

4. Discussion

Au cours de cette étude, d'authentiques PA ont été générés, chez trois accessions (Col Genève, Ws Genève et Ws Montpellier) et trois mutants (Glabra-DM (Col Missouri), AKT2-KO et AKT2-DM (Ws Montpellier) d'*A. thaliana*, par un toucher, de la face adaxiale, distant de ~38 mm du centre de la rosette (cf. § 4.1.). Dans cette partie, la répartition horaire diurne a été analysée. La période réfractaire des PA élicités, chez l'accession Col Genève, a été déterminée par double stimulation mécanique (cf. § 4.2.). Des PA, induits par un toucher distant de ~59 mm du centre de la rosette et par un toucher de la face abaxiale, ont été mesurés (cf. § 4.3.). Une comparaison des systèmes intra-plante et inter-plantes a été effectuée par l'étude des modes d'élicitation des PA et de leurs caractéristiques (cf. § 4.4.).

4.1. Potentiels d'action générés par un toucher de la face adaxiale

Le Tableau 22 résume les similitudes et les différences des PA induits, de façon reproductible, chez trois accessions (Col Genève, Ws Genève et Ws Montpellier) et trois mutants (Glabra-DM (Col Missouri), AKT2-KO et AKT2-DM (Ws Montpellier)) d'*A. thaliana*, par un toucher distant de ~38 mm du centre de la rosette. Les PA se propageaient de la zone de toucher foliaire à e1 (jonction limbe-pétiole) et étaient parfois transmis à e2, voire à la base du pétiole.

Tableau 22. Réponses bioélectriques (PA) des accessions et des mutants d'*A. thaliana* en fonction de leurs caractéristiques. Feuille : e1 ; pétiole : e2.

Caractéristique	Réponses bioélectriques (PA) des accessions et des mutants d' <i>Arabidopsis thaliana</i>
Sensibilité/excitabilité au toucher (% de feuilles ayant généré un ou plusieurs PA)	(Glabra-DM ≈ Col GE) ≈ (AKT2-DM > (Ws MPL ≈ AKT2-KO)) > Ws GE
Transmissibilité (% de feuilles ayant transmis un ou plusieurs PA)	Glabra-DM ≈ AKT2-DM ≈ Col GE ≈ AKT2-KO ≈ (Ws GE ≈ Ws MPL)
Amplitude e1 des PA	(Glabra-DM > Col GE) ≈ (AKT2-DM ≈ AKT2-KO) ≈ (Ws GE ≈ Ws MPL)
Amplitude e2 des PA	(Glabra-DM ≈ Col GE) ≈ (Ws MPL ≈ Ws GE) ≈ (AKT2-KO ≈ AKT2-DM)
Durée e1 des PA	(AKT2-KO ≈ AKT2-DM ≈ Ws MPL) ≈ Glabra-DM ≈ (Ws GE ≈ Col GE)
Durée e2 des PA	(Ws MPL ≈ AKT2-KO ≈ AKT2-DM) ≈ Ws GE ≈ (Glabra-DM ≈ Col GE)
Vitesse de propagation (e1 → e2) des PA	(Glabra-DM ≈ Col GE) ≈ Ws GE > (AKT2-DM ≈ AKT2-KO ≈ Ws MPL)

La mesure des modes d'élicitation des PA et de leurs caractéristiques (cf. Tableaux 2 et 4 ; Figures 36-40) montre clairement qu'il existe des similitudes et des différences parmi les accessions et les mutants d'*A. thaliana*. Glabra-DM était le plus excitable (90%), celui dont la transmissibilité (95%), les amplitudes e1 et e2 (-35.5 ± 17.3 mV et -53.6 ± 28.4 mV), ainsi

que la vitesse de propagation d'e1 à e2 ($1.50 \pm 0.58 \text{ mm}\cdot\text{s}^{-1}$) des PA étaient les plus élevées. Chez *Glabra-DM*, la sensibilité/excitabilité accrue au toucher n'est probablement pas due au fait que les feuilles d'*A. thaliana* soient quasiment glabres, mais plutôt à l'influence d'autres facteurs génétiques, ainsi qu'aux lieux et conditions de culture. De même dans la globalité de sa réponse, l'accession *Ws Genève* était la moins excitable (35%). Ceci est en accord avec les résultats de Favre et Degli Agosti (2007), et Favre et al. (2011). Comparativement à *Ws Montpellier*, *AKT2-KO* et *AKT2-DM* étaient plus ou moins excitables (63% vs. 59% vs. 78%), mais avaient des capacités de transmissibilité (47% vs. 73% vs. 88%) et d'hyperpolarisation (20% vs. 39% vs. 46%) des PA plus élevées.

D'après les résultats présentés dans le Tableau 22, quatre séquences, correspondant à la sensibilité d'*A. thaliana* au toucher, peuvent être définies en fonction du thème expérimental :

- Col Genève \approx *Glabra-DM* (Col Missouri) (1)
- Col Genève > *Ws Genève* (2)
- Ws Montpellier* > *Ws Genève* (3)
- AKT2-DM* (*Ws MPL*) > (*Ws Montpellier* \approx *AKT2-KO* (*Ws MPL*)) (4)

La présence (Col Genève) ou la quasi-absence de trichomes foliaires (*Glabra-DM*) n'influe pas l'excitabilité d'*A. thaliana* (séquence 1 ; 86% vs. 90%). Les trichomes foliaires ne favorisent donc pas la sensibilité, suite à un toucher. Les récepteurs primaires ne sont vraisemblablement pas les trichomes foliaires.

L'accession Col Genève est beaucoup plus excitable mécaniquement que *Ws Genève* (séquence 2 ; 86% vs. 35%). Ceci est probablement dû à des facteurs génétiques. De ce fait, *Ws Genève* est moins sensible à un stimulus, qu'il soit de nature mécanique ou électrique (Favre et Degli Agosti 2007), que ne l'est Col Genève.

L'accession *Ws Montpellier* est plus excitable mécaniquement que *Ws Genève* (séquence 3 ; 63% vs. 35%). Ceci est probablement dû à des facteurs génétiques, mais aussi, dans une moindre mesure, aux lieux et conditions de culture.

AKT2-DM est plus excitable mécaniquement que *Ws Montpellier* et *AKT2-KO* (séquence 4 ; 78% vs. 63% vs. 59%). Cela pourrait être lié à sa construction (mutagenèse dirigée sur les

deux sites (S210 et S329) de phosphorylation par la protéine kinase A) et à l'utilisation du 2ème mode d'ouverture (efflux d'ions K⁺) du canal AKT2, qui favoriserait la sensibilité d'*A. thaliana* au toucher. Le gène *AKT2* pourrait être impliqué dans la caractéristique de l'excitabilité, car Ws Montpellier est intermédiaire entre AKT2-DM et AKT2-KO. En accord avec Gajdanowicz et al. (2011), AKT2-DM se comporterait comme un « supertransformant » (transformation du mutant AKT2 avec AKT2-DM), puisque l'effet AKT2 a été amplifié. Cela produirait par rapport à Ws Montpellier, l'effet inverse du « knock-out » du gène *AKT2*.

La séquence (4) semble probable, car elle est en accord avec d'autres études :

- Herde et al. (1999) ont observé que l'acide abscissique (ABA) jouerait un rôle dans la génération de signaux électriques (PA et PV) ;
- Chérel et al. (2002) ont constaté que la protéine phosphatase 2C (AtPP2CA), régulateur négatif de la voie ABA dépendante, déphosphorylerait la protéine AKT2 ;
- Michard (2002) a remarqué que l'ABA entraînerait une augmentation de l'efflux d'ions K⁺ et favoriserait l'utilisation du 2ème mode d'ouverture du canal AKT2. Dans le cadre du modèle proposé, l'ABA induirait la phosphorylation du canal AKT2.

En accord avec la séquence (4), la chaîne logique est la suivante :

ABA → phosphorylation du canal AKT2 → sensibilité/excitabilité d'*A. thaliana*

Les caractéristiques (amplitudes, durées de dépolarisation (e1 et e2) et vitesse de propagation d'e1 à e2) des PA, observées chez *A. thaliana*, sont en accord avec les résultats de Spalding (2000), Favre et al. (2001), Król et al. (2004), Favre et Degli Agosti (2007), et Favre et al. (2011). L'amplitude des PA est comprise entre ~-2 et ~-107 mV. La durée des PA varie de ~6 à ~38 s. La vitesse de propagation des PA oscille entre ~0.20 et ~4.17 mm·s⁻¹ et coïncide avec les résultats présentés dans le Tableau 23.

Tableau 23. Vitesse de propagation des PA, chez quelques végétaux, générés mécaniquement ou électriquement.

Végétal	Vitesse de propagation (mm·s ⁻¹)	Référence
<i>Arabidopsis thaliana</i> (Col)	1.48 ± 0.61	Cette étude
<i>Arabidopsis thaliana</i> (Col)	1.15 ± 0.26	Favre et Degli Agosti (2007)
<i>Arabidopsis thaliana</i> (Ws)	1.25 ± 0.32	Cette étude
<i>Arabidopsis thaliana</i> (Ws)	0.76 ± 0.17	Favre et Degli Agosti (2007)
<i>Helianthus annuus</i>	~1.40	Zawadzki et al. (1991)
<i>Conocephalum conicum</i>	0.90 ± 0.30	Zawadzki et Trębacz (1985)
<i>Lupinus angustifolius</i>	~1.00	Paszewski et Zawadzki (1976)

Chez les végétaux mentionnés dans le Tableau 23, la vitesse de propagation est relativement lente comparée à celle mesurée chez *M. pudica* (3-50 mm·s⁻¹ ; Sibaoka 1969), *Luffa cylindrica* (179-213 mm·s⁻¹ ; Shiina et Tazawa 1986), *Z. mays* (30-50 mm·s⁻¹ ; Fromm et Bauer 1994) et *C. corallina* (10-40 mm·s⁻¹ ; Johnson et al. 2002).

En l'absence de variation des facteurs environnementaux, les modes d'élicitation des PA et leurs caractéristiques (cf. Tableaux 7-8 ; Figures 41-44) semblent dépendre de facteurs génétiques (par exemple : horloge circadienne) propres aux accessions et aux mutants d'*A. thaliana*. Les intervalles de temps 13h-16h et 16h-19h sont ceux pour lesquels les feuilles sont les plus excitables et dont la transmissibilité des PA est la plus élevée (cf. Tableau 7 ; Figure 41). Dans l'intervalle 10h-13h, les pourcentages des modes d'élicitation sont faibles, voire nuls. Cela pourrait s'expliquer en partie par la régulation de la sensibilité de certains gènes liés à l'horloge circadienne. Nous confirmons, avec cette nouvelle méthode de stimulation (toucher), l'existence d'une variabilité génétique parmi les accessions et mutants Col et Ws.

Le Tableau 24 résume les pourcentages des modes d'élicitation (excitabilité e1 et transmissibilité e2) des PA en fonction de l'accession d'*A. thaliana* et de la méthode de stimulation mécanique vs. électrique (Favre et Degli Agosti 2007).

Tableau 24. Pourcentages de l'excitabilité feuille (e1) et de la transmissibilité pétiole (e2) en fonction de l'accession d'*A. thaliana* et de la méthode de stimulation mécanique vs. électrique.

