosa pudica [49-52]

Décharge du condensateur :

$$\log_{10} U(t) = \log_{10} U_0 - t/2.3\tau$$

Avec

$$\tau = RC \quad , \quad C_1 \frac{dU_1}{dt} = -\frac{1}{R_1}(U_1 - U_2)C_2 \frac{dU_2}{dt} = -\frac{1}{R_1}U_1 - \left(\frac{1}{R_1} + \frac{1}{R_2}\right)U_2$$

Et

Variables d'entrées : U_0

Variables de sorties : $U(t)$

Paramètres : $U, U_0, t, \tau, C_1, C_2$.

Le modèle de propagation du potentiel d'action à travers les feuilles d'Aloe Vera [53]

$$V(t) = RC \frac{d}{dt}(V_{in}(t) - V(t))$$

Avec

Variables d'entrées : V_{in}

Variables de sorties : V

Paramètres : V, V_{in}, R, C

Le modèle dynamique de Chatterjee [54]

Chatterjee a adopté la méthode avec l'estimateur non linéaire de Hammerstein-Wiener (NLHW) et les modèles exogènes autorégressifs non linéaires (NLARX) pour décrire les réponses électriques induites par la lumière dans les feuilles des plantes en 2014. L'étude visait à prédire les réponses des plantes à différents stimuli lumineux.

Modèles d'estimation linéaires utilisant des variants de LES

Auto Regressive eXogenous (ARX) estimator

$$A(q^{-1})y(t) = B(q^{-1})u(t) + e(t)$$

Auto Regressive Moving Average eXogenous (ARMAX) estimator

$$A(q^{-1})y(t) = B(q^{-1})u(t) + C(q^{-1})e(t)$$

Box-Jenkins (BJ) estimator

$$y(t) = \frac{B(q^{-1})}{F(q^{-1})}u(t) + \frac{C(q^{-1})}{D(q^{-1})}e(t)$$

Output-Error (OE) estimator

$$y(t) = \frac{B(q^{-1})}{F(q^{-1})}u(t) + e(t)$$

Modèles d'estimation non linéaires

Nonlinear ARX (NLARX) estimator

$$\begin{aligned}
y(t) + a_1y(t-1) + a_2y(t-2) + a_ny(t-n) \\
= b_1u(t) + b_2u(t-1) + b - mu(t-m) + e(t)
\end{aligned}$$

Nonlinear Hammerstein-Wiener estimator

$$y_p(t) = h\left(\frac{B(q^{-1})}{F(q^{-1})}(f(u(t)))\right)$$

$$\text{et fit} = \left[1 - \frac{\|y - \hat{y}\|}{y - \bar{y}}\right] \times 100\%$$

Le modèle de Sukhov et Vodeniev [48-55]

$$E_m = \frac{g_K E_K + g_{Cl} E_{Cl} + g_{Ca} E_{Ca} + g_{pH} E_{pH} + g_{PCa} E_{PCa} + g_{Sy} E_{Sy}}{g_K + g_{Cl} + g_{Ca} + g_{pH} + g_{PCa} + g_{Sy}}$$

Avec :

Variables d'entrées : Stimuli externes

Variables de sorties : E_m

Paramètres : $E_K, E_{Cl}, E_{Ca}, E_{pH}, E_{PCa}, E_{Sy}, g_K, g_{Cl}, g_{Ca}, g_{pH}, g_{PCa}, g_{Sy}$

2.1.2 Analogie électrique

Jusqu'à présent, toutes les recherches ont conclu que l'activité électrique des plantes biologiques est causée par une excitation cellulaire. Ensuite, le potentiel d'action traverse leurs membranes. Par conséquent, les chercheurs ont utilisé des circuits électriques équivalents pour représenter cette activité au niveau des cellules des plantes biologiques. De nombreuses études ont donné des résultats utiles.

Le circuit électrique équivalent proposé par Hodgkin et Huxley [41]

En 1952, Hodgkin et Huxley ont modélisé la membrane du calmar. Le modèle a été formulé en termes de canaux de fuite des ions K^+ , Na^+ et des ions dans les axones géants du calmar. Le potentiel de repos de la membrane pour chaque ion est considéré comme étant une pile. Le degré d'ouverture du canal ionique est remplacé par une résistance variable.

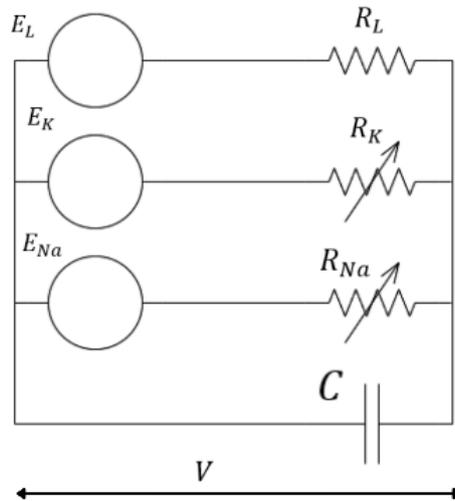


Figure 2.1 : Le circuit équivalent proposé par Hodgkin et Huxley. [41]

Le circuit électrique équivalent proposé par Fromm et Spanswick

C'est Le circuit équivalent Hodgkin et Huxley modifié. En 1993, Fromm et Spanswick ont déduit après expérimentation que les ions Ca^{2+} , K^+ , Cl^- jouaient également un rôle dans la propagation des potentiels d'action dans le phloème.

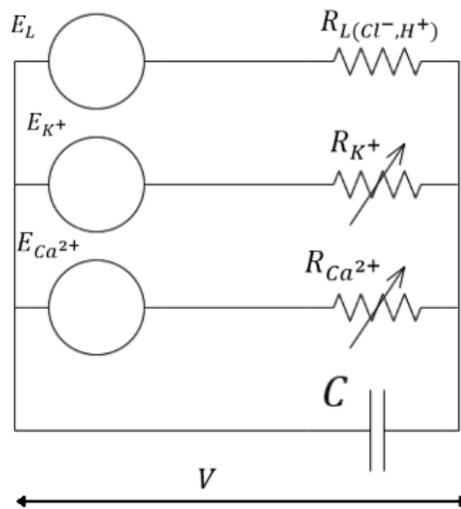


Figure 2.2 : Le circuit électrique équivalent proposé par Fromm et Spanswick. [41]

Le schéma électrique équivalent aux photosystèmes impliqués dans la photosynthèse

Les chercheurs ont découvert que la photosynthèse induit des activités électriques dans les plantes biologiques. Les variations de la lumière du jour créent des potentiels électriques dans une plante. Deux photosystèmes entrent en jeu pendant la photosynthèse [41]. Ces deux photosystèmes sont représentés par le schéma électrique équivalent de la figure suivante :

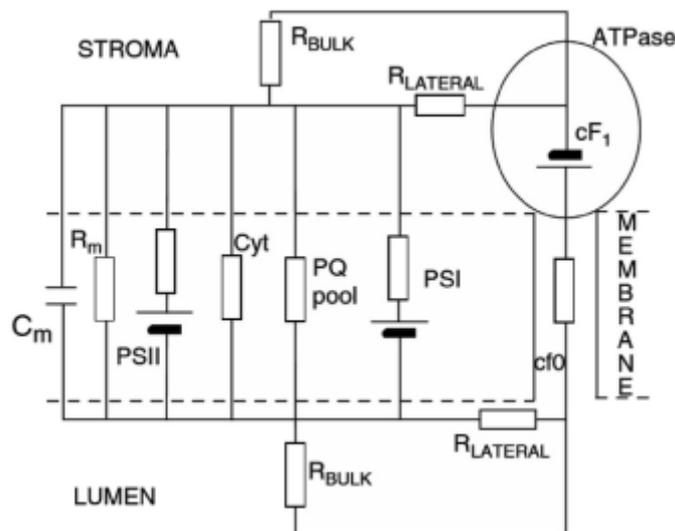


Figure 2.3 : Circuit électronique équivalent des photosystèmes PSII et PSI. [41]

D'autres circuits du comportement électrique des plantes ont été développés en fonction de leurs spécificités. Les modèles ont été élaborés grâce à des expériences au cours desquelles les plantes ont été stimulées.

En général, les circuits électriques standards sont composés d'une résistance, d'un condensateur, et d'une inductance. Au début des années 1980, le concept d'un quatrième élément de base du circuit électrique a été découvert par Leon Chua.

Ce quatrième élément de base est la résistance de mémoire ou memristor en plantes. Le memristor, ou résistance de mémoire, est un élément électrique passif non linéaire à deux bornes qui relie le flux magnétique et la charge électrique. [56-57-58]

2.1.3 L'analogie électrique du phloème

Le phloème est un tissu sophistiqué du système vasculaire des plantes. Représentant un continuum de membranes plasmiques, le phloème est une voie potentielle pour transmission de signaux électriques. Il se compose de deux types de cellules conductrices : les éléments caractéristiques du tube tamis et les cellules compagnons. Les éléments du tube-tamis sont des cellules allongées dont les parois d'extrémité sont perforées par de nombreux petits pores à travers lesquels les matières dissoutes peuvent passer. Les éléments du tube tamis sont connectés en séries verticales connues sous le nom de tubes tamis. Les cellules compagnes ont des noyaux et elles sont adjacentes aux éléments du tube-tamis. On suppose qu'elles contrôlent le processus de conduction dans les tubes tamis. Ainsi, lorsque le phloème est stimulé en tout point, le potentiel d'action peut se propager sur toute la membrane cellulaire et le long du phloème à tension constante.