Accession	Feuilles		Excitabilité e1 (%)		Transmissibilité e2 (%)	
	Mécanique	Électrique	Mécanique	Électrique	Mécanique	Électrique
Col Genève	114	160	86	91	83	83
Ws Genève	102	24	35	45	64	76

Dû au fait qu'une stimulation mécanique (toucher) est moins invasive pour la plante qu'une stimulation électrique (impulsion), les pourcentages de l'excitabilité e1 chez les accessions Col Genève (86% vs. 91%) et Ws Genève (35% vs. 45%) sont légèrement plus faibles, après un toucher. Cela signifie que le caractère invasif d'un stimulus électrique n'empêche pas la plante de transmettre, de cellule à cellule, un signal électrique. Quant aux pourcentages de la transmissibilité chez Col Genève (83%), ils sont égaux pour ces deux méthodes de stimulation. Par contre, ceux de la transmissibilité chez Ws Genève (64% vs. 76%) varient en fonction de la méthode. Concernant la stimulation électrique, cela pourrait s'expliquer en partie par un nombre inférieur de feuilles Ws Genève (24) mesurées par rapport au nombre de

feuilles Col Genève (160) étudiées. Probablement dû à des facteurs génétiques, Ws est une accession moins excitable que Col, et ce, quelle que soit la provenance des graines.

Le Tableau 25 résume les caractéristiques (amplitudes, durées de dépolarisation (e1 et e2) et vitesse de propagation d'e1 à e2) des PA en fonction de l'accession d'*A. thaliana* et de la méthode de stimulation mécanique vs. électrique (Favre et Degli Agosti 2007).

Tableau 25. Moyennes et écart-types des amplitudes feuille (e1) et pétiole (e2), des durées e1 et e2, ainsi que ceux de la vitesse de propagation (e1 → e2) des PA en fonction de l'accession d'*A. thaliana* et de la méthode de stimulation mécanique vs. électrique.

Accession	Amplitude e1 (mV)		Amplitude e2 (mV)		Durée e1 (s)		Durée e2 (s)		Vitesse de propagation (mm·s ⁻¹)	
	Méc.	Élec.	Méc.	Élec.	Méc.	Élec.	Méc.	Élec.	Méc.	Élec.
Col Genève	-28.6 ± 15.0	-37.1	-51.4 ± 25.6	-63.3	13.1 ± 2.9	14.0	15.7 ± 4.6	15.3	1.48 ± 0.61	1.15 ± 0.26
Ws Genève	-22.3 ± 14.0	-23.5 ± 5.4	-49.4 ± 16.1	-35.2 ± 19.9	14.6 ± 5.0	17.9 ± 5.4	19.8 ± 4.7	23.6 ± 5.4	1.25 ± 0.32	0.76 ± 0.17

Les caractéristiques des PA présentées confirment le fait que l'accession Col Genève est plus sensible que Ws Genève. Par stimulation mécanique, les amplitudes e1 et e2 des PA mesurés chez Col Genève (-28.6 ± 15.0 mV et -51.4 ± 25.6 mV) sont légèrement plus élevées que celles étudiées chez Ws Genève (-22.3 ± 14.0 mV et -49.4 ± 16.1 mV). Par stimulation électrique, les amplitudes e1 et e2 des PA mesurés chez Col Genève (-37.1 mV et -63.3 mV) sont plus élevées que celles étudiées chez Ws Genève (-23.5 ± 5.4 mV et -35.2 ± 19.9 mV), surtout au niveau d'e2. Par stimulation mécanique, les durées e1 et e2 des PA mesurés chez Col Genève (13.1 ± 2.9 s et 15.7 ± 4.6 s) sont plus faibles que celles étudiées chez Ws Genève (14.6 ± 5.0 s et 19.8 ± 4.7 s), surtout au niveau d'e2. Par stimulation électrique, les durées e1 et e2 des PA mesurés chez Col Genève (14.0 s et 15.3 s) sont plus faibles que celles étudiées chez Ws Genève (17.9 ± 5.4 s et 23.6 ± 5.4 s), surtout au niveau d'e2. Cela confirme le fait que la vitesse de propagation (e1 → e2) des PA mesurés chez Col Genève est plus élevée que celle étudiée chez Ws Genève, suite à une stimulation mécanique (1.48 ± 0.61 mm·s⁻¹ vs. 1.25 ± 0.32 mm·s⁻¹) ou à une stimulation électrique (1.15 ± 0.26 mm·s⁻¹ vs. 0.76 ± 0.17 mm·s⁻¹). Chez 114 feuilles d'*A. thaliana* (Col Genève) mesurées par stimulation mécanique, la vitesse maximale de propagation des PA atteint 4.04 mm·s⁻¹, alors que chez 160 feuilles étudiées par stimulation électrique, elle n'est que de 1.90 mm·s⁻¹.

4.2. Période réfractaire des potentiels d'action générés par double stimulation mécanique

La période réfractaire (PR) des PA a été déterminée, chez 88 feuilles d'*A. thaliana* (Col Genève), en fonction de l'intervalle de temps entre deux touchers (cf. Figures 45-46). La PR absolue (PRA) était de 5 min. Avant cet intervalle de temps, il n'a pas été possible, quelle que soit l'intensité du stimulus, de générer un autre PA. La PR relative (PRR) a été mesurée lorsque les rapports n_2/n_1 des modes d'élicitation des PA et ceux de leurs caractéristiques étaient rétablis à 80% de leur valeur initiale. Elle était comprise entre 40 et 140 min. Pour garantir la non-interférence entre deux touchers (rétablissement à 100% des rapports n_2/n_1 initiaux), il a été nécessaire d'attendre un intervalle de temps ≥ 180 min. Les PRA et les PRR observées sont en accord avec les résultats présentés dans le Tableau 26.

Tableau 26. Périodes réfractaires absolue et relative des PA, chez quelques végétaux, générés par double stimulation mécanique ou électrique.

Végétal	Périodes réfractaires absolue/relative (min)	Référence
<i>Arabidopsis thaliana</i> (Col)	5/40-140	Cette étude
<i>Arabidopsis thaliana</i> (Col)	20/80-100	Favre et Degli Agosti (2007)
<i>Helianthus annuus</i>	10/20-300	Zawadzki et al. (1991)
<i>Lupinus angustifolius</i>	12/12-90	Paszewski et Zawadzki (1974)

Les PRA et les PRR sont plus moins proches en comparaison des mesures effectuées chez *C. conicum* (1.5/3.5 min ; Dziubińska et al. 1983), *L. cylindrica* (2/2-5 min ; Shiina et Tazawa 1986) et *C. corallina* (0.033-0.17/0.18-1.5 min ; Johnson et al. 2002).

4.3. Potentiels d'action générés en fonction de la zone de toucher foliaire

Le toucher de différentes zones (cf. Figures 31 et 47-48) a permis d'éliciter, de façon reproductible, des PA chez *A. thaliana* (Col Genève). La distance et la face de stimulation ne semblent pas jouer un rôle déterminant dans les modes d'élicitation des PA et leurs caractéristiques. Un toucher exercé à plus ou moins grande distance (~59 mm ou ~38 mm) du centre de la rosette d'*A. thaliana* a permis d'induire des PA. Il en est de même lorsque le toucher était effectué sur la face adaxiale (cf. Figures 31 et 47) ou abaxiale (cf. Figure 48). Toutefois, dans ce dernier cas, il a été plus complexe de générer des PA, car chez 20 feuilles mesurées, 13 ont élicité un PA (dont 9 l'ont transmis d'e1 à e2). Cela peut s'expliquer en partie par la difficulté de réaliser un toucher de la face abaxiale et le déplacement possible des électrodes de mesure (e1 et e2) de leur position initiale.

4.4. Diversité des systèmes inter-plantes et intra-plante

Lors d'expériences (cf. Figures 31, 47-49, 54, 59 et 63) réalisées chez *A. thaliana* (Col Genève et Ws Genève), des PA (cf. Figures 32-35, 50-51, 55-56, 60 et 64) ont été générés mécaniquement, de façon reproductible, chez des feuilles choisies de différentes plantes (système inter-plantes), d'une part et d'autre part, chez différentes feuilles choisies d'une même plante (système intra-plante). Dans ce dernier cas, cela a permis d'observer qu'il n'y a pas propagation interfoliaire des PA (cf. Figures 50, 55 et 60) et que le signal électrique ne serait transmis de la zone de toucher foliaire (T ; cf. Figures 49 et 59) jusqu'à un certain point, la base du pétiole. Néanmoins, en fonction de la nature et de l'intensité du stimulus, la possibilité d'une propagation interfoliaire des PA n'est pas exclue. Les modes d'élicitation des PA et leurs caractéristiques (cf. Tableau 19) variaient en fonction de l'accession étudiée et du type d'expérience effectuée (inter-plantes ou intra-plante). Une expérience intra-plante favorisait des valeurs de l'amplitude e_1 et de la durée e_1 plus élevées que celles d'une expérience inter-plantes. Cette différence ne trouve pas d'explication et prouve, selon l'accession et le type d'expérience utilisés, l'existence d'une hétérogénéité des résultats dépendant de facteurs génétiques.

5. Perspectives

Chez les végétaux, la compréhension des modes d'élicitation (excitabilité et transmissibilité) des PA n'est actuellement pas clairement définie, car la sensibilité/excitabilité varie en fonction de l'espèce et de l'accession/mutant étudiés. En effet, la sensibilité d'*A. thaliana* au toucher est plus (90% chez Glabra-DM) ou moins (35% chez l'accession Ws Genève) mesurée de façon reproductible. Chez les végétaux, les PA se propageraient grâce à l'existence de circuits électriques locaux (Dziubińska 2003). Cependant, pour des raisons génétiques non identifiées, certaines espèces de plantes ne sont pas excitables et ne possèdent pas la capacité de générer des PA.

Choisir *A. thaliana* pour réaliser cette étude comporte plusieurs avantages. Les plus importants sont que cette espèce végétale a été considérée comme un organisme modèle en génétique (Laibach 1943) et que, plus tard, son génome a été le premier entièrement séquencé (The *Arabidopsis* Genome Initiative 2000). Le projet « The 1001 Genomes Project », lancé en 2008, présente un intérêt majeur, car il va permettre à son terme le séquençage du génome de 1'001 accessions d'*A. thaliana* isolées à travers le monde, afin d'en décrypter la variabilité génétique (Weigel et Mott 2009).

Le 22ème colloque des canaux ioniques qui se tiendra à la presqu'île de Giens (France), du 25 au 28 septembre 2011, permettra de faire un état des lieux des connaissances actuelles dans les différents domaines de la transmission membranaire des signaux. Cette année, Cuin et al. (2011) apporteront leur contribution par la présentation d'un poster concernant l'identification et la caractérisation des canaux ioniques impliqués dans la signalisation électrique chez *A. thaliana* (cf. § 7.6.).