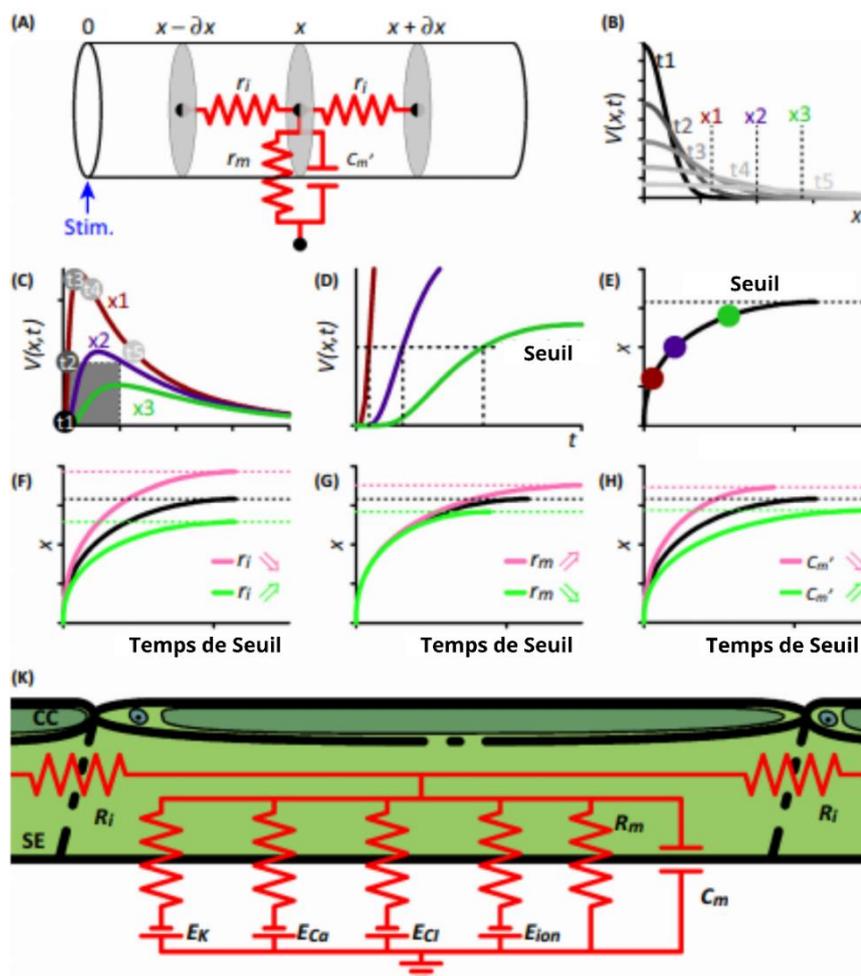


Figure 2.4 : Le câble phloème. [59]

L'anatomie du phloème permet de conduire les signaux électriques, comme dans un câble.

Par conséquent, l'équation générale du câble s'applique également au phloème.

$$C_{m'} \times \frac{\partial V(x,t)}{\partial t} = \frac{1}{r_i} \times \frac{\partial^2 V(x,t)}{\partial x^2} - i_{ion}$$

r_i [$\Omega \cdot m^{-1}$] : La résistance interne dans la direction axiale par unité de longueur.

$C_{m'}$ [$F \cdot m^{-1}$] : La capacité de la surface de la tranche de câble par unité de longueur.

I_{ion} : Il désigne le courant par unité de longueur qui traverse la membrane.

$V(x, t)$: C'est la tension à la position x et au temps t .

2.2 Les approches de l'étude des signaux électriques dans les plantes

Les approches de l'étude des activités électriques dans les plantes comprennent des mesures intracellulaires et extracellulaires, la technique de patch-clamp et la technique de sonde vibrante à microélectrode non invasive.

2.2.1 La mesure extracellulaire

Les mesures extracellulaires examinent l'activité électrique globale d'un grand groupe de cellules. L'ECG ou l'EEG, qui sont utilisés par les spécialistes de la santé, sont la version humaine de ces mesures.

Le signal détecté par la mesure extracellulaire est dû au processus de dépolarisation-repolarisation dans un groupe de cellules : la mesure extracellulaire détecte la somme spatio-temporelle totale des processus de repolarisation et de dépolarisation dans un grand groupe de cellules.

Cette mesure est utilisée pour surveiller une seule plante (figure 2.5) et est principalement réalisée avec deux types d'électrodes de mesure : les électrodes à contact de surface et les électrodes métalliques. L'électrode de calomel, qui utilise une solution ionique appropriée (ou une solution nutritive) pour relier un pont de sel entre l'électrode et la plante, est connue comme une électrode de contact de surface.

L'électrode métallique se réfère principalement à $Ag/AgCl$, électrodes en platine et en argent, qui sont insérées dans les plantes pour mesurer le potentiel membranaire.

Comme les signaux électriques dans les plantes sont des signaux faibles, ils doivent généralement être amplifiés et l'appareil d'enregistrement doit avoir une impédance d'entrée élevée ($> 10^9 X$).

Les mesures extracellulaires ont l'avantage de pouvoir détecter les changements de potentiel électrique sur de longues périodes de temps (plusieurs jours).

Le milieu de l'électrode de test (fil de coton ou gélose) peut se dessécher, ce qui modifie l'état ionique de la région mesurée et peut influencer les résultats du test, et cette méthode peut causer certains dommages mécaniques aux plantes.

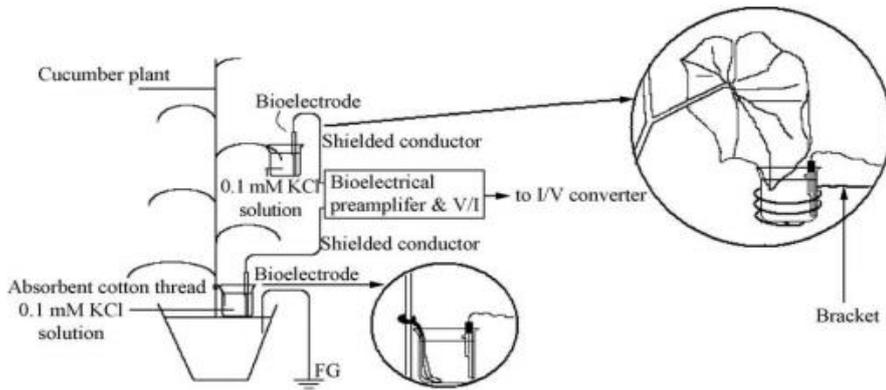


Figure 2.5 : Montage expérimental pour la détection de signaux électriques dans les plantes. [54]

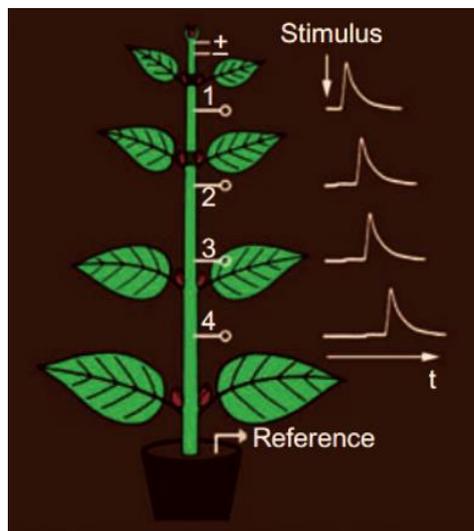


Figure 2.6 : Enregistrement extracellulaire avec quatre canaux et une électrode de référence insérée dans le sol. [13]

± Stimulation électrique.

Un PA (à droite) généré par la stimulation électrique est apparu successivement aux électrodes 1, 2, 3 et 4.

2.2.2 La mesure intracellulaire

Une électrode est placée à l'intérieur d'une cellule et une électrode de référence est placée dans la solution de bain autour de la cellule pour les mesures intracellulaires. Elle a la capacité d'enregistrer immédiatement la valeur du potentiel de la membrane d'une seule cellule.

Les mesures intracellulaires avec des microélectrodes de verre pénétrantes ne sont utiles que pendant une durée limitée (1 à 2 heures) car une partie de l'électrolyte de l'électrode diffuse dans la cellule surveillée, modifiant son état bioélectrique. L'enregistrement intracellulaire, en revanche, présente l'avantage d'être plus précis grâce à la possibilité d'extraire les potentiels de membrane et les signaux électriques de cellules particulières. (Heshmat Soliman Aldesuquy, 2015, Commentaire sur Research Gate.)

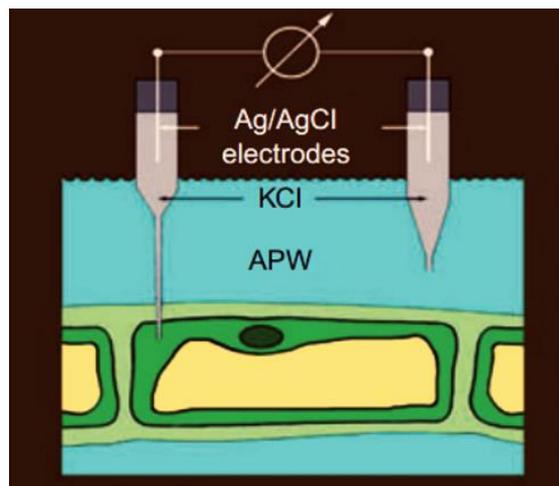


Figure 2.7 : Mesure intracellulaire du potentiel de la membrane avec une microélectrode insérée dans le cytoplasme d'une cellule d'algue tandis que l'électrode de référence est en contact avec l'eau du bassin artificiel (APW) à l'extérieur de la cellule.

Les deux électrodes sont remplies de *KCl*, serrées dans des supports de pastilles *Ag /AgCl* et connectées à un électromètre. [13]

2.2.3 La technique d'enregistrement patch-clamp

La méthode du patch clamp est une technique électrophysiologique développée qui permet de mesurer directement le potentiel membranaire et/ou le flux de courant à travers la membrane cellulaire.

Elle met en évidence les propriétés des canaux ioniques, permettant de construire des courbes I-V et de comprendre le mécanisme ionique à l'origine de la variation du potentiel membranaire dans une cellule végétale.

La technique du patch-clamp consiste à réaliser un joint étanche à la surface de la cellule à l'aide d'une électrode en verre dotée d'un trou relativement grand (micropipette) et à enregistrer l'activité des canaux ioniques dans la membrane cellulaire. Les quatre modes d'enregistrement sont les suivants : mode attaché à la cellule ou sur la cellule, mode inversé, mode extérieur et enregistrement à l'intérieur de la cellule (figure 2.8).

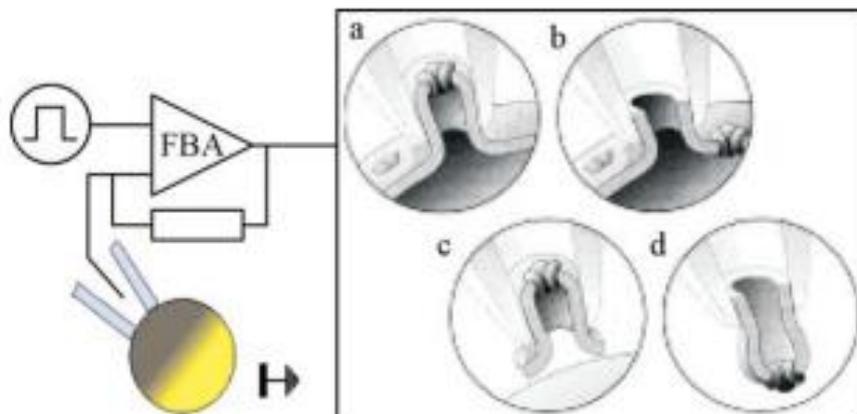


Figure 2.8 : Quatre modes d'enregistrement de patch clamp. [10]

- (a) Le mode attaché à la cellule ; (b) l'enregistrement de cellules entières ;
(c) le mode extérieur ; (d) le mode intérieur. [10]

2.2.4 La technique de la sonde vibrante à microélectrode non invasive

Kuhtreiber et Jaffe ont mis au point en 1990 la technique non invasive de la sonde vibrante à microélectrodes en utilisant un système de mesure informatisé avec une fonction de positionnement automatisé. Il s'agit d'une nouvelle méthode électrophysiologique fantastique pour mesurer l'influx et l'efflux d'ions et de petites molécules à partir de cellules et d'organes. Elle permet de visualiser l'activité des canaux membranaires et de relier les flux moléculaires à des processus physiologiques clés.

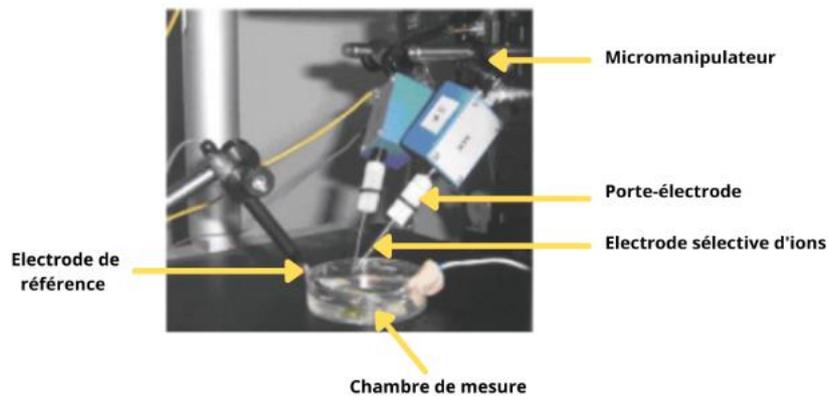


Figure 2.9 : La technique de la sonde vibrante à microélectrode non-invasive – position de l'électrode dans le montage expérimental (essai à deux canaux). [10]

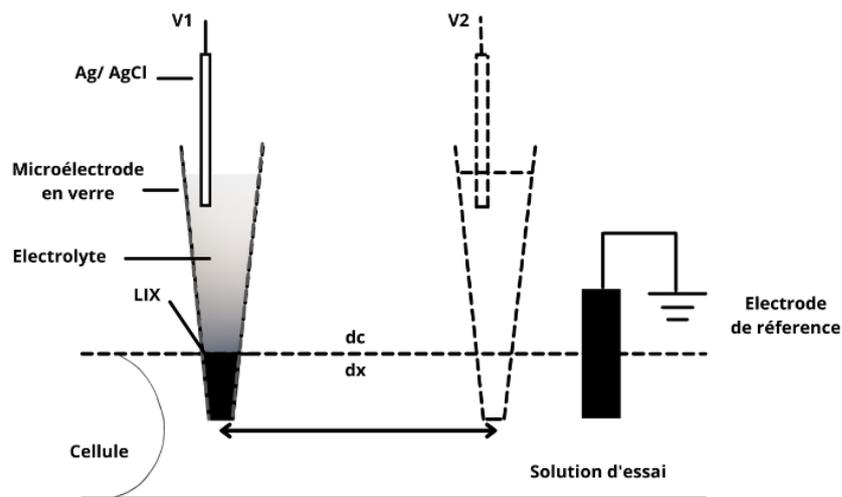


Figure 2.10 : Principes physique et mathématique de la technique de la sonde vibrante à microélectrode non invasive (monocanal). [10]

Conclusion chapitre 2

Ce chapitre est consacré aux différentes modélisations des signaux électriques dans les plantes ainsi que les méthodes de les mesurer.

Nous avons d'abord présenté quelques modèles analytiques décrivant les réponses des plantes à différents stimuli externes, et avons exposé les circuits électriques équivalents proposées par des chercheurs pour décrire l'activité électrique dans les plantes.

Ensuite, nous nous sommes intéressées aux approches de mesure de la signalisation électrique chez les plantes à savoir la mesure extracellulaire, la mesure intracellulaire, la méthode du patch-clamp et la technique de la sonde vibrante à microélectrode non invasive.

La mise en évidence d'un phénomène électrique chez les plantes

Chapitre 3

Les mouvements des feuilles de la sensitive (Mimosa pudica Fabacées)

La Sensitive, (Mimosa pudica, Fabacées) réagit à différents stress de l'environnement par un repliement très rapide de ses folioles. Ce mouvement s'accompagne d'une variation de potentiel qui se propage le long de la plante.

Ce phénomène qui paraît parfois un peu énigmatique au profane, peut être observé et analysé à l'aide de matériel informatique.

3.1 Carte d'identité de la Sensitive

LA SENSITIVE



NOM : Mimosa.

Prénom : Pudica.

Surnom : Sensitive.

Famille : Fabacées.

Nationalité : Amérique - Climat tropical.

Domicile : Largement répandue sur le monde.

Signes particuliers : Elle réagit à différents stress de l'environnement par un repliement très rapide de ses folioles.

Figure 3.1 : La carte d'identité de la Sensitive Mimosa pudique

3.2 Le choix de la plante

La Sensitive Mimosa pudique est notre objet d'étude car :

- Elle présente des propriétés motrices.
- C'est une plante sensible dont les feuilles et le pétiole bougent en réponse à l'intensité de la lumière, aux stimuli mécaniques ou électriques, à la sécheresse et aux stimuli chauds ou froids.
- Il existe une littérature suffisante traitant les phénomènes électriques chez la Sensitive.
- La plante est disponible en Algérie et à un prix raisonnable.

3.3 La Morphologie de la feuille de la Sensitive

Le Mimosa pudique est constitué d'une tige principale appelée pétiole qui se divise en quatre tiges secondaires ou rachis. Chacun d'eux porte un nombre pair de folioles.

On observe des renflements appelés pulvinus (en rouge sur le schéma Figure 3.3) à la base de chaque unité.

- à la base de chaque petite foliole.
- A la base du pétiole de chaque pétiole secondaire.
- A la base du pétiole de la feuille entière.

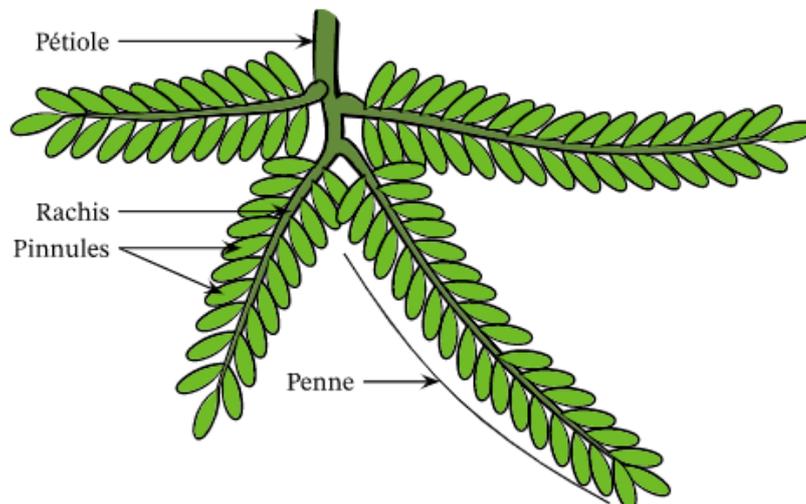


Figure 3.2 : Schéma montrant la composition d'une feuille composée pennée chez une plante de mimosa. [21]

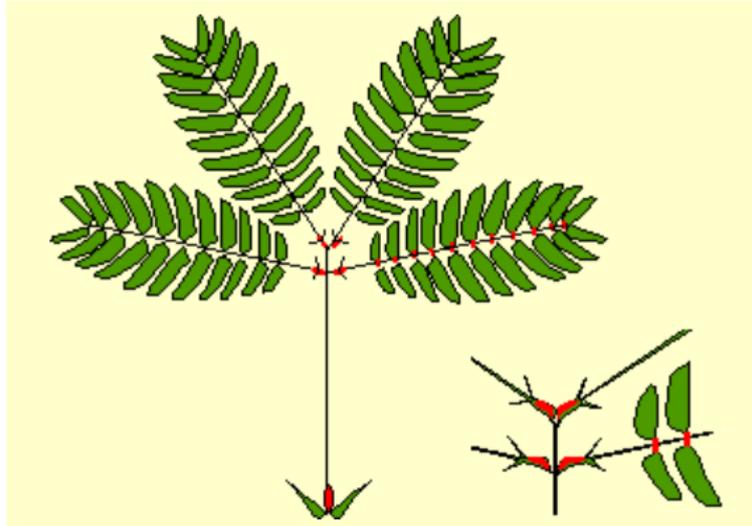


Figure 3.3 : Détails des feuilles de la Sensitive. [60]



Figure 3.4 : Photo du pulvinus.