6. Références bibliographiques

- Ache P, Becker D, Deeken R, Dreyer I, Weber H, Fromm J, Hedrich R (2001) VFK1, a *Vicia faba* K⁺ channel involved in phloem unloading. *Plant J* 27: 571-580
- Ashida J (1934) Studies on the leaf movement of *Aldrovanda vesiculosa* L. I. Process and mechanism of the movement. *Mem Coll Sci Univ Kyoto, Ser B* 9: 141-244
- Ashida J (1935) Studies on the leaf movement of *Aldrovanda vesiculosa* L. II. Effects of mechanical, electrical, thermal, osmotic and chemical influences. *Mem Coll Sci Univ Kyoto, Ser B* 11: 55-113
- Auger D (1939) L'activité protoplasmique des cellules végétales. Hermann & Cie, Paris
- Babourina O, Newman I, Shabala S (2002) Blue light-induced kinetics of H⁺ and Ca²⁺ fluxes in etiolated wild-type and phototropin-mutant *Arabidopsis* seedlings. *Proc Natl Acad Sci USA* 99: 2433-2438
- Barkla BJ, Pantoja O (1996) Physiology of ion transport across the tonoplast of higher plants. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 47: 159-184
- Beilby MJ (2007) Action potentials in charophytes. *Int Rev Cytol* 257: 43-82
- Bennett MD, Leitch IJ, Price HJ, Johnston JS (2003) Comparisons with *Caenorhabditis* (~100 Mb) and *Drosophila* (~175 Mb) using flow cytometry show genome size in *Arabidopsis* to be ~157 Mb and thus ~25% larger than The *Arabidopsis* Genome Initiative estimate of ~125 MB. *Ann Bot* 91: 547-557
- Benolken RM, Jacobson SL (1970) Response properties of a sensory hair excised from Venus's flytrap. *J Gen Physiol* 56: 64-82
- Benzer S (1971) From the gene to behavior. *J Am Med Assoc* 218: 1015-1022
- Bertholon P (1783) De l'électricité des végétaux. PF Didot Jeune, Paris
- Bertl A, Anderson JA, Slayman CL, Sentenac H, Gaber RF (1994) Inward and outward rectifying potassium currents in *Saccharomyces cerevisiae* mediated by endogenous and heterologously expressed ion channels. *Folia Microbiol* 39: 507-509
- Biedermann W (1895) Elektrophysiologie. Fischer, Jena
- Blamey M, Grey-Wilson C (1989) The illustrated flora of Britain and Northern Europe. Hodder & Stoughton, London
- Bockenbauer D, Zilberberg N, Goldstein SA (2001) KCNK2: reversible conversion of a hippocampal potassium leak into a voltage-dependent channel. *Nat Neurosci* 4: 486-491
- Bose JC (1906) Plant response as a means of physiological investigation. Longmans, Green and Co., London

- Bose JC (1926) The nervous mechanism of plants. Longmans, Green and Co., London
- Braun A (1873) Über ein gefülltes und durchwachsendes Exemplar von *Arabis thaliana*. Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin, p. 75
- Brown WH (1916) The mechanism of movement and duration of the effect of stimulation in leaves of *Dionaea*. Am J Bot 3: 68-90
- Burdon-Sanderson J (1873) Note on the electrical phenomena which accompany stimulation of the leaf of *Dionaea muscipula*. Proc R Soc 21: 495-496
- Burdon-Sanderson J (1899) On the relation of motion in animals and plants to the electrical phenomena which are associated with it. Proc R Soc 65: 37-64
- Chérel I, Michard E, Platet N, Mouline K, Alcon C, Sentenac H, Thibaud JB (2002) Physical and functional interaction of the *Arabidopsis* K⁺ channel AKT2 and phosphatase AtPP2CA. Plant Cell 14: 1133-1146
- Coelho SM, Peters AF, Charrier B, Roze D, Destombe C, Valero M, Cock JM (2007) Complex life cycles of multicellular eukaryotes: new approaches based on the use of model organisms. Gene 406: 152-170
- Cuin TA, Michard E, Thouroude G, Degli Agosti R, Trębacz K, Thibaud JB (2011) Deciphering the ion channels underlying electrical signaling in plants. The 22nd ion channel meeting. September 25-28, 2011. Presqu'île de Giens, France
- Cuin TA, Shabala S (2006) Potassium homeostasis in salinized plant tissues. In: Volkov AG (ed) Plant electrophysiology: theory and methods. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New York, pp. 287-317
- Darwin C (1875) Insectivorous plants. Murray, London
- Darwin C (1896) The power of movements in plants. D. Appleton and Co., New York
- Davies E (1987) Action potentials as multifunctional signals in plants: a unifying hypothesis to explain apparently disparate wound responses. Plant Cell Environ 10: 623-631
- Davies E (2004) New functions for electrical signals in plants. New Phytol 161: 607-610
- Davies E (2006) Electrical signals in plants: facts and hypotheses. In: Volkov AG (ed) Plant electrophysiology: theory and methods. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New York, pp. 407-422
- Davies E, Zawadzki T, Witters D (1991) Electrical activity and signal transmission in plants: how do plants know? In: Penel C, Greppin H (eds) Plant signalling, plasma membrane, and change of state. University of Geneva, Geneva, pp. 139-177
- Deeken R, Geiger D, Fromm J, Koroleva O, Ache P, Langenfeld-Heyser R, Sauer N, May ST, Hedrich R (2002) Loss of the AKT2/3 potassium channel affects sugar loading into the phloem of *Arabidopsis*. Planta 216: 334-344

- Deeken R, Sanders C, Ache P, Hedrich R (2000) Developmental and light-dependent regulation of a phloem-localised K⁺ channel of *Arabidopsis thaliana*. *Plant J* 23: 285-290
- Demidchik V, Bowen HC, Maathuis FJM, Shabala SN, Tester MA, White PJ, Davies JM (2002) *Arabidopsis thaliana* root non-selective cation channels mediate calcium uptake and are involved in growth. *Plant J* 32: 799-808
- Demidchik V, Shabala SN, Coutts KB, Tester MA, Davies JM (2003) Free oxygen radicals regulate plasma membrane Ca²⁺- and K⁺-permeable channels in plant root cells. *J Cell Sci* 116: 81-88
- Dennison KL, Robertson WR, Lewis BD, Hirsch RE, Sussman MR, Spalding EP (2001) Functions of AKT1 and AKT2 potassium channels determined by studies of single and double mutants of *Arabidopsis*. *Plant Physiol* 127: 1012-1019
- Di Palma JR, Mohl R, Best W Jr (1961) Action potential and contraction of *Dionaea muscipula* (Venus flytrap). *Science* 133: 878-879
- Dreyer I, Michard E, Lacombe B, Thibaud JB (2001) A plant Shaker-like K⁺ channel switches between two distinct gating modes resulting in either inward-rectifying or 'leak' current. *FEBS Lett* 505: 233-239
- Dziubińska H (2003) Ways of signal transmission and physiological role of electrical potentials in plants. *Acta Soc Bot Pol* 72: 309-318
- Dziubińska H, Paszewski A, Trębacz K, Zawadzki T (1983) Electrical activity of the liverwort *Conocephalum conicum*: the all-or-nothing law, strength-duration relation, refractory periods and intracellular potentials. *Physiol Plant* 57: 279-284
- Dziubińska H, Trębacz K, Zawadzki T (2001) Transmission route for action potentials and variation potentials in *Helianthus annuus* L. *J Plant Physiol* 158: 1167-1172
- Ehrhardt DW, Atkinson EM, Long SR (1992) Depolarization of alfalfa root hair membrane potential by *Rhizobium meliloti* Nod factors. *Science* 256: 998-1000
- Epstein E, Rains DW, Elzam OE (1963) Resolution of dual mechanism of potassium absorption by barley roots. *Proc Natl Acad Sci USA* 49: 684-692
- Eschrich W, Fromm J, Evert RF (1988) Transmission of electric signals in sieve tubes of zucchini plants. *Bot Acta* 101: 327-331
- Favre P (2004) Potentiels d'action et bioélectrogenèses induits chez *Arabidopsis thaliana* L. et d'autres plantes : signaux bioélectriques chez les végétaux. Thèse de doctorat n°3547 encadrée par Penel C, Greppin H, Degli Agosti R. Université de Genève, pp. 23-24 ; 29 ; 73-88 ; 129-131 ; 136 ; 201-205
- Favre P, Degli Agosti R (2007) Voltage-dependent action potentials in *Arabidopsis thaliana*. *Physiol Plant* 131: 263-272

- Favre P, Greppin H, Degli Agosti R (2001) Repetitive action potentials induced in *Arabidopsis thaliana* leaves by wounding and potassium chloride application. *Plant Physiol Biochem* 39: 961-969
- Favre P, Greppin H, Degli Agosti R (2011) Accession-dependent action potentials in *Arabidopsis*. *J Plant Physiol* 168: 653-660
- Favre P, Zawadzki T, Dziubińska A, Trębacz K, Greppin H, Degli Agosti R (1999) Repetitive action potentials induced in the liverwort *Conocephalum conicum*. *Arch Sci Genève* 52: 187-198
- Feenstra WJ (1978) Contiguity of linkage groups I and IV as revealed by linkage relationship of two newly isolated markers *dis-1* and *dis-2*. *Arab Inf Serv* 15: 35-38
- Findlay GP (1961) Voltage-clamp experiments with *Nitella*. *Nature* 191: 812-814
- Fisahn J, Herde O, Willmitzer L, Peña-Cortés H (2004) Analysis of the transient increase in cytosolic Ca^{2+} during the action potential of higher plants with high temporal resolution: requirement of Ca^{2+} transients for induction of jasmonic acid biosynthesis and *PINII* gene expression. *Plant Cell Physiol* 45: 456-459
- Fromm J, Bauer T (1994) Action potentials in maize sieve tubes change phloem translocation. *J Exp Bot* 45: 463-469
- Fromm J, Eschrich W (1988) Transport processes in stimulated and non-stimulated leaves of *Mimosa pudica*. I. The movement of ^{14}C -labelled photoassimilates. *Trees* 2: 7-17
- Fromm J, Hajirezaei M, Wilke I (1995) The biochemical response of electrical signaling in the reproductive system of *Hibiscus* plants. *Plant Physiol* 109: 375-384
- Fromm J, Spanswick R (1993) Characteristics of action potentials in willow (*Salix viminalis* L.). *J Exp Bot* 44: 1119-1125
- Gajdanowicz P, Michard E, Sandmann M, Rocha M, Corrêa LG, Ramírez-Aguilar SJ, Gomez-Porrás JL, González W, Thibaud JB, van Dongen JT, Dreyer I (2011) Potassium (K⁺) gradients serve as a mobile energy source in plant vascular tissues. *Proc Natl Acad Sci USA* 108: 864-869
- Galvani L (1791) *De viribus electricitatis in motu musculari commentarius*. Bononiae, Ex Typographia Instituti Scientiarum
- Gaymard F, Pilot G, Lacombe B, Bouchez D, Bruneau D, Boucherez J, Michaux-Ferrière N, Thibaud JB, Sentenac H (1998) Identification and disruption of a plant Shaker-like outward channel involved in K⁺ release into the xylem sap. *Cell* 94: 647-655
- Gradmann D (2001) Models for oscillations in plants. *Aust J Plant Physiol* 28: 577-590
- Gradmann D, Mummert H (1980) Plant action potentials. In: Spanswick RM, Lucas WJ, Dainty J (eds) *Plant membrane transport: current conceptual issues*. Elsevier/North-Holland Biomedical Press, Amsterdam, pp. 333-344