3.4 Réponse aux stimuli

3.4.1 Réaction à l'alternance jour / nuit

Il est bien connu que les mouvements des feuilles de mimosa pudique, y compris l'ouverture et la fermeture graduelles des feuilles et les variations de la position des pétioles, sont associés de façon rythmique à l'alternance du jour et de la nuit, ce mouvement de veille et de sommeil nuit est appelé **nyctinastie**.

3.4.2 Réaction à une simulation tactile

Lorsque le stimuli est une stimulation mécanique, chimique, thermique ou électrique, il y a une fermeture soudaine des feuilles et une chute des pétioles. Cette réponse de la plante à un mouvement de choc peut se limiter à l'endroit de l'impact- elle ne repliera alors que quelques folioles - ou se propager dans toute la plante. On parle de **séismonastie**. La direction de ce mouvement provoqué par un stimuli externe est essentiellement fonction de la morphologie de l'organe végétale et non de la direction du stimuli.

Dans ces deux cas, cela induit la transmission d'un signal rapide, qui s'apparenterait à un phénomène électrique.

Dans tout ce qui suit, nous nous intéressons uniquement à la réponse de la Sensitive au toucher.

3.5 Comment les pinnules du mimosa s'ouvrent et se ferment suite à un mouvement tactile

Le mécanisme de fermeture des pinnules du mimosa lorsqu'il est déclenché par le toucher fait l'objet de nombreuses théories. La suivante est une explication largement reconnue du processus :

L'eau est présente dans toutes les cellules végétales. L'eau exerce une pression sur la membrane plasmique de chaque cellule, ce qui lui permet de conserver sa forme et sa rigidité. C'est ce qu'on appelle la pression de turgescence. Elle maintient les pennes ouvertes et la plante en position verticale.

La plante reconnaît la stimulation mécanique et la convertit en un signal électrique lorsqu'une feuille est touchée. Le pulvinus reçoit ce signal, qui provoque la migration des ions et la modification de leur concentration. Les pennes du mimosa se plient et se ferment lorsque la pression de turgescence varie.

3.6 Avantages évolutifs des plantes de mimosa

Le repliement des pinnules de mimosa lorsqu'elles sont touchées lui donne certains avantages évolutifs :

- Une théorie dit que le repliement des feuilles permet à la Sensitive de paraître plus petite ou flétrie, pour dissuader les herbivores de la consommer.
- Une autre théorie dit que le mouvement de repli rapide peut également aider à déloger les insectes qui tentent de se poser sur les pinnules.

3.7 Conclusion chapitre 3

Dans ce chapitre, nous avons décrit la plante nommée La Sensitive Mimosa pudique. Nous avons abordé sa morphologie ainsi que sa réponse à l'alternance jour nuit et au toucher. Nous avons abordé brièvement le mécanisme de fermeture de ses pinnules lors du toucher en plus des avantages évolutifs de ce phénomène.

Dans le chapitre suivant, nous procédons à la mesure des signaux électriques générés chez la Sensitive Mimosa pudique lors du phénomène de thigmonastie.

Chapitre 4

La mise en évidence d'un phénomène électrique déclenché lors de la thigmonastie chez la Sensitive (*Mimosa pudica* Fabacées)

Introduction

Les phénomènes électriques liés à l'activité des cellules du pulvinus ont été étudiés pour la première fois en 1898. Les variations associées à la réponse du pulvinus ont été rapportées pour la première fois par Bose en 1907.

Dans le présent chapitre, nous proposons un plan expérimental pour la mesure de la signalisation électrique chez la Sensitive *Mimosa pudica* déclenché suite au toucher.

Nous considérons que les exigences de l'occurrence de ce phénomène électrique sont satisfaites [3] :

- un stimulus approprié doit provoquer un potentiel d'action, une dépolarisation transitoire de la différence de potentiel électrique à travers la membrane extérieure - la membrane plasmique - d'une ou plusieurs cellules, au point de stimulation ;
- le potentiel d'action doit se propager dans les tissus de la plante à partir du point de stimulation ;
- le potentiel d'action qui se propage doit produire une réponse (physiologique, biochimique, développementale) à un endroit éloigné du site de stimulation.

Dans ce chapitre, nous étudions la réponse de La Sensitive *Mimosa pudica* à la thigmonastie qui se définit comme étant le Mouvement d'un organe végétal en réponse à un choc, à un contact ou à un ébranlement occasionné par un objet solide.

4.1 Equipements et protocole pour la mesure des signaux électriques dans les plantes

En suivant étape par étape le protocole expérimental suivant, il est possible de mesurer les signaux électriques induits par le toucher chez la Sensitive (Mimosa pudique).

4.1.1 Plante

- La Sensitive (Mimosa pudica Fabacées)

Semer 3 graines par pot de 10 cm de diamètre. Bien arroser. Les plants seront utilisables pour l'expérimentation au bout de 2 mois. Toujours bien arroser et éclairer fortement.



Figure 4.1 : La Sensitive Mimosa pudique.

4.1.2 Oscilloscope

Pour la prise de données, il est possible d'utiliser plusieurs interfaces. La plus simple est un oscilloscope. L'oscilloscope utilisé est un oscilloscope de stockage numérique à double canal OWON SDS5052E Bande passante 50 MHz Fréquence d'échantillonnage 500 ms/s avec écran d'affichage des données LCD TFT 8 pouces (110-240V).



Figure 4.2 : Oscilloscope

4.1.3 Electrodes

Des sondes de tension sont utilisées. Bien qu'elles soient fines, elles ont une certaine rigidité qui peut agir sur la plante.



Figure 4.3 : Electrodes de mesure.

4.1.4 Gel de contact

Le contact entre l'électrode et la plante est réalisé à l'aide d'une goutte de gel de contact.

Le gel ultrason est une structure moléculaire qui empêche la prolifération bactérienne, fongique et virale. Il s'enlève après usage à l'aide d'un papier absorbant, ne tâche pas et n'abime pas les sondes et le matériel.

Caractéristiques :

- Gel non newtonien, il est particulièrement adapté pour la fonction échographique.
- Gel présentant une faible impédance, une grande résistance à la polarisation et une excellente conductibilité, il favorise la transmission électrique.
- Gel non gras, non irritant, hypoallergénique, neutre vis à vis de ces contacts, il assure aussi efficacement une fonction lubrifiante.

Utilisation : Pour électrodes, ECG, échographie.



Figure 4.4 : Gel de contact.

4.1.5 Cage de Faraday

Les cages de Faraday sont des enceintes métalliques solides ou en treillis métallique qui protègent l'expérience contre les interférences électromagnétiques externes. Ces cages aident à réduire le bruit capté lors de l'enregistrement des signaux électriques des plantes.

Notre expérience est menée sur une table résistante aux vibrations à l'intérieur d'une cage de Faraday pour nous assurer que le rapport signal sur bruit est élevé.



Figure 4.5 : Cage de Faraday

4.1.6 Montage

La première électrode est placée sur le pétiole, la deuxième électrode est placée dans le pot, elle est dite électrode de référence. (Figure 4.6).

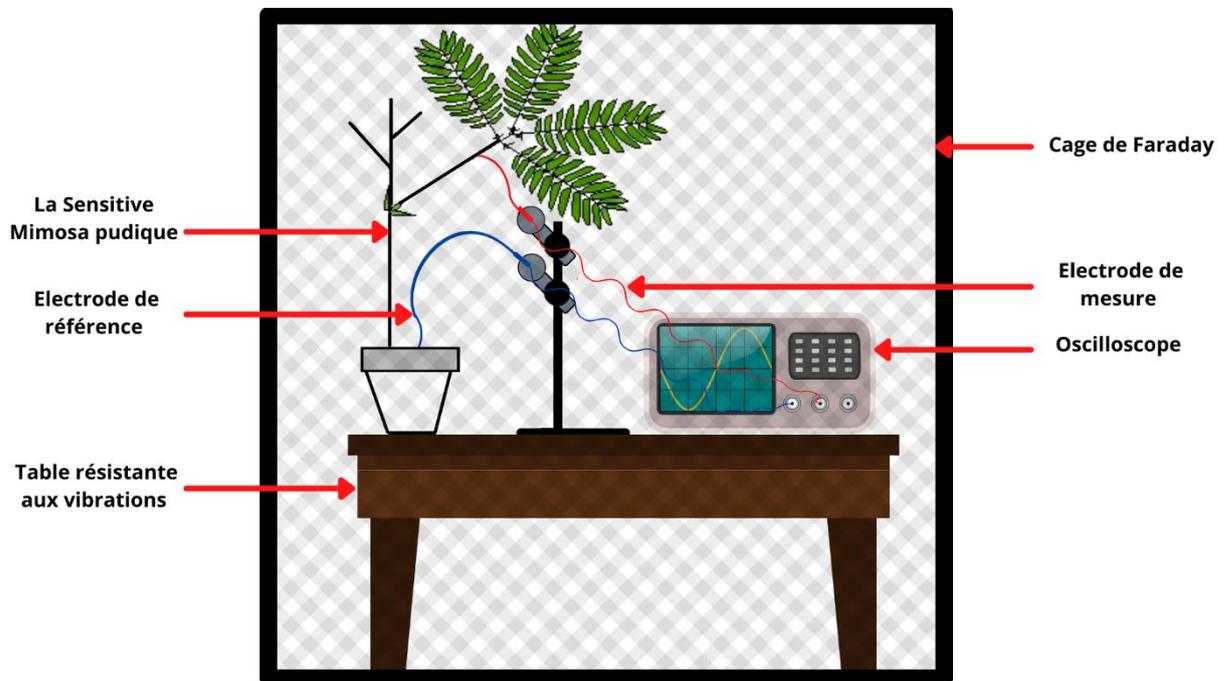


Figure 4.6 : Montage pour la mise en évidence un phénomène électrique dans la Sensitive Mimosa pudique.

4.2 Plan expérimental

Les signaux bioélectriques étant généralement faibles, l'interférence d'un champ électromagnétique externe pourrait y induire beaucoup de bruit. C'est pourquoi cette installation a été placée à l'intérieur d'une cage de Faraday mise à la terre.