- Haberlandt G (1890) Das reizleitende Gewebesystem der Sinnerpflanze: eine anatomisch-physiologische Untersuchung. Engelmann, Leipzig
- Haughn GW, Somerville CR (1988) Genetic control of morphogenesis in *Arabidopsis*. *Dev Genet* 9: 73-89
- Hayama T, Shimmen T, Tazawa M (1979) Participation of Ca^{2+} in cessation of cytoplasmic streaming induced by membrane excitation in *Characeae* internodal cells. *Protoplasma* 99: 305-321
- Hedrich R, Schroeder JI (1989) The physiology of ion channels and electrogenic pumps in higher plants. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 40: 539-569
- Herde O, Atzorn R, Fisahn J, Wasternack C, Willmitzer L, Peña-Cortés H (1996) Localized wounding by heat initiates the accumulation of proteinase inhibitor II in abscisic acid-deficient plants by triggering jasmonic acid biosynthesis. *Plant Physiol* 112: 853-860
- Herde O, Peña-Cortés H, Wasternack C, Willmitzer L, Fisahn J (1999) Electric signaling and *Pin2* gene expression on different abiotic stimuli depend on a distinct threshold level of endogenous abscisic acid in several abscisic acid-deficient tomato mutants. *Plant Physiol* 119: 213-218
- Hirsch RE, Lewis BD, Spalding EP, Sussman MR (1998) A role for the AKT1 potassium channel in plant nutrition. *Science* 280: 918-921
- Hodgkin AL, Huxley AF (1952) A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve. *J Physiol* 117: 500-544
- Hodick D, Sievers A (1988) The action potential of *Dionaea muscipula* Ellis. *Planta* 174: 8-18
- Hope AB (1961) Ionic relation of cells of *Chara australis*. V. The action potential. *Aust J Biol Sci* 15: 69-82
- Hope AB, Walker NA (1975) The physiology of giant algal cells. Cambridge University Press, Cambridge
- Hosy E, Vavasseur A, Mouline K, Dreyer I, Gaymard F, Porée F, Boucherez J, Lebaudy A, Bouchez D, Véry AA, Simonneau T, Thibaud JB, Sentenac H (2003) The *Arabidopsis* outward K^+ channel GORK is involved in regulation of stomatal movements and plant transpiration. *Proc Natl Acad Sci USA* 100: 5549-5554
- Houwink AL (1935) The conduction of excitation in *Mimosa pudica*. *Rec Trav Bot Neerl* 32: 51-91
- Hülkamp M, Miséra S, Jürgens G (1994) Genetic dissection of trichome cell development in *Arabidopsis*. *Cell* 76: 555-566

- Hush JM, Newman IA, Overall RL (1992) Utilization of the vibrating probe and ion-selective microelectrode techniques to investigate electrophysiological responses to wounding in pea roots. *J Exp Bot* 43: 1251-1257
- Ivashikina N, Becker D, Ache P, Meyerhoff O, Felle HH, Hedrich R (2001) K⁺ channel profile and electrical properties of *Arabidopsis* root hairs. *FEBS Lett* 508: 463-469
- Jacobson SL (1965) Receptor response in the Venus's flytrap. *J Gen Physiol* 49: 117-129
- Johnson BR, Wyttenbach RA, Wayne R, Hoy RR (2002) Action potentials in a giant algal cell: a comparative approach to mechanisms and evolution of excitability. *J Undergrad Neurosci Educ* 1: A23-A27
- Kishimoto U (1968) Response of *Chara* internodes to mechanical stimulation. *Annu Rep Biol Works Fac Sci Osaka Univ* 16: 61-66
- Koornneef M, Dellaert SWM, van der Veen JH (1982) EMS- and radiation-induced mutation frequencies at individual loci in *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. *Mutat Res* 93: 109-123
- Król E, Dziubińska H, Trębacz K (2003) Low-temperature induced transmembrane potential changes in the liverwort *Conocephalum conicum*. *Plant Cell Physiol* 44: 527-533
- Król E, Dziubińska H, Trębacz K (2004) Low-temperature induced transmembrane potential changes in mesophyll cells of *Arabidopsis thaliana*, *Helianthus annuus* and *Vicia faba*. *Physiol Plant* 120: 265-270
- Król E, Trębacz K (1999) Calcium-dependent voltage transients evoked by illumination in the liverwort *Conocephalum conicum*. *Plant Cell Physiol* 40: 17-24
- Ksenzhek OS, Volkov AG (1998) *Plant energetics*. Academic Press, San Diego
- Kunkel KAJ (1878) Über elektromotorische Wirkungen an unverletzten lebenden Pflanzenteilen. *Arb Bot Inst Würzburg* 2: 1-17
- Kurkdjian A, Bouteau F, Pennarun AM, Convert M, Cornel D, Rona JP, Bousquet U (2000) Ion currents involved in early Nod factor response in *Medicago sativa* root hairs: a discontinuous single-electrode voltage-clamp study. *Plant J* 22: 9-17
- Lacombe B, Pilot G, Gaymard F, Sentenac H, Thibaud JB (2000a) pH control of the plant outwardly-rectifying potassium channel SKOR. *FEBS Lett* 466: 351-354
- Lacombe B, Pilot G, Michard E, Gaymard F, Sentenac H, Thibaud JB (2000b) A Shaker-like K⁺ channel with weak rectification is expressed in both source and sink phloem tissues of *Arabidopsis*. *Plant Cell* 12: 837-851
- Lagarde D, Basset M, Lepetit M, Conjero G, Gaymard F, Astruc S, Grignon C (1996) Tissue-specific expression of *Arabidopsis AKT1* gene is consistent with a role in K⁺ nutrition. *Plant J* 9: 195-203

- Laibach F (1907) Zur Frage nach der Individualität der Chromosomen im Pflanzenreich. *Beih Bot Centralbl* 22: 191-210
- Laibach F (1943) *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. als Objekt für genetische und entwicklungsphysiologische Untersuchungen. *Bot Arch* 44: 439-455
- Langridge J (1955a) Mutation studies of *Arabidopsis thaliana* grown in aseptic culture. Ph.D. thesis, University of Adelaide, Adelaide
- Langridge J (1955b) Biochemical mutations in the crucifer *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. *Nature* 176: 260-261
- Langridge J (1957) The aseptic culture of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. *Aust J Biol Sci* 10: 243-252
- Langridge J, Griffing B (1959) A study of high temperature lesions in *Arabidopsis thaliana*. *Aust J Biol Sci* 12: 117-135
- Larkin JC, Young N, Prigge M and Marks MD (1996) The control of trichome spacing and number in *Arabidopsis*. *Development* 122: 997-1005
- Lee-Chen S, Steinitz-Sears LM (1967) The location of linkage groups in *Arabidopsis thaliana*. *Can J Genet Cytol* 9: 381-384
- Lehner L (2003) Elektrophysiologische Untersuchungen zur Steuerung der Blütenbildung bei Kurz- und Langtagpflanzen. Dissertation betreut von Wagner E, Institut, Albert-Ludwigs-Universität, Freiburg i. Br., 149 p.
- Lesage F (2003) Pharmacology of neuronal background potassium channels. *Neuropharmacology* 44: 1-7
- Lloyd FE (1942) The carnivorous plants. *Chron Bot*, Waltham, MA
- Lunevsky VZ, Zherelova OM, Vostrikov IY, Berestobsky GN (1983) Excitation of *Characeae* cell membranes as a result of activation of calcium and chloride channels. *J Membr Biol* 72: 43-58
- Lüttge U, Pallaghy CK (1969). Light triggered transient changes of membrane potentials in green cells in relation to photosynthetic electron transport. *Z Pflanzenphysiol* 61: 58-67
- Macri V, Proenza C, Agranovich E, Angoli D, Accili EA (2002) Separable gating mechanisms in a mammalian pacemaker channel. *J Biol Chem* 277: 35939-35946
- Malone M (1994) Wound-induced hydraulic signals and stimulus transmission in *Mimosa pudica* L. *New Phytol* 128: 49-56
- Malone M (1996) Rapid, long-distance signal transmission in higher plants. *Adv Bot Res* 22: 163-228

- Malone M, Alarcon JL, Palumbo L (1994a) A hydraulic interpretation of rapid, long-distance wound signalling in the tomato. *Planta* 193: 181-185
- Malone M, Palumbo L, Boari F, Monteleone M, Jones HG (1994b) The relationship between wound-induced proteinase inhibitors and hydraulic signals in tomato seedlings. *Plant Cell Environ* 17: 81-87
- Mancuso S (1999) Hydraulic and electrical transmission of wound-induced signals in *Vitis vinifera*. *Aust J Plant Physiol* 26: 55-61
- Marks MD (1994) Plant development: the making of a plant hair. *Curr Biol* 4: 621-623
- Marks MD, Esch JJ (1994) Morphology and development of mutant and wild-type trichomes on the leaves of *Arabidopsis thaliana*. In: Bowman J (ed) *Arabidopsis: an atlas of morphology and development*. Springer-Verlag, New York, pp. 56-73
- Marten I, Hoth S, Deeken R, Ache P, Ketchum, KA, Hoshi T, Hedrich R (1999) AKT3, a phloem-localized K⁺ channel, is blocked by protons. *Proc Natl Acad Sci USA* 96: 7581-7586
- Mäser P, Thomine S, Schroeder JI, Ward JM, Hirschi K, Sze H, Talke IN, Amtmann A, Maathuis FJM, Sanders D, Harper JF, Tchieu J, Gribskov M, Persans MW, Salt DE, Kim SA, Guerinot ML (2001) Phylogenetic relationships within cation transporter families of *Arabidopsis*. *Plant Physiol* 126: 1646-1667
- Michard E (2002) Physiologie moléculaire du transport de K⁺ chez *Arabidopsis thaliana*. Étude du canal AKT2, un nouveau type fonctionnel de la famille Shaker. Thèse de doctorat n°2002MON20161 encadrée par Thibaud JB. Université Montpellier 2, 127 p.
- Michard E, Dreyer I, Lacombe B, Sentenac H, Thibaud JB (2005) Inward rectification of the AKT2 channel abolished by voltage-dependent phosphorylation. *Plant J* 44: 783-797
- Moran N, Ehrenstein G, Iwasa K, Bare C, Mischke C (1984) Ion channels in plasmalemma of wheat protoplasts. *Science* 226: 835-838
- Mouline K, Véry AA, Gaymard F, Boucherez J, Pilot G, Devic M, Bouchez D, Thibaud JB, Sentenac H (2002) Pollen tube development and competitive ability are impaired by disruption of a Shaker K⁺ channel in *Arabidopsis*. *Genes Dev* 16: 339-350
- Mummert H, Gradmann D (1991) Action potentials in *Acetabularia*: measurement and simulation of voltage-gated fluxes. *J Membr Biol* 124: 265-273
- Neher E, Sakmann B (1976) Single-channel currents recorded from membrane of denervated frog muscle fibres. *Nature* 260: 799-802
- Newman IA (2001) Ion transport in roots: measurement of fluxes using ion-selective microelectrodes to characterize transporter function. *Plant Cell Environ* 24: 1-14

- Oppenheimer DG, Esch J, Marks MD (1992) Molecular genetics of *Arabidopsis* trichome development. In: Verma DPS (ed) Control of plant gene expression. CRC Press, Inc., Boca Raton, FL, pp. 275-286
- Oppenheimer DG, Herman PL, Sivakumaran S, Esch J, Marks MD (1991) A *myb* gene required for leaf trichome differentiation in *Arabidopsis* is expressed in stipules. *Cell* 67: 483-493
- Osterhout WJV (1908) The organization of the cell with respect to permeability. *Science* 38: 408-409
- Osterhout WJV (1958) The use of aquatic plants in the study of some fundamental problems. *Annu Rev Plant Physiol* 8: 1-11
- Osterhout WJV, Damon EB, Jacques AG (1927) Dissimilarity of inner and outer protoplasmic surfaces in *Valonia*. *J Gen Physiol* 11: 193-205
- Paszewski A, Zawadzki T (1973) Action potentials in *Lupinus angustifolius* L. shoots. *J Exp Bot* 24: 804-809
- Paszewski A, Zawadzki T (1974) Action potentials in *Lupinus angustifolius* L. shoots. II. Determination of the strength-duration relation and the all-or-nothing law. *J Exp Bot* 25: 1097-1103
- Paszewski A, Zawadzki T (1976) Action potentials in *Lupinus angustifolius* L. shoots. III. Determination of the refractory periods. *J Exp Bot* 27: 369-374
- Pei ZM, Murata Y, Benning G, Thomine S, Klusener B, Allen GJ, Grill E, Schroeder JI (2000) Calcium channels activated by hydrogen peroxide mediate abscisic acid signalling in guard cells. *Nature* 406: 731-734
- Pickard BG (1973) Action potentials in higher plants. *Bot Rev* 39: 172-201
- Pickard BG (1984a) Voltage transients elicited by sudden step-up of auxin. *Plant Cell Environ* 7: 171-178
- Pickard BG (1984b) Voltage transients elicited by brief chilling. *Plant Cell Environ* 7: 679-681
- Pilot G, Gaymard F, Mouline K, Chérel I, Sentenac H (2003) Regulated expression of *Arabidopsis* Shaker K⁺ channel genes involved in K⁺ uptake and distribution in the plant. *Plant Mol Biol* 51: 773-787
- Pilot G, Lacombe B, Gaymard F, Chérel I, Boucherez J, Thibaud JB, Sentenac H (2001) Guard cell inward K⁺ channel activity in *Arabidopsis* involves expression of the twin channel subunits KAT1 and KAT2. *J Biol Chem* 276: 3215-3221
- Plaks AV, Sokolik AI, Yurin VM (1980) Excitable calcium channels of *Nitella* cell tonoplast. *Izvestiya Acad Sci USSR, Ser Biol* 1: 121-124

- Plaks AV, Sokolik AI, Yurin VM, Goncharik MN (1979) Chloride channel activation and excitation of *Nitella* cell tonoplast. *Acad Sci Belarus* 23: 947-949
- Platt A, Horton M, Huang YS, Li Y, Anastasio AE, Mulyati NW, Ågren J, Bossdorf O, Byers D, Donohue K, Dunning M, Holub EB, Hudson A, Le Corre V, Loudet O, Roux F, Warthmann N, Weigel D, Rivero L, Scholl R, Nordborg M, Bergelson J, Borevitz JO (2010) The scale of population structure in *Arabidopsis thaliana*. *PLoS Genet* 6: e1000843
- Proenza C, Angoli D, Agranovich E, Macri V, Accili EA (2002) Pacemaker channels produce an instantaneous current. *J Biol Chem* 277: 5101-5109
- Pyatygin SS, Opritov VA, Khudyakov VA (1992) Subthreshold changes in excitable membranes of *Cucurbita pepo* L. stem cells during cooling-induced action-potential generation. *Planta* 186: 161-165
- Rédei GP (1970) *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. A review of the genetics and biology. *Bibliogr Genet* 20: 1-151
- Rédei GP (1975) *Arabidopsis* as a genetic tool. *Annu Rev Genet* 9: 111-151
- Reinholz E (1947) Auslösung von Röntgen-Mutationen bei *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. und ihre Bedeutung für die Pflanzenzüchtung und Evolutionstheorie. *Fiat Report* 1006: 1-70
- Rensink WA, Buell CR (2004). *Arabidopsis* to rice. Applying knowledge from a weed to enhance our understanding of a crop species. *Plant Physiol* 135: 622-629
- Schachtman DP, Kumar R, Schroeder JI, Marsh EL (1997) Molecular and functional characterization of a novel low-affinity cation transporter (LCT1) in higher plants. *Proc Natl Acad Sci USA* 94: 11079-11084
- Schiefelbein JW, Somerville C (1990) Genetic control of root hair development in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell* 2: 235-243
- Scholz-Starke J, Gambale F, Carpaneto A (2005) Modulation of plant ion channels by oxidizing and reducing agents. *Arch Biochem Biophys* 434: 43-50
- Schroeder JI, Hedrich R, Fernandez JM (1984) Potassium-selective single channels in guard cell protoplasts of *Vicia faba*. *Nature* 312: 361-362
- Shabala L, Ross T, McMeekin T, Shabala S (2006) Non-invasive microelectrode ion flux measurements to study adaptive responses of microorganisms to the environment. *FEMS Microbiol Rev* 30: 472-486
- Shabala S (2000) Ionic and osmotic components of salt stress specifically modulate net ion fluxes from bean leaf mesophyll. *Plant Cell Environ* 23: 825-837
- Shabala S (2003) Regulation of potassium transport in leaves: from molecular to tissue level. *Ann Bot* 92: 627-634

- Shabala SN, Newman IA, Morris J (1997) Oscillations in H⁺ and Ca²⁺ ion fluxes around the elongation region of corn roots and effects of external pH. *Plant Physiol* 113: 111-118
- Shiina T, Tazawa M (1986) Action potential in *Luffa cylindrica* and its effects on elongation growth. *Plant Cell Physiol* 27: 1081-1089
- Shimmen T (1996) Studies on mechano-perception in characean cells: development of a monitoring apparatus. *Plant Cell Physiol* 37: 591-597
- Shimmen T (1997a) Studies on mechano-perception in characean cells: pharmacological analysis. *Plant Cell Physiol* 38: 139-148
- Shimmen T (1997b) Studies on mechano-perception in *Characeae*: effects of external Ca²⁺ and Cl⁻. *Plant Cell Physiol* 38: 691-697
- Shimmen T (1997c) Studies on mechano-perception in *Characeae*: decrease in electrical membrane resistance in receptor potentials. *Plant Cell Physiol* 38: 1298-1301
- Sibaoka T (1953) Some aspects of the slow conduction of stimuli in the leaf of *Mimosa pudica*. *Sci Rep Tohoku Univ, 4th Ser (Biol)* 20: 72-88
- Sibaoka T (1962) Excitable cells in *Mimosa*. *Science* 137: 226
- Sibaoka T (1966) Action potentials in plant organs. *Symp Soc Exp Biol* 20: 49-73
- Sibaoka T (1969) Physiology of rapid movements in higher plants. *Annu Rev Plant Physiol* 20: 165-184
- Sibaoka T (1980) Action potentials and rapid plant movements. In: Skoog F (ed) *Plant growth substances 1979: proceedings of the 10th international conference on plant growth substances*, Madison, Wisconsin, July 22-26, 1979. Springer-Verlag, Berlin, pp. 462-469
- Sibaoka T (1991) Rapid plant movements triggered by action potentials. *Bot Mag Tokyo* 104: 73-95
- Simons P (1992) *The action plant: movement and nervous behaviour in plants*. Blackwell, Oxford
- Simons PJ (1981) The role of electricity in plant movements. *New Phytol* 87: 11-37
- Sinyukhin AM, Britikov EA (1967) Action potentials in the reproductive system of plants. *Nature* 215: 1278-1280
- Sokolik AI, Yurin VM (1981) Transport activity of potassium channels in the plasmalemma of *Nitella* cells at rest. *Soviet Plant Physiol* 28: 294-301
- Sokolik AI, Yurin VM (1986) Potassium channels in plasmalemma of *Nitella* cells at rest. *J Membr Biol* 89: 9-22

- Spalding EP (2000) Ion channels and the transduction of light signals. *Plant Cell Environ* 23: 665-674
- Spanjers AW (1981) Bioelectric potential changes in the style of *Lilium longiflorum* Thunb. after self- and cross-pollination of the stigma. *Planta* 153: 1-5
- Stahlberg R, Cosgrove DJ (1996) Induction and ionic basis of slow wave potentials in seedlings of *Pisum sativum* L. *Planta* 200: 416-425
- Stahlberg R, Cosgrove DJ (1997) The propagation of slow wave potentials in pea epicotyls. *Plant Physiol* 113: 209-217
- Stanković B, Witters DL, Zawadzki T, Davies E (1998) Action potentials and variation potentials in sunflower: an analysis of their relationships and distinguishing characteristics. *Physiol Plant* 103: 51-58
- Stern K (1924) *Elektrophysiologie der Pflanzen*. Springer-Verlag, Berlin
- Szyroki A, Ivashikina N, Dietrich P, Roelfsema MR, Ache P, Reintanz B, Deeken R, Godde M, Felle H, Steinmeyer R, Palme K, Hedrich R (2001) KAT1 is not essential for stomatal opening. *Proc Natl Acad Sci USA* 98: 2917-2921
- Tanner W, Caspari T (1996) Membrane transport carriers. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 47: 595-626
- Taylor A, Manison N, Brownlee C (1997) Regulation of channel activity underlying cell volume and polarity signals in *Fucus*. *J Exp Bot* 48: 579-588
- Tester M (1990) Plant ion channels: whole-cell and single channel studies. *New Phytol* 114: 305-340
- Thal J (1588) *Sylva Hercynia: sive catalogus plantarum sponte nascentium in montibus & locis plerisque Hercyniae Sylvae quae respicit Saxoniam*. Edited, translated into German, interpreted and explained by Rauschert S (1977). Zentralantiquariat der Deutschen Demokratischen Republik, Leipzig
- The *Arabidopsis* Genome Initiative (2000) Analysis of the genome sequence of the flowering plant *Arabidopsis thaliana*. *Nature* 408: 796-815
- Trębacz K, Dziubińska H, Król E (2006) Electrical signals in long-distance communication in plants. In: Baluška F, Mancuso S, Volkmann D (eds) *Communication in plants: neuronal aspects of plant life*. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New York, pp. 277-290
- Trębacz K, Zawadzki T (1985) Light-triggered action potentials in the liverwort *Conocephalum conicum*. *Physiol Plant* 64: 482-486
- Tyerman SD, Beilby M, Whittington J, Juswono U, Newman I, Shabala S (2001) Oscillations in proton transport revealed from simultaneous measurements of net current and net proton fluxes from isolated root protoplasts: MIFE meets patch-clamp. *Aust J Plant Physiol* 28: 591-604