-Semer 3 graines par pot de 10 cm de diamètre. Bien arroser. Après deux mois, les plantes sont prêtes à être testées. Toujours bien arroser et éclairer fortement. La Sensitive peu arrosée se manifeste en laissant pendante ses folioles mais elle est très résistante et un nouvel arrosage lui redonne un bon aspect et de bonnes réactions rapidement. Il lui faut 20 minutes à une heure pour se remettre d'un stress aigu.

-Une électrode est insérée dans le pétiole. Une autre électrode, dite de référence, est placée dans le pot.

- Les électrodes sont connectées à un oscilloscope.

- Après l'insertion des électrodes, on a laissé la plante se reposer jusqu'à ce qu'une différence de potentiel stable soit obtenue entre les électrodes.

-Une stimulation (toucher) est effectuée sur une foliole terminale.

-La réponse électrique est recueillie au niveau d'une électrode située sur le pétiole principal.

4.3 Programme d'essai

Nous avons mené plusieurs essais en appliquant une stimulation mécanique suffisante pour provoquer la fermeture des feuilles de Mimosa.

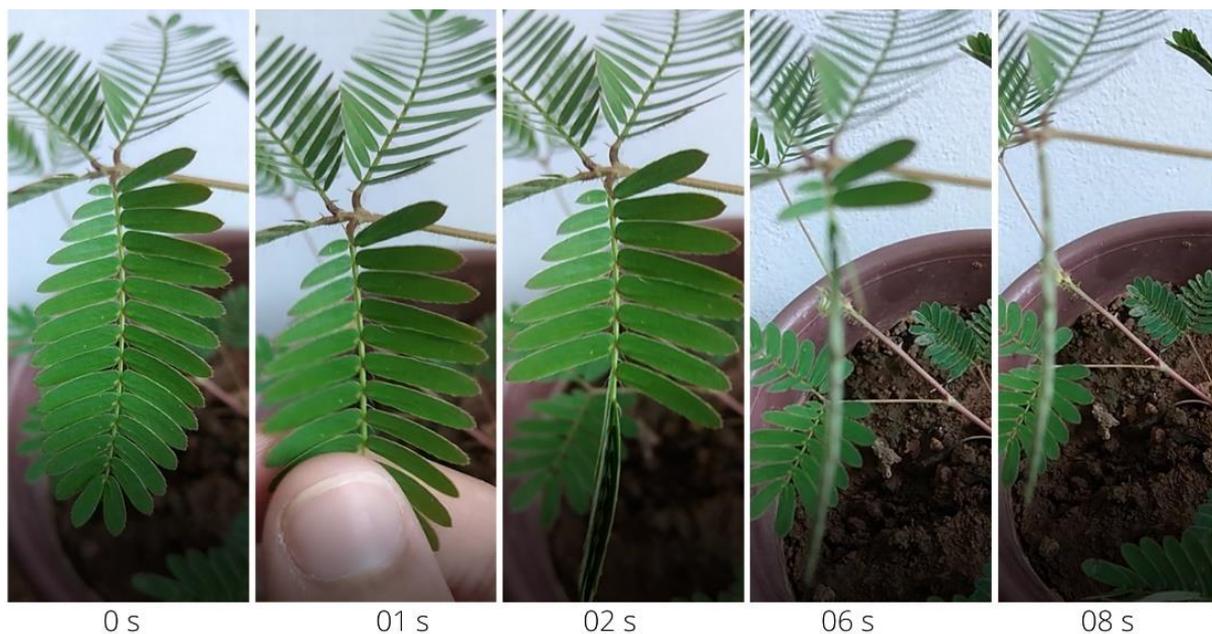


Figure 4.7 : Photos de la fermeture de pinnules de la Sensitive lors du toucher.

Conclusion chapitre 4

Dans ce chapitre, nous avons proposé un protocole expérimental permettant la mesure des signaux électriques induits par le toucher chez la Sensitive (*Mimosa pudica*). Nous avons présenté les équipements utilisés et le montage.

Dans le chapitre suivant, nous exposeront et discuterons les résultats de mesure et présenterons des perspectives d'application.

Chapitre 5

Résultats, discussion, et perspectives d'application

Introduction

Le déroulement des essais a eu lieu au sein du département d'électronique de l'Ecole Nationale Polytechnique d'Alger. L'objectif de ces essais est de mesurer la réponse électrique de la plante Sensitive Mimosa pudique lors du toucher de ses folioles.

5.1 Présentation et interprétation des résultats expérimentaux

On présente dans ce qui suit les différents résultats, et on essaie de présenter une comparaison des résultats expérimentaux aux prévisions de différentes méthodes qui traitent ce problème.

5.1.1 Résultats

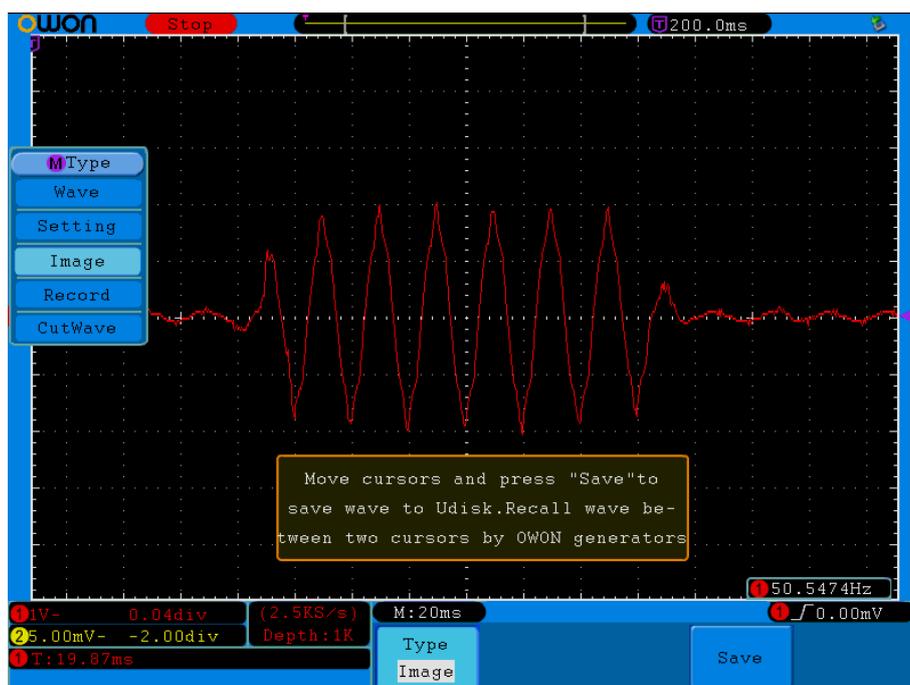


Figure 5.1 : La réponse électrique de La sensitive Mimosa pudique au toucher.

5.1.2 Discussion

Après une stimulation tactile appliquée sur une foliole terminale de la Sensitive, un signal électrique a été généré.

Nos résultats montrent que le signal électrique déclenché lors du toucher de la foliole est de type AP, ce qui est en accord avec la classification des signaux électriques chez les plantes selon le type de la stimulation car le toucher est une stimulation non-dommageable.

Le signal obtenu est rapide (de courte durée de quelques secondes) et apériodique.

La figure 5.1 indique que les stimuli, plus faibles qu'un certain seuil, n'induisent pas de signal AP, tandis que les stimuli supérieurs au seuil déclenchent le signal avec une amplitude constante. Le signal suit alors la loi du tout ou rien comme a été démontré dans plusieurs recherches précédentes.

En même temps, le signal est bruité.

On constate que la mesure de l'activité électrique des plantes et des potentiels évoqués soulève un certain nombre de questions difficiles, notamment :

- le type et la position des électrodes ;
- les potentiels de référence ;
- la méthodologie de mesure ;
- la synchronisation avec des événements extérieurs.

Ainsi, l'acquisition des signaux électriques dans les plantes nécessite la prise en compte de plusieurs facteurs, y compris :

La répétabilité : Étant donné que les signaux électriques des plantes reflètent les changements de plusieurs facteurs environnementaux, tels que la lumière, la température et l'humidité, la répétabilité doit être étudiée.

La connexion d'électrodes : Les méthodes de connexion des électrodes aux plantes doivent s'adapter à la croissance des plantes.

Les artefacts : Les signaux aberrants liés aux conditions de mesure peuvent nuire à l'enregistrement des signaux électriques.

L'électrogenèse : Pour créer une meilleure prévision quantitative de l'évolution temporelle des signaux électriques dans les plantes, une compréhension approfondie des processus biologiques d'électrogenèse, également appelés bioélectriques ou électrophysiologiques, est nécessaire.

5.2 Perspectives d'application

La majorité des recherches sur les signaux électriques dans les plantes ont été menées en laboratoire. Ainsi, les chercheurs se sont concentrés sur la définition des propriétés typiques des signaux telles que l'amplitude, la fréquence, la vitesse, la distance et la direction de propagation. Cependant, la recherche se concentre maintenant sur l'identification des mécanismes du réseau de signalisation, en particulier la nature des protéines impliquées, ainsi que sur l'interaction entre les mécanismes de signalisation électrique, mécanique et chimique qui constituent un réseau de signalisation complexe contrôlant les processus physiologiques du niveau cellulaire au niveau de la plante entière.

La compréhension de la signalisation électrique, d'autre part, peut conduire à des avancées dans l'optimisation de l'environnement ainsi qu'à l'alerte précoce du stress, des maladies ou des attaques de parasites dans les plantes. Les signaux électriques des plantes peuvent présenter différentes caractéristiques pendant la croissance des plantes en raison d'une faible lumière, d'une forte humidité et d'une carence en potassium. Cela implique que ces signaux électriques pourraient être utilisés dans des applications qui indiquent l'état physiologique des plantes pour la modification et la gestion des serres.

De plus, les mesures des AP et VP peuvent être utilisées comme biocapteurs environnementaux pour étudier l'influence des stimuli externes sur les plantes, par exemple les pluies acides (Shvetsova et al. 2002).

Le tableau ci-dessous explique les différents types de signaux électriques et comment ils peuvent donner lieu à des applications avantageuses pour les utilisateurs.

Type du signal	Description	Transmissio n	Stimuli de génération	Application potentielles
Potentiel d'action (PA)	Signal largement répandu, les stimuli doivent être au-dessus du seuil.	Rapide, sur de longues distances, amplitude et vitesse constantes.	Stimuli non dommageables comme le froid, le toucher ou l'électricité.	Expériences sur les fermetures de pièges, la régulation du mouvement des feuilles.
Potentiel de variation (PV)	Signal dont la forme et la taille varient en fonction de l'intensité des stimuli.	L'amplitude diminue loin du site des stimuli.	Des stimuli dommageables comme brûlure, coupure.	Alerte précoce d'attaque d'insectes, contrôle de l'irrigation.
Potentiel électrique local (PEL)	Réponse sous-seuil.	Généré localement, non transmis au reste de la plante.	Changement d'environnement ; eau du sol, fertilité, lumière, température, humidité.	Moniteur important de l'état physiologique de la plante. Surveille le stress hydrique, la suffisance en nutriments et les réactions de température ou de lumière.

Tableau 5.1 : Les différents signaux électriques dans les plantes et leurs certaines applications.

Pour ce qui est du protocole expérimental de mesure, nous proposons la chaîne d'acquisition suivante :

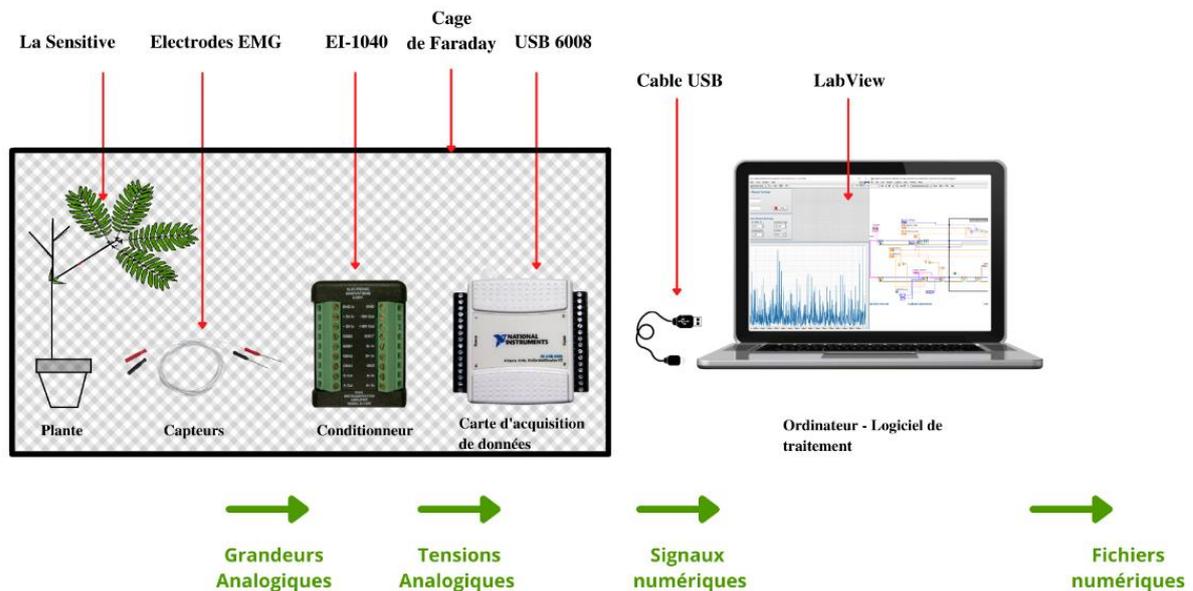


Figure 5.2 : Protocole expérimental de mesure.

En suivant étape par étape le protocole expérimental suivant, il est possible de mesurer les signaux électriques induits par le toucher chez la Sensitive (Mimosa pudica).

1- Plante :

- La Sensitive (Mimosa pudica Fabacées)

Semer 3 graines par pot de 10 cm de diamètre. Bien arroser. Les plants seront utilisables pour l'expérimentation au bout de 2 mois. Toujours bien arroser et éclairer fortement.

2- Equipement, logiciels, et composants électroniques :

- Trois électrodes métalliques à aiguille d'électromyogramme (EMG).
- Un amplificateur d'instrumentation double (EI-1040) avec un gain de 103.
- Une carte d'acquisition de données (DAQ) USB6008.
- Logiciel LabView.
- Ordinateur.

3- Plan expérimental :

- Deux électrodes sont insérées dans le pétiole et la tige à une distance d'environ 5 cm l'un de l'autre. La troisième électrode de référence a été insérée dans le corps de la plante, plus près du sol.

- Un amplificateur d'instrumentation double (EI-1040) avec un gain de 103 est choisi pour fournir une impédance d'entrée élevée sans altérer l'amplitude réelle du signal acquis. Pour les signaux de basse fréquence et de faible amplitude, nous avons besoin d'une impédance d'entrée très élevée et de courants de polarisation d'entrée très faibles.

L'EI-1040 offre une impédance d'entrée de 10 G Ω et un courant de polarisation d'entrée de 0,5 nA.

- La sortie différentielle de l'amplificateur est fournie en entrée à l'USB6008 comportant 8 entrées analogiques (12 bits, 10 kS/s).

- Les signaux bioélectriques étant généralement faibles, l'interférence d'un champ électromagnétique externe pourrait y induire beaucoup de bruit. C'est pourquoi cette installation (à l'exception du PC) a été placée à l'intérieur d'une cage de Faraday mise à la terre.

-Un filtre numérique passe-bas avec une fréquence de coupure de 1 Hz a été fourni pour éliminer tout bruit associé à la mesure.

- Les électrodes sont connectées à l'amplificateur d'instrumentation dont la sortie a été connectée à la carte d'acquisition de données USB6008.

Conclusion chapitre 5

Dans ce dernier chapitre du mémoire, nous avons tout d'abord présenté les signaux électriques mesurés chez La sensitive. Ensuite, nous avons discuté nos résultats de mesure et présenté des perspectives d'application.

Conclusion générale

L'objectif de ce mémoire est de mettre en évidence les signaux électriques dans les plantes. Nous avons commencé par expliquer le phénomène de signalisation électrique chez les plantes ou nous avons montré qu'il existe trois types de signaux électriques engendrés par les différents stimuli auxquels sont exposés les plantes.

Nous avons également passé en revue les différentes modélisations de ces signaux et les techniques de les mesurer. Ensuite, nous nous sommes particulièrement intéressés aux signaux résultant du phénomène de thigmonastie chez la Sensitive *Mimosa pudica*.

Un protocole expérimental nous a permis de visualiser les signaux de type AP engendrés chez la Sensitive qui ferment ses folioles comme réponse au toucher.

Ce travail est susceptible d'être amélioré et enrichi notamment :

- En considérant la réalisation d'une chaîne d'acquisition de données (électrodes - amplificateur d'instrumentation – carte d'acquisition de données – logiciel de traitement).

- En simulant un modèle décrivant la signalisation électrique dans la plante sous MATLAB.

- En fournissant un modèle mathématique pour promouvoir les recherches sur les phénomènes électriques dans les plantes.

Il faudrait aussi :

- Analyser les signaux et extraire leurs caractéristiques à l'aide de méthodes statistiques et de traitement du signal et les combiner avec les différentes méthodes électro-physiologiques pour conduire à la détermination des réponses physiologiques qui ne sont pas encore totalement comprises, et à de nouvelles découvertes intéressantes.

- Étudier le mécanisme ionique des signaux électriques dans les plantes supérieures qui n'a pas été entièrement déterminé.

Par conséquent, une enquête plus approfondie sur les propriétés détaillées des signaux électriques dans les plantes supérieures est nécessaire

Selon le travail effectué, les signaux électriques doivent être reconnus comme des signaux importants et multifonctionnels présents dans les plantes. Il est possible que les plantes puissent tirer parti de divers signaux différents par leur mécanisme de propagation et leur action. Il peut s'agir d'AP, de VP, de facteurs chimiques et de signaux résultant d'un changement de pression hydraulique. Une telle variété de mécanismes et de modes de transmission des signaux protège les plantes dans l'environnement.

Lexique

Cytoplasme : Partie de la cellule qui entoure le noyau.

Excitabilité : Propriété de toute structure vivante de réagir spécifiquement aux excitations.

Feuille composée : c'est une feuille constituée de plusieurs pennes ou folioles.

Fongique : de la nature des champignons.

Plantes supérieures : On parle de plantes supérieures pour les plantes qui vont présenter des vaisseaux conducteurs (phloème, xylème), on parle ainsi de plantes vascularisées.

Penne : ou foliole est composée de plusieurs petites feuilles ou pinnules attachées à un rachis central.

Pulvinus : ou coussinet foliaire est une structure enflée évoquant une articulation qui se trouve à la base d'une feuille, d'une pinnule ou d'un pétiole et est responsable du mouvement des feuilles en réaction aux stimuli.

Rachis : c'est une ramification du pétiole dans une feuille composée. Chaque rachis porte des pinnules.

Stimulus : tout changement dans l'environnement interne ou externe d'un organisme vivant, qui peut influencer son activité.

Tropismes végétaux : Les tropismes représentent une forme d'adaptation physiologique aux conditions variables du milieu. Cette adaptation est fondamentale pour les plantes qui sont des organismes fixés ne pouvant pas se déplacer.

Turgescence : La turgescence est la pression exercée par l'eau, qui pousse la membrane de la vacuole contre la paroi de la cellule et maintient sa forme et sa rigidité. C'est ce qu'on appelle la pression de turgescence.