- Tyerman SD, Schachtman DP (1992) The role of ion channels in plant nutrition and prospects for their genetic manipulation. *Plant Soil* 146: 137-144
- Tyerman SD, Skerrett JM (1999) Root ion channels and salinity. *Sci Hortic* 78: 175-235
- Umrath K (1928) Über die Erregungsleitung bei sensitiven Pflanzen, mit Bemerkungen zur Theorie der Erregungsleitung und der elektrischen Erregbarkeit im Allgemeinen. *Planta* 5: 274-324
- Umrath K (1931) Der Übergang der Blätter in Schlafstellung. *Planta* 13: 169-192
- Véry AA, Sentenac H (2002) Cation channels in the *Arabidopsis* plasma membrane. *Trends Plant Sci* 7: 168-175
- Véry AA, Sentenac H (2003) Molecular mechanisms and regulation of K⁺ transport in higher plants. *Annu Rev Plant Biol* 54: 575-603
- Walsh J (1773) Of the electric property of the torpedo. In a letter from John Walsh to Benjamin Franklin. *Philos Trans R Soc Lond (Biol)* 63: 461-480
- Walsh J (1774) Of torpedoes found on the coast of England. *Philos Trans R Soc Lond (Biol)* 64: 464-473
- Ward JM (2001) Identification of novel families of membrane proteins from the model plant *Arabidopsis thaliana*. *Bioinformatics* 17: 560-563
- Wayne R (1994) The excitability of plant cells: with a special emphasis on characean internodal cells. *Bot Rev* 60: 265-367
- Weigel D, Mott R (2009) The 1001 genomes project for *Arabidopsis thaliana*. *Genome Biol* 10: 107
- White PJ (1998) Calcium channels in the plasma membrane of root cells. *Ann Bot* 81: 173-183
- White PJ, Broadley MR (2003) Calcium in plants. *Ann Bot* 92: 487-511
- Wildon DC, Thain JF, Minchin PEH, Gubb IR, Reilly AJ, Skipper YD, Doherty HM, O'Donnell PJ, Bowles DJ (1992) Electrical signalling and systemic proteinase inhibitor induction in the wounded plant. *Nature* 360: 62-65
- Williams SE (1976) Comparative sensory physiology of the *Droseraceae*: the evolution of a plant sensory system. *Proc Am Phil Soc* 120: 187-204
- Williams SE, Pickard BG (1972) Receptor potentials and action potentials in *Drosera* tentacles. *Planta* 103: 193-221
- Williamson RE, Ashley CC (1982) Free Ca²⁺ and cytoplasmic streaming in the alga *Chara*. *Nature* 296: 647-651

- Yurin VM, Sokolik AI, Kudryashov AP (1991) Regulation of ion transport through plant cell membranes. Science and Engineering, Minsk
- Zawadzki T (1980) Action potentials in *Lupinus angustifolius* L. shoots. V. Spread of excitation in the stem, leaves, and root. J Exp Bot 31: 1371-1377
- Zawadzki T, Davies E, Dziubińska H, Trębacz K (1991) Characteristics of action potentials in *Helianthus annuus*. Physiol Plant 83: 601-604
- Zawadzki T, Trębacz K (1985) Extra- and intracellular measurements of action potentials in the liverwort *Conocephalum conicum*. Physiol Plant 64: 477-481
- Zimmermann MR, Maischak H, Mithöfer A, Boland W, Felle HH (2009) System potentials, a novel electrical long-distance apoplastic signal in plants, induced by wounding. Plant Physiol 149: 1593-1600
- Zimmermann S, Ehrhardt T, Plesch G, Müller-Röber B (1999) Ion channels in plant signaling. Cell Mol Life Sci 55: 183-203
- Zimmermann U, Beckers F (1978) Generation of action potentials in *Chara corallina* by turgor pressure changes. Planta 138: 173-179

Sites Web

- http://arabidopsis.info/StockInfo?NASC_id=2259
- http://arabidopsis.info/StockInfo?NASC_id=915
- <http://borevitzlab.uchicago.edu/Members/gmorris/presentations/arabidopsis-world.jpg/view>
- http://en.wikipedia.org/wiki/Patch_clamp
- <http://focus.ti.com/lit/ds/sbos034/sbos034.pdf>
- http://fr.wikipedia.org/wiki/Arabidopsis_thaliana
- <http://fr.wikipedia.org/wiki/Patch-clamp>
- http://www.apteronote.com/revue/neurone/article_80.shtml
- <http://www.arabidopsis.org/portals/education/aboutarabidopsis.jsp>
- http://www.plantrichome.org/trichomedb/images/Arabidopsis_thaliana_trichome.png

7. Annexes

7.1. Potentiels d'action générés par un toucher de la face adaxiale (inter)

7.1.1. Caractéristiques des modes d'élicitation et phénomènes des PA

Après avoir testé et accepté la normalité des populations, les caractéristiques des modes d'élicitation des PA et leurs phénomènes ont été soumises au test z de proportion (Tableau 3) pour déterminer si les proportions p de deux échantillons sont ou non significativement différentes.

Tableau 3. Résultats et interprétations du test z analysant les proportions p des modes d'élicitation et phénomènes générés, par un toucher, au niveau de la feuille (e1) et du pétiole (e2) en fonction des accessions et/ou des mutants d'*A. thaliana*. NS : non significatif ($P > 0.050$). S : significatif ($P \leq 0.050$). Les différences significatives sont en rouge.

Accessions/mutants	Excitabilité e1 (%)	Transmissibilité e2 (%)	Polarisation e1 (%)	PA doubles e1 (%)
Col GE vs. Glabra-DM (Col MO)	$P = 0.551$ (NS)	$P = 0.060$ (NS)	$P = 0.559$ (NS)	$P \leq 0.001$ (S)
Col GE vs. Ws GE	$P \leq 0.001$ (S)	$P = 0.038$ (S)	$P \leq 0.001$ (S)	$P = 0.527$ (NS)
Ws GE vs. Ws MPL	$P \leq 0.001$ (S)	$P = 0.180$ (NS)	$P = 0.063$ (NS)	$P = 0.024$ (S)
Ws MPL vs. AKT2-KO (Ws MPL)	$P = 0.757$ (NS)	$P = 0.012$ (S)	$P = 0.013$ (S)	$P = 0.494$ (NS)
Ws MPL vs. AKT2-DM (Ws MPL)	$P = 0.069$ (NS)	$P \leq 0.001$ (S)	$P = 0.002$ (S)	$P = 0.828$ (NS)
AKT2-KO vs. AKT2-DM	$P = 0.026$ (S)	$P = 0.110$ (NS)	$P = 0.458$ (NS)	$P = 0.649$ (NS)

7.1.2. Distribution des caractéristiques des PA

Les moyennes des caractéristiques des PA ont été soumises au test de normalité de Shapiro-Wilk (Tableau 5).

Tableau 5. Résultats et interprétations du test de normalité (Shapiro-Wilk) analysant les moyennes des amplitudes feuille (e1) et pétiole (e2), des durées e1 et e2, ainsi que ceux de la vitesse de propagation (e1 \rightarrow e2) des PA en fonction du thème expérimental et des accessions et/ou des mutants d'*A. thaliana*. A : accepté ($P > 0.050$). R : refusé ($P \leq 0.050$). Les tests acceptés sont en vert.

Accessions/mutants	Amplitude e1 (mV)	Amplitude e2 (mV)	Durée e1 (s)	Durée e2 (s)	Vitesse de propagation (mm·s ⁻¹)
Col GE vs. Glabra-DM (Col MO)	$P \leq 0.050$ (R)	$P \leq 0.050$ (R)	$P \leq 0.050$ (R)	$P \leq 0.050$ (R)	$P \leq 0.050$ (R)
Col GE vs. Ws GE	$P \leq 0.050$ (R)	$P \leq 0.050$ (R)	$P \leq 0.050$ (R)	$P \leq 0.050$ (R)	$P \leq 0.050$ (R)
Ws GE vs. Ws MPL	$P \leq 0.050$ (R)	$P = 0.449$ (A)	$P \leq 0.050$ (R)	$P = 0.115$ (A)	$P = 0.195$ (A)
Ws MPL vs. AKT2-KO (Ws MPL) vs. AKT2-DM (Ws MPL)	$P \leq 0.050$ (R)	$P = 0.179$ (A)	$P = 0.281$ (A)	$P \leq 0.050$ (R)	$P \leq 0.050$ (R)

Après avoir testé et accepté ou refusé la normalité des populations, les caractéristiques des PA ont été soumises respectivement au test paramétrique t de Student ou au test non paramétrique U de Mann-Whitney (Tableau 6) pour déterminer si les moyennes de deux échantillons sont ou non significativement différentes. Dans le cas d'un groupe de plus de deux échantillons

suivant ou non une loi normale, elles ont été soumises respectivement au test paramétrique one-way ANOVA ou au test non paramétrique de Kruskal-Wallis. Ces derniers ont été suivis, lorsque cela était nécessaire, par une procédure de comparaisons multiples par paires (méthode de Dunn). Elle permet ici de comparer par paires les moyennes de plusieurs échantillons indépendants.

Tableau 6. Résultats et interprétations des tests (*t* de Student, *U* de Mann-Whitney, one-way ANOVA ou Kruskal-Wallis) analysant les moyennes des amplitudes feuille (e1) et pétiole (e2), des durées e1 et e2, ainsi que ceux de la vitesse de propagation (e1 → e2) des PA en fonction du thème expérimental et des accessions et/ou des mutants d'*A. thaliana*. NS : non significatif ($P > 0.050$). S : significatif ($P \leq 0.050$). Les différences significatives sont en rouge.

Accessions/mutants	Amplitude e1 (mV)	Amplitude e2 (mV)	Durée e1 (s)	Durée e2 (s)	Vitesse de propagation (mm·s ⁻¹)
Col GE vs. Glabra-DM (Col MO)	$P = 0.005$ (S) ^b	$P = 0.757$ (NS) ^b	$P \leq 0.001$ (S) ^b	$P = 0.064$ (NS) ^b	$P = 0.610$ (NS) ^b
Col GE vs. Ws GE	$P = 0.073$ (NS) ^b	$P = 0.950$ (NS) ^b	$P = 0.098$ (NS) ^b	$P \leq 0.001$ (S) ^b	$P = 0.079$ (NS) ^b
Ws GE vs. Ws MPL	$P = 0.405$ (NS) ^b	$P = 0.922$ (NS) ^a	$P = 0.177$ (NS) ^b	$P = 0.295$ (NS) ^a	$P \leq 0.001$ (S) ^a
Ws MPL vs. AKT2-KO (Ws MPL) vs. AKT2-DM (Ws MPL)	$P = 0.002$ (S) ^d	$P = 0.218$ (NS) ^c	$P = 0.106$ (NS) ^c	$P = 0.542$ (NS) ^d	$P = 0.668$ (NS) ^d

^a Test *t* de Student.

^b Test *U* de Mann-Whitney.

^c Test one-way ANOVA.

^d Test de Kruskal-Wallis. Procédure de comparaisons multiples par paires (méthode de Dunn) : amplitude e1 chez Ws Montpellier vs. AKT2-KO (Ws Montpellier) vs. AKT2-DM (Ws Montpellier).

7.2. Répartition horaire diurne (en trois intervalles de temps) des caractéristiques des PA

Les moyennes des caractéristiques des PA ont été soumises au test de normalité de Shapiro-Wilk (Tableau 9).

Tableau 9. Résultats et interprétations du test de normalité (Shapiro-Wilk) analysant la répartition horaire diurne (en trois intervalles de temps) des moyennes des amplitudes feuille (e1) et pétiole (e2), des durées e1 et e2, ainsi que ceux de la vitesse de propagation (e1 → e2) des PA en fonction de l'accèsion ou du mutant d'*A. thaliana* et du thème expérimental. (A) Col Genève. (B) Glabra-DM (Col Missouri). (C) Ws Genève. (D) Ws Montpellier. (E) AKT2-KO (Ws Montpellier). (F) AKT2-DM (Ws Montpellier). (G) Trichomes (Col Genève vs. Glabra-DM (Col Missouri)). (H) Accessions Genève (Col Genève vs. Ws Genève). (I) Accessions Ws (Ws Genève vs. Ws Montpellier). (J) Ws Montpellier vs. AKT2-KO (Ws Montpellier) vs. AKT2-DM (Ws Montpellier). A: accepté ($P > 0.050$). R: refusé ($P \leq 0.050$). Les tests acceptés sont en vert.

(A) Col Genève

Heure	Amplitude e1 (mV)	Amplitude e2 (mV)	Durée e1 (s)	Durée e2 (s)	Vitesse de propagation (mm·s ⁻¹)
10h-13h vs. 13h-16h vs. 16h-19h	$P \leq 0.050$ (R)	$P \leq 0.050$ (R)	$P \leq 0.050$ (R)	$P = 0.466$ (A)	$P \leq 0.050$ (R)

(B) Glabra-DM (Col Missouri)

Heure	Amplitude e1 (mV)	Amplitude e2 (mV)	Durée e1 (s)	Durée e2 (s)	Vitesse de propagation (mm·s ⁻¹)
10h-13h vs. 13h-16h vs. 16h-19h	$P = 0.078$ (A)	$P \leq 0.050$ (R)	$P = 0.088$ (A)	$P \leq 0.050$ (R)	$P \leq 0.050$ (R)

(C) Ws Genève

Heure	Amplitude e1 (mV)	Amplitude e2 (mV)	Durée e1 (s)	Durée e2 (s)	Vitesse de propagation (mm·s ⁻¹)
13h-16h vs. 16h-19h	$P \leq 0.050$ (R)	$P = 0.733$ (A)	$P = 0.823$ (A)	$P \leq 0.050$ (R)	$P \leq 0.050$ (R)

(D) Ws Montpellier

Heure	Amplitude e1 (mV)	Amplitude e2 (mV)	Durée e1 (s)	Durée e2 (s)	Vitesse de propagation (mm·s ⁻¹)
10h-13h vs. 13h-16h vs. 16h-19h	$P \leq 0.050$ (R)	$P = 0.419$ (A)	$P \leq 0.050$ (R)	$P = 0.184$ (A)	$P = 0.322$ (A)

(E) AKT2-KO (Ws Montpellier)

Heure	Amplitude e1 (mV)	Amplitude e2 (mV)	Durée e1 (s)	Durée e2 (s)	Vitesse de propagation (mm·s ⁻¹)
13h-16h vs. 16h-19h	$P = 0.386$ (A)	$P = 0.619$ (A)	$P \leq 0.050$ (R)	$P = 0.214$ (A)	$P \leq 0.050$ (R)

(F) AKT2-DM (Ws Montpellier)

Heure	Amplitude e1 (mV)	Amplitude e2 (mV)	Durée e1 (s)	Durée e2 (s)	Vitesse de propagation (mm·s ⁻¹)
10h-13h vs. 13h-16h vs. 16h-19h	$P = 0.052$ (A)	$P = 0.410$ (A)	$P = 0.237$ (A)	$P = 0.078$ (A)	$P \leq 0.050$ (R)

(G) Trichomes (Col Genève vs. Glabra-DM)

Heure	Amplitude e1 (mV)	Amplitude e2 (mV)	Durée e1 (s)	Durée e2 (s)	Vitesse de propagation (mm·s ⁻¹)
10h-13h	$P = 0.212$ (A)	$P \leq 0.050$ (R)	$P = 0.417$ (A)	$P \leq 0.050$ (R)	$P = 0.913$ (A)

Heure	Amplitude e1 (mV)	Amplitude e2 (mV)	Durée e1 (s)	Durée e2 (s)	Vitesse de propagation (mm·s ⁻¹)
13h-16h	$P \leq 0.050$ (R)	$P \leq 0.050$ (R)	$P \leq 0.050$ (R)	$P \leq 0.050$ (R)	$P \leq 0.050$ (R)

Heure	Amplitude e1 (mV)	Amplitude e2 (mV)	Durée e1 (s)	Durée e2 (s)	Vitesse de propagation (mm·s ⁻¹)
16h-19h	$P = 0.619$ (A)	$P = 0.311$ (A)	$P = 0.554$ (A)	$P \leq 0.050$ (R)	$P \leq 0.050$ (R)

(H) Accessions Genève (Col Genève vs. Ws Genève)

Heure	Amplitude e1 (mV)	Amplitude e2 (mV)	Durée e1 (s)	Durée e2 (s)	Vitesse de propagation (mm·s ⁻¹)
13h-16h	$P \leq 0.050$ (R)	$P = 0.448$ (A)	$P = 0.204$ (A)	$P \leq 0.050$ (R)	$P \leq 0.050$ (R)

Heure	Amplitude e1 (mV)	Amplitude e2 (mV)	Durée e1 (s)	Durée e2 (s)	Vitesse de propagation (mm·s ⁻¹)
16h-19h	$P = 0.463$ (A)	$P \leq 0.050$ (R)	$P = 0.458$ (A)	$P = 0.294$ (A)	$P \leq 0.050$ (R)

(I) Accessions Ws (Ws Genève vs. Ws Montpellier)

Heure	Amplitude e1 (mV)	Amplitude e2 (mV)	Durée e1 (s)	Durée e2 (s)	Vitesse de propagation (mm·s ⁻¹)
13h-16h	$P = 0.324$ (A)	$P = 0.150$ (A)	$P = 0.670$ (A)	$P \leq 0.050$ (R)	$P = 0.210$ (A)

Heure	Amplitude e1 (mV)	Amplitude e2 (mV)	Durée e1 (s)	Durée e2 (s)	Vitesse de propagation (mm·s ⁻¹)
16h-19h	$P = 0.110$ (A)	$P = 0.862$ (A)	$P = 0.229$ (A)	$P = 0.357$ (A)	$P \leq 0.050$ (R)

(J) Ws Montpellier vs. AKT2-KO vs. AKT2-DM

Heure	Amplitude e1 (mV)	Amplitude e2 (mV)	Durée e1 (s)	Durée e2 (s)	Vitesse de propagation (mm·s ⁻¹)
10h-13h	$P = 0.576$ (A)	$P = 0.291$ (A)	$P = 0.060$ (A)	$P = 0.223$ (A)	$P = 0.350$ (A)

Heure	Amplitude e1 (mV)	Amplitude e2 (mV)	Durée e1 (s)	Durée e2 (s)	Vitesse de propagation (mm·s ⁻¹)
13h-16h	$P \leq 0.050$ (R)	$P = 0.331$ (A)	$P = 0.384$ (A)	$P = 0.054$ (A)	$P = 0.626$ (A)

Heure	Amplitude e1 (mV)	Amplitude e2 (mV)	Durée e1 (s)	Durée e2 (s)	Vitesse de propagation (mm·s ⁻¹)
16h-19h	$P = 0.321$ (A)	$P = 0.278$ (A)	$P = 0.815$ (A)	$P = 0.090$ (A)	$P \leq 0.050$ (R)

Après avoir accepté ou refusé la normalité des populations, les caractéristiques des PA ont été soumises respectivement au test paramétrique t de Student ou au test non paramétrique U de Mann-Whitney (Tableau 10) pour déterminer si les moyennes de deux échantillons sont ou non significativement différentes. Dans le cas d'un groupe de plus de deux échantillons suivant ou non une loi normale, elles ont été soumises respectivement au test paramétrique one-way ANOVA ou au test non paramétrique de Kruskal-Wallis. Ces derniers ont été suivis, lorsque cela était nécessaire, par une procédure de comparaisons multiples par paires (méthode de Dunn ou méthode de Holm-Sidak). Elle permet ici de comparer par paires les moyennes de plusieurs échantillons indépendants.

Tableau 10. Résultats et interprétations des tests (*t* de Student, *U* de Mann-Whitney, one-way ANOVA ou Kruskal-Wallis) analysant la répartition horaire diurne (en trois intervalles de temps) des moyennes des amplitudes feuille (e1) et pétiole (e2), des durées e1 et e2, ainsi que ceux de la vitesse de propagation (e1 → e2) des PA en fonction de l'accession ou du mutant d'*A. thaliana* et du thème expérimental. (A) Col Genève. (B) Glabra-DM (Col Missouri). (C) Ws Genève. (D) Ws Montpellier. (E) AKT2-KO (Ws Montpellier). (F) AKT2-DM (Ws Montpellier). (G) Trichomes (Col Genève vs. Glabra-DM (Col Missouri)). (H) Accessions Genève (Col Genève vs. Ws Genève). (I) Accessions Ws (Ws Genève vs. Ws Montpellier). (J) Ws Montpellier vs. AKT2-KO (Ws Montpellier) vs. AKT2-DM (Ws Montpellier). NS : non significatif ($P > 0.050$). S : significatif ($P \leq 0.050$). Les différences significatives sont en rouge.

(A) Col Genève

Heure	Amplitude e1 (mV)	Amplitude e2 (mV)	Durée e1 (s)	Durée e2 (s)	Vitesse de propagation (mm·s ⁻¹)
10h-13h vs. 13h-16h vs. 16h-19h	$P \leq 0.001$ (S) ^d	$P \leq 0.001$ (S) ^d	$P = 0.016$ (S) ^d	$P = 0.044$ (S) ^d	$P = 0.007$ (S) ^d

(B) Glabra-DM (Col Missouri)

Heure	Amplitude e1 (mV)	Amplitude e2 (mV)	Durée e1 (s)	Durée e2 (s)	Vitesse de propagation (mm·s ⁻¹)
10h-13h vs. 13h-16h vs. 16h-19h	$P \leq 0.001$ (S) ^d	$P = 0.012$ (S) ^d	$P = 0.702$ (NS) ^c	$P = 0.107$ (NS) ^d	$P \leq 0.001$ (S) ^d

(C) Ws Genève

Heure	Amplitude e1 (mV)	Amplitude e2 (mV)	Durée e1 (s)	Durée e2 (s)	Vitesse de propagation (mm·s ⁻¹)
13h-16h vs. 16h-19h	$P = 0.046$ (S) ^b	$P = 0.279$ (NS) ^a	$P = 0.413$ (NS) ^a	$P = 0.459$ (NS) ^b	$P = 0.672$ (NS) ^b

(D) Ws Montpellier

Heure	Amplitude e1 (mV)	Amplitude e2 (mV)	Durée e1 (s)	Durée e2 (s)	Vitesse de propagation (mm·s ⁻¹)
10h-13h vs. 13h-16h vs. 16h-19h	$P = 0.333$ (NS) ^d	$P = 0.314$ (NS) ^c	$P = 0.335$ (NS) ^d	$P = 0.686$ (NS) ^c	$P = 0.005$ (S) ^d

(E) AKT2-KO (Ws Montpellier)

Heure	Amplitude e1 (mV)	Amplitude e2 (mV)	Durée e1 (s)	Durée e2 (s)	Vitesse de propagation (mm·s ⁻¹)
13h-16h vs. 16h-19h	$P = 0.861$ (NS) ^a	$P = 0.900$ (NS) ^a	$P = 0.256$ (NS) ^b	$P = 0.026$ (S) ^b	$P = 0.792$ (NS) ^b

(F) AKT2-DM (Ws Montpellier)

Heure	Amplitude e1 (mV)	Amplitude e2 (mV)	Durée e1 (s)	Durée e2 (s)	Vitesse de propagation (mm·s ⁻¹)
10h-13h vs. 13h-16h vs. 16h-19h	$P \leq 0.001$ (S) ^d	$P = 0.010$ (S) ^d	$P = 0.030$ (S) ^d	$P = 0.048$ (S) ^d	$P = 0.070$ (NS) ^d