Bibliographie

- [1] Science News. How Venus flytraps store short term 'memories' of prey [en ligne]. [Consulté le 15 Mai 2021]. Disponible sur : <https://www.sciencenews.org/article/how-venus-flytraps-store-short-term-memories-prey>
- [2] Biologie et Multimédia - Sorbonne Université - UFR des Sciences de la Vie. Paroi et morphologie des cellules [en ligne]. [Consulté le 15 Mai 2021]. Disponible sur : <http://www.snv.jussieu.fr/bmedia/paroi/morphologie.htm>
- [3] J.F. Thain et D.C. Wildon. Electrical signalling in plants. Science Progress. 1933, Vol. 76, No. 3/4 (301/302) (1992), pp. 553-564. [Consulté le 07 Avril 2021]. Disponible sur : <https://www.jstor.org/stable/43421317>
- [4] František Baluška, Stefano Mancuso, Dieter Volkmann. Communication in Plants : Neuronal Aspects of Plant Life [en ligne]. Springer, Berlin, Heidelberg : Springer-Verlag Berlin Heidelberg 2006 [Consulté 15 Mars 2021]. Format PDF. Disponible sur : <https://link.springer.com/book/10.1007%2F978-3-540-28516-8>
- [5] Mary Jane Beilby. Action Potential in Charophytes. International Review of Cytology. 2007, Vol 257, n°7, pp. 43-82 [Consulté le 10 Mars 2021]. Disponible sur : https://www.researchgate.net/publication/6523631_Action_Potential_in_Charophytes
- [6] Trebacz K, Dziubinska H, Krol E. Electrical signals in long-distance communication in plants. In : Communication in plants – neuronal aspects of plant life [en ligne]. Springer, Berlin, Heidelberg : Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 2006, p. 277–90. [Consulté le 15 Avril 2021] Disponible sur : https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-540-28516-8_19
- [7] Takao Sibaoka. Rapid plant movements triggered by action potentials. The botanical magazine. 1991, Vol : 104, n°6, pp. 73–95 [Consulté le 10 Mars 2021]. Disponible sur : <https://link.springer.com/article/10.1007/BF02493405>

- [8] Ryan D Lang , Alexander G Volkov. Solitary waves in soybean induced by localized thermal stress. *Plant Signal Behaviour*. 2008, pp. 224-228 [Consulté le 20 Mars 2021]. Disponible sur : <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/19513218/>
- [9] Patrick Favre, Robert Degli Agosti. Voltage-dependent action potentials in *Arabidopsis thaliana*. *Physiol Plant*. 2007, Vol : 131, pp. 263-72. [Consulté le 25 Mars 2021]. Disponible sur : <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/18251897/>
- [10] Xiaofei Yan , Zhongyi Wang , Lan Huang , Cheng Wang , Ruifeng Hou , Zhilong Xu , Xiaojun Qiao. Research progress on electrical signals in higher plants. *Progress in Natural Science*. 2009, Vol. 19, n°5, pp. 531-541. [Consulté le 25 Mars 2021]. Disponible sur : <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1002007109000161>
- [11] Ksenzhek OS, Volkov AG. *Plant Energetics* [en ligne]. Academic Press. San Diego : Harcourt Brace & Company, 1998 [Consulté le 27 Mars 2021]. Format PDF. Disponible sur : http://www.esalq.usp.br/lepse/imgs/conteudo_thumb/Plant-Energetics-by-Octavian-Ksenzhek--1998-.pdf
- [12] Rainer Hedrich, Vicenta Salvador-Recatalà, Ingo Dreyer. Electrical wiring and long-distance plant communication. *Trends in Plant Science* [en ligne]. 2016, Vol. 21, n°5, pp. 376-387. [Consulté le 27 Mars 2021]. Disponible sur : <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S1360138516000327>
- [13] Jörg Fromm, Silke Lautner. Electrical signals and their physiological significance in plants. *Plant, Cell and Environment* [en ligne]. 2007, Vol. 30, n°3, pp. 249-257. [Consulté le 04 Avril 2021]. Disponible sur : <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/17263772/>
- [14] Huang Lan, Wang Zhongyi, Xu Zhilong, Liu Zhicun, Zhao Yong, Hou Ruifeng, Wang Cheng. Design of Multi-channel Monitoring System for Electrical Signals in Plants. *Mod Scientific Instruments* [en ligne]. 2006, Vol. 19, n°4, pp. 45-47. [Consulté le 08 Avril 2021]. Disponible sur : https://en.cnki.com.cn/Article_en/CJFDTOTAL-XDYQ200604010.htm
- [15] B Stanković, E Davies. Both action potentials and variation potentials induce proteinase inhibitor gene expression in tomato. *FEBS Lett* [en ligne]. 1996, vol.390, n°3, pp.275-9. [Consulté le 21 Avril 2021]. Disponible sur : <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/8706876/>
- [16] Irastorza Martial. Les plantes carnivores : Des plantes pour collectionneurs [en ligne]. [Consulté le 15 Mai 2021]. Disponible sur : <https://plandejardin-jardinbiologique.com/plantes-carnivores-culture.html>

- [17] UC Berkeley, CalPhotos: *Aldrovanda vesiculosa*, Waterwheel Plant [en ligne]. [Consulté le 24 Mars 2021]. Disponible sur : <https://www.pinterest.com/pin/99219998013365473/>
- [18] Wikimedia Commons. *Drosera rotundifolia* [en ligne]. [Consulté le 25 Avril 2021]. Disponible sur : https://fr.wikipedia.org/wiki/Dros%C3%A9ra_%C3%A0_feuilles_rondes#/media/Fichier:Drosera_rotundifolia_130405.jpg
- [19] Les parcs nationaux de France. Le drosera à feuilles rondes [en ligne]. [Consulté le 24 Mars 2021]. Disponible sur : <http://www.parcsnationaux.fr/fr/des-connaissances/biodiversite/flore-emblematic/les-plantes-fleurs/le-drosera-feuilles-rondes>
- [20] Sainte Christine. *Mimosa pudica*, Sensitive pudique [en ligne]. [Consulté le 30 Avril 2021]. Disponible sur : <https://www.aujardin.info/plantes/mimosa-pudica.php>
- [21] Au jardin, Saint Alain de la Roche. *Mimosa pudica*, Sensitive pudique [en ligne]. [Consulté le 30 Avril 2021]. Disponible sur : <https://www.aujardin.info/plantes/mimosa-pudica.php>
- [22] pbase. *Incarvillea grandiflora* [en ligne]. [Consulté le 25 Mars 2021]. Disponible sur : <https://www.pbase.com/egernhaven/image/97185816>
- [23] Wikipédia. Hépatique à large thalle [en ligne] [Consulté le 26 Mars 2021]. Disponible sur : https://fr.wikipedia.org/wiki/H%C3%A9patique_%C3%A0_large_thalle
- [24] Wikipédia. *Bidens pilosa* [en ligne]. [Consulté le 27 Mars 2021]. Disponible sur : https://fr.wikipedia.org/wiki/Bidens_pilosa
- [25] Yoël Forterre, Jan M. Skotheim, Jacques Dumais & L. Mahadevan. How the Venus flytrap snaps. *Nature* [en ligne]. 2005, vol. 433, n°5, pp. 421–425. [Consulté le 10 Mai 2021]. Disponible sur : <https://www.nature.com/articles/nature03185>
- [26] Fromm J, Eschrich W. Transport processes in stimulated and nonstimulated leaves of *Mimosa pudica*. II: Energenesis and transmission of seismic stimulations. *Trees*. [En ligne]. 1988; vol. 19, n°2, pp. 18–24. [Consulté le 27 Avril 2021]. Disponible sur : <https://link.springer.com/article/10.1007/BF00196975>
- [27] Fromm J, Eschrich W. Transport processes in stimulated and nonstimulated leaves of *Mimosa pudica*. III: Displacement of ions during seismonastic leaf movements. *Trees*. [en ligne]. 1988, vol. 21, n° 2, pp. 65–72. [Consulté le 13 Mai 2021]. Disponible sur : <https://link.springer.com/article/10.1007/BF00196751>

- [28] B Stanković , E Davies. Both action potentials and variation potentials induce proteinase inhibitor gene expression in tomato. *FEBS Lett* [en ligne]. 1996, vol. 390, n°3, pp. 275–9. [Consulté le 13 Mai 2021]. Disponible sur : <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/8706876/>
- [29] J. Fromm, M. Hajirezaei, I. Wilke. The biochemical response of electrical signaling in the reproductive system of Hibiscus plants. *Plant Physiology* [en ligne]. 1995, vol. 109, n°2, pp. 375–84. [Consulté le 13 Mai 2021]. Disponible sur : <https://academic.oup.com/plphys/article/109/2/375/6069917>
- [30] Jörg Fromm, Walter Eschrich. Electric signals released from roots of willow (*Salix viminalis* L.) change transpiration and photosynthesis. *Journal of Plant Physiology* [en ligne]. 1993, vol. 141, n°6, pp. 673–80. [Consulté le 13 Mai 2021]. Disponible sur : <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0176161711815737>
- [31] Jorg Fromm, Tillmann Bauer. Action potentials in maize sieve tubes change phloem translocation. *Journal of Experimental Botany* [en ligne]. 1994, vol. 45, n°273, pp. 463-469. [Consulté le 13 Mai 2021]. Disponible sur : http://www.esalq.usp.br/lepse/imgs /conteudo_thumb/Action-potentials-in-maize-sieve-tubes-change-phloem.pdf
- [32] V. A. Vodeneev, V. A. Opritov, S. S. Pyatygin. Reversible changes of extracellular pH during action potential generation in a higher plant *Cucurbita pepo*. *Russian Journal of Plant Physiology* [en ligne]. 2006, vol. 53, n°9, pp. 481–487. [Consulté le 13 Mai 2021]. Disponible sur : <https://link.springer.com/article/10.1134/S102144370604008X>
- [33] Cheng Wang , Lan Huang , Zhong-Yi Wang & Xiao-Jun Qiao. Monitoring and analysis of electrical signals in water-stressed plants. *New Zealand Journal of Agricultural Research* [en ligne]. 2010, vol. 50, n°4, pp. 823-829. [Consulté le 13 Mai 2021]. Disponible sur : <https://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/00288230709510356>
- [34] Petra Dietrich, Dale Sanders, Rainer Hedrich . The role of ion channels in light dependent stomatal opening. *Journal of Experimental Botany* [en ligne]. 2001, vol.52, n° 363, pp. 1959-1967. [Consulté le 13 Mai 2021]. Disponible sur : <https://academic.oup.com/jxb/article/52/363/1959/488441>
- [35] D. C. Wildon, J. F. Thain, P. E. H. Minchin, I. R. Gubb, A. J. Reilly, Y. D. Skipper, H. M. Doherty, P. J. O'Donnell & D. J. Bowles. Electrical signalling and systemic proteinase inhibitor induction in the wounded plant. *Nature* [en ligne]. 1992, vol. 360, n°18, pp. 62–65. [Consulté le 13 Mai 2021]. Disponible sur : <https://www.nature.com/articles/360062a0>

- [36] Eric Davies, Bratislav Stankovic. Electrical Signals, the Cytoskeleton, and Gene Expression: a Hypothesis on the Coherence of the Cellular Responses to Environmental Insult. In : In: Baluška F., Mancuso S., Volkmann D. (eds) Communication in Plants. Springer, Berlin, Heidelberg, 2006, pp. 309-320. [Consulté le 13 Mai 2021]. Disponible sur : https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-540-28516-8_21
- [37] Silke Lautner, Thorsten Erhard Edgar Grams, Rainer Matyssek, Jörg Fromm. Characteristics of Electrical Signals in Poplar and Responses in Photosynthesis. Plant Physiology [en ligne]. 2005, vol. 138, n°4, pp. 2200-2209. [Consulté le 13 Mai 2021]. Disponible sur : <https://academic.oup.com/plphys/article/138/4/2200/6112973>
- [38] Bratislav Stanković, Daniel L. Witters, Tadeusz Zawadzki, Eric Davies. Action potentials and variation potentials in sunflower: an analysis of their relationship and distinguishing characteristics. Physiologia Plantarum [en ligne]. 2002, vol. 103, n°1, pp. 51-58. [Consulté le 13 Mai 2021]. Disponible sur : <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1034/j.1399-3054.1998.1030107.x>
- [39] M.Fileka, J.Kościelniak. The effect of wounding the roots by high temperature on the respiration rate of the shoot and propagation of electric signal in horse bean seedlings (*Vicia faba* L. minor). Plant Science [en ligne]. 1997, vol. 123, n°2, pp. 39-46. [Consulté le 13 Mai 2021]. Disponible sur : <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0168945296045670>
- [40] Christiane Koziolok, Thorsten E. E. Grams, Ulrich Schreiber, Rainer Matyssek, Jörg Fromm. Transient knockout of photosynthesis mediated by electrical signals . New Phytologist Foundation [en ligne]. 2003, vol.161, n°5, pp.715-722. [Consulté le 13 Mai 2021]. Disponible sur : <https://nph.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/j.1469-8137.2004.00985.x>
- [41] Mirantsoa Volana Randriamandimbisoa, Ny Aina Manitra Nany Razafindralambo, Damien Fakra, Domoina Lucia Ravoajanaharya, Jean Claude Gatina, Nicole Jaffrezic-Renault. Electrical response of plants to environmental stimuli: A short review and perspectives for meteorological applications. Sensors International [en ligne]. 2020, vol. 1, n°6, pp.312-325. [Consulté le 13 Mai 2021]. Disponible sur : <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S266635112030053X#>
- [42] Ekaterina Sukhova, Elena Akinchits, Vladimir Sukhov. Mathematical models of electrical activity in plants. The Journal of Membrane Biology [en ligne]. 2017, vol. 250, n°7,

pp. 407-423. [Consulté le 13 Mai 2021]. Disponible sur :

<https://link.springer.com/article/10.1007/s00232-017-9969-7>

[43] Alexander G. Volkov, Courtney L. Brown. Electrochemistry of plant life, In: Alexander

.G. Volkov , Plant Electrophysiology: Theory and Methods [en ligne]. Springer, Berlin, Heidelberg, 2006, pp. 437–459. [Consulté le 13 Mai 2021]. Disponible sur :

https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-540-37843-3_19

[44] M. J. Beilby. Cl⁻ channels in Chara. Royal Society [en ligne]. 1982, vol. 299, n°9, pp.135-142. [Consulté le 13 Mai 2021]. Disponible sur :

<https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rstb.1982.0142>

[45] Vladimir Sukhov, Vladimir Vodeneev. A mathematical model of action potential in cells of vascular plants. Journal of Membrane Biology [en ligne]. 2009, vol. 232, n°3, pp.59-67.

[Consulté le 13 Mai 2021]. Disponible sur : <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/19921324/>

[46] Dong-Jie Zhao, Zhong-Yi Wang, Jun Li, Xing Wen, An Liu, Lan Huang, Xiao-Dong Wang, Rui-Feng Hou, Cheng Wang. Recording extracellular signals in plants: A modeling and experimental study. Mathematical and Computer Modelling [en ligne]. 2013, vol. 58, n°4, pp. 556-563. [Consulté le 13 Mai 2021]. Disponible sur :

<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0895717711006704>

[47] H. Mummert, D. Gradmann. Action potentials in Acetabularia: Measurement and simulation of voltage-gated fluxes. The Journal of Membrane Biology [en ligne]. 1991, vol. 124, n°3, pp. 265–273. [Consulté le 13 Mai 2021]. Disponible sur :

<https://link.springer.com/article/10.1007/BF01994359>

[48] Alexander G. Volkov, Holly Carrell, Vladislav S. Markin. Biologically Closed Electrical Circuits in Venus Flytrap. Plant Physiology [en ligne]. 2009, vol.149, n°4, pp. 1661–1667.

[Consulté le 13 Mai 2021]. Disponible sur :

<https://academic.oup.com/plphys/article/149/4/1661/6107796>

[49] Bin Su, Shu Gong, Zheng Ma, Lim Wei Yap, Wenlong Cheng. Mimosa-Inspired Design of a Flexible Pressure Sensor with Touch Sensitivity. Small [en ligne]. 2014, vol. 11, n°16, pp. 1886-1891. [Consulté le 13 Mai 2021]. Disponible sur :

<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/sml.201403036>

- [50] L. Chua, Memristor-The missing circuit element. IEEE Transactions on circuit theory [en ligne]. 1971, vol. 18, n° 5, pp. 507-519. [Consulté le 15 Mai 2021]. Disponible sur : <https://ieeexplore.ieee.org/document/1083337>
- [51] Leon Chua. Resistance switching memories are memristors. Applied Physics A [en ligne]. 2011, vol. 102, n°4, pp. 756-783. [Consulté le 16 Mai 2021]. Disponible sur : <https://link.springer.com/article/10.1007/s00339-011-6264-9>
- [52] Alexander G Volkov, Justin C Foster, Vladislav S Markin. Signal transduction in Mimosa pudica: biologically closed electrical circuits. Plant Cell Environ [en ligne]. 2010, vol. 33, n°5, pp. 816- 827. [Consulté le 19 Mai 2021]. Disponible sur : <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/20040063/>
- [53] Alexander G Volkov, Eunice K Nyasani, Clayton Tuckett, Jessenia M Scott, Mariah M Z Jackson, Esther A Greeman, Ariane S Greenidge, Devin O Cohen, Maia I Volkova, Yuri B Shtessel. Electrotonic potentials in Aloe vera L.: Effects of intercellular and external electrodes arrangement. Bioelectrochemistry [en ligne]. 2017, vol. 13, n°6, pp- 60-68. [Consulté le 20 Mai 2021]. Disponible sur : <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/27756010/>
- [54] Shre Kumar Chatterjee, Sanmitra Ghosha, Saptarshi Das, Veronica Manzella, Andrea Vitaletti, Elisa Masi, Luisa Santopolo, Stefano Mancuso, Koushik Maharatna. Forward and inverse modelling approaches for prediction of light stimulus from electrophysiological response in plants. Measurement [en ligne]. 2014, vol. vol. 53, n°7, pp. 101-116. [Consulté le 21 Mai 2021]. Disponible sur : <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0263224114001444>
- [55] Lyubov Surova, Oksana Sherstneva, Vladimir Vodeneev, Vladimir Sukhov. Variation potential propagation decreases heat-related damage of pea photosystem I by 2 different pathways. Plant signal & Behavior [en ligne]. 2016, vol. 11, n°3, pp.134-145. [Consulté le 23 Mai 2021]. Disponible sur : <https://www.tandfonline.com/doi/full/10.1080/15592324.2016.1145334>
- [56] Alexander G.Volkov, Eunice K.Nyasani, ClaytonTuckett, Avery L.Blockmon, JadaReedus, Maya I.Volkova. Cyclic voltammetry of apple fruits: Memristors in vivo. Bioelectrochemistry [en ligne]. 2016, vol. 112, n° 5, pp. 9-15. [Consulté le 27 Mai 2021]. Disponible sur : <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S1567539416300858>

[57] Alexander G Volkov, Eunice K Nyasani, Clayton Tuckett, Esther A Greeman, Vladislav S Markin. Electrophysiology of pumpkin seeds: Memristors in vivo. *Plants signaling & Behavior* [en ligne]. 2016, 11, 115-124. [Consulté le 1 Juin 2021]. Disponible sur : <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/26926652/>

[58] Vic Norris, Camille Ripoll, Michel Thellier. The theater management model of plant memory. *Plant signalling and behaviour* [en ligne]. 2014, 10, 157-164. [Consulté le 5 Juin 2021]. Disponible sur : <https://www.tandfonline.com/doi/full/10.4161/15592324.2014.976157>

[59] Alexander G Volkov 1, Lawrence O'Neal, Maia I Volkova, Vladislav S Markin. Morphing structures and signal transduction in *Mimosa pudica* L. induced by localized thermal stress. *Journal of Plant Physiology* [en ligne]. 2013, 170, 1317-1327. Consulté le : [08 Juin 2021]. Disponible sur : <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/23747058/>

[60] Biologie et multimédia. Morphologie de la feuille de Sensitive [en ligne]. [Consulté le 7 juin 2021]. Disponible sur : <http://www.snv.jussieu.fr/bmedia/sensitive/sens3.html>