(G) Trichomes (Col Genève vs. Glabra-DM)

Heure	Amplitude e1 (mV)	Amplitude e2 (mV)	Durée e1 (s)	Durée e2 (s)	Vitesse de propagation (mm·s ⁻¹)
10h-13h	$P = 0.270$ (NS) ^a	$P = 0.770$ (NS) ^b	$P = 0.002$ (S) ^b	$P = 0.067$ (NS) ^b	$P = 0.036$ (S) ^a

Heure	Amplitude e1 (mV)	Amplitude e2 (mV)	Durée e1 (s)	Durée e2 (s)	Vitesse de propagation (mm·s ⁻¹)
13h-16h	$P = 0.019$ (S) ^b	$P = 0.596$ (NS) ^b	$P = 0.927$ (NS) ^b	$P = 0.294$ (NS) ^b	$P = 0.035$ (S) ^b

Heure	Amplitude e1 (mV)	Amplitude e2 (mV)	Durée e1 (s)	Durée e2 (s)	Vitesse de propagation (mm·s ⁻¹)
16h-19h	$P = 0.861$ (NS) ^a	$P = 0.293$ (NS) ^a	$P = 0.004$ (S) ^a	$P = 0.020$ (S) ^b	$P = 0.325$ (NS) ^b

(H) Accessions Genève (Col Genève vs. Ws Genève)

Heure	Amplitude e1 (mV)	Amplitude e2 (mV)	Durée e1 (s)	Durée e2 (s)	Vitesse de propagation (mm·s ⁻¹)
13h-16h	$P = 0.257$ (NS) ^b	$P = 0.093$ (NS) ^b	$P = 0.297$ (NS) ^a	$P = 0.247$ (NS) ^b	$P = 0.981$ (NS) ^b

Heure	Amplitude e1 (mV)	Amplitude e2 (mV)	Durée e1 (s)	Durée e2 (s)	Vitesse de propagation (mm·s ⁻¹)
16h-19h	$P = 0.004$ (S) ^a	$P = 0.010$ (S) ^b	$P = 0.144$ (NS) ^b	$P = 0.039$ (S) ^a	$P = 0.002$ (S) ^b

(I) Accessions Ws (Ws Genève vs. Ws Montpellier)

Heure	Amplitude e1 (mV)	Amplitude e2 (mV)	Durée e1 (s)	Durée e2 (s)	Vitesse de propagation (mm·s ⁻¹)
13h-16h	$P = 0.333$ (NS) ^a	$P = 0.686$ (NS) ^a	$P = 0.071$ (NS) ^a	$P = 0.807$ (NS) ^b	$P = 0.002$ (S) ^a

Heure	Amplitude e1 (mV)	Amplitude e2 (mV)	Durée e1 (s)	Durée e2 (s)	Vitesse de propagation (mm·s ⁻¹)
16h-19h	$P = 0.991$ (NS) ^a	$P = 0.828$ (NS) ^a	$P = 0.715$ (NS) ^a	$P = 0.122$ (NS) ^a	$P = 0.381$ (NS) ^b

(J) Ws Montpellier vs. AKT2-KO vs. AKT2-DM

Heure	Amplitude e1 (mV)	Amplitude e2 (mV)	Durée e1 (s)	Durée e2 (s)	Vitesse de propagation (mm·s ⁻¹)
10h-13h	$P = 0.914$ (NS) ^a	$P = 0.034$ (S) ^a	$P = 0.476$ (NS) ^a	$P = 0.167$ (NS) ^a	$P = 0.117$ (NS) ^a

Heure	Amplitude e1 (mV)	Amplitude e2 (mV)	Durée e1 (s)	Durée e2 (s)	Vitesse de propagation (mm·s ⁻¹)
13h-16h	$P = 0.005$ (S) ^d	$P = 0.945$ (NS) ^c	$P = 0.276$ (NS) ^d	$P = 0.302$ (NS) ^c	$P = 0.171$ (NS) ^c

Heure	Amplitude e1 (mV)	Amplitude e2 (mV)	Durée e1 (s)	Durée e2 (s)	Vitesse de propagation (mm·s ⁻¹)
16h-19h	$P = 0.147$ (NS) ^c	$P = 0.251$ (NS) ^c	$P = 0.049$ (S) ^d	$P = 0.984$ (NS) ^c	$P = 0.514$ (NS) ^d

^a Test *t* de Student.

^b Test *U* de Mann-Whitney.

^c Test one-way ANOVA.

^d Test de Kruskal-Wallis. Procédure de comparaisons multiples par paires (méthode de Dunn) utilisée pour tester les amplitudes e1 et e2, les durées e1 et e2, ainsi que la vitesse de propagation (e1 → e2) chez Col Genève ; les amplitudes e1 et e2, ainsi que la vitesse de propagation chez Glabra-DM (Col Missouri) ; l'amplitude e2 chez AKT2-DM (Ws Montpellier) ; l'amplitude e1 (intervalle 13h-16h) chez Ws Montpellier vs. AKT2-KO (Ws Montpellier) vs. AKT2-DM. Procédure de comparaisons multiples par paires (méthode de Holm-Sidak) employée pour tester la vitesse de propagation chez Ws Montpellier ; amplitude e1, durées e1 et e2 chez AKT2-DM ; durée e1 (intervalle 16h-19h) chez Ws Montpellier vs. AKT2-KO vs. AKT2-DM.

7.3. Potentiels d'action générés par un toucher distant du centre de la rosette (distant)

7.3.1. Excitabilité et transmissibilité foliaires des PA

Après avoir testé et accepté la normalité des populations, les pourcentages de l'excitabilité distante e1 et de la transmissibilité distante e2 des PA ont été soumis au test z de proportion pour déterminer si les proportions p de deux échantillons sont ou non significativement différentes (Tableau 12).

Tableau 12. Résultats et interprétations du test z analysant les proportions p de l'excitabilité distante feuille (e1) et de la transmissibilité distante pétiole (e2) des PA chez *A. thaliana* (Col Genève) vs. témoin (toucher distant de ~38 mm du centre de la rosette). NS : non significatif ($P > 0.050$).

Col Genève	Excitabilité e1 (%)	Transmissibilité e2 (%)
distant vs. témoin	$P = 0.155$ (NS)	$P = 0.271$ (NS)

7.3.2. Distribution des caractéristiques des PA

Les moyennes des caractéristiques des PA ont été soumises au test de normalité de Shapiro-Wilk (Tableau 14).

Tableau 14. Résultats et interprétations du test de normalité (Shapiro-Wilk) analysant les moyennes des amplitudes de l'excitabilité distante feuille (e1) et de la transmissibilité distante pétiole (e2), des durées e1 et e2, ainsi que ceux de la vitesse de propagation (e1 → e2) des PA chez *A. thaliana* (Col Genève) vs. témoin. A : accepté ($P > 0.050$). R : refusé ($P \leq 0.050$). Le test accepté est en vert.

Col Genève	Amplitude e1 (mV)	Amplitude e2 (mV)	Durée e1 (s)	Durée e2 (s)	Vitesse de propagation (mm·s ⁻¹)
distant vs. témoin	$P \leq 0.050$ (R)	$P \leq 0.050$ (R)	$P \leq 0.050$ (R)	$P = 0.097$ (A)	$P \leq 0.050$ (R)

Après avoir testé et accepté ou refusé la normalité des populations, les caractéristiques des PA ont été soumises respectivement au test paramétrique t de Student ou au test non paramétrique U de Mann-Whitney pour déterminer si les moyennes des deux échantillons testés sont ou non significativement différentes (Tableau 15).

Tableau 15. Résultats et interprétations des tests (t de Student ou U de Mann-Whitney) analysant les moyennes des amplitudes de l'excitabilité distante feuille (e1) et de la transmissibilité distante pétiole (e2), des durées e1 et e2, ainsi que ceux de la vitesse de propagation (e1 → e2) des PA chez *A. thaliana* (Col Genève) vs. témoin. NS : non significatif ($P > 0.050$). S : significatif ($P \leq 0.050$). Les différences significatives sont en rouge.

Col Genève	Amplitude e1 (mV)	Amplitude e2 (mV)	Durée e1 (s)	Durée e2 (s)	Vitesse de propagation (mm·s ⁻¹)
distant vs. témoin	$P \leq 0.001$ (S) ^b	$P = 0.028$ (S) ^b	$P = 0.696$ (NS) ^b	$P = 0.004$ (S) ^a	$P = 0.004$ (S) ^b

^a Test t de Student.

^b Test U de Mann-Whitney.

7.4. Potentiels d'action générés par un toucher de la face abaxiale (ab)

Les moyennes des caractéristiques des PA ont été soumises au test de normalité de Shapiro-Wilk (Tableau 17).

Tableau 17. Résultats et interprétations du test de normalité (Shapiro-Wilk) analysant les moyennes (toucher de la face abaxiale) des amplitudes feuille (e1) et pétiole (e2), des durées e1 et e2, ainsi que ceux de la vitesse de propagation (e1 → e2) des PA chez *A. thaliana* (Col Genève) vs. témoin (toucher de la face adaxiale). R : refusé ($P \leq 0.050$).

Col Genève	Amplitude e1 (mV)	Amplitude e2 (mV)	Durée e1 (s)	Durée e2 (s)	Vitesse de propagation (mm·s ⁻¹)
ab vs. témoin	$P \leq 0.050$ (R)	$P \leq 0.050$ (R)	$P \leq 0.050$ (R)	$P \leq 0.050$ (R)	$P \leq 0.050$ (R)

Après avoir testé et refusé la normalité des populations, les caractéristiques des PA ont été soumises au test non paramétrique *U* de Mann-Whitney pour déterminer si les moyennes des deux échantillons testés sont ou non significativement différentes (Tableau 18).

Tableau 18. Résultats et interprétations du test *U* de Mann-Whitney analysant les moyennes (toucher de la face abaxiale) des amplitudes feuille (e1) et pétiole (e2), des durées e1 et e2, ainsi que ceux de la vitesse de propagation (e1 → e2) des PA chez *A. thaliana* (Col Genève) vs. témoin (toucher de la face adaxiale). NS : non significatif ($P > 0.050$). S : significatif ($P \leq 0.050$). La différence significative est en rouge.

Col Genève	Amplitude e1 (mV)	Amplitude e2 (mV)	Durée e1 (s)	Durée e2 (s)	Vitesse de propagation (mm·s ⁻¹)
ab vs. témoin	$P = 0.844$ (NS)	$P = 0.052$ (NS)	$P = 0.004$ (S)	$P = 0.136$ (NS)	$P = 0.210$ (NS)

7.5. Diversité des systèmes intra-plante et inter-plantes

Les moyennes des caractéristiques des PA ont été soumises au test de normalité de Shapiro-Wilk (Tableau 20).

Tableau 20. Résultats et interprétations du test de normalité (Shapiro-Wilk) analysant les moyennes de l'amplitude feuille (e1-e8) et de la durée e1-e8 des PA générés par un toucher intra-plante et inter-plantes (témoin) chez *A. thaliana*. (A) Col Genève intra vs. Col Genève centre vs. Col Genève rosette vs. Col Genève pétiole vs. Col Genève inter. (B) Ws Genève intra vs. Ws Genève inter. (C) Col Genève intra vs. Ws Genève intra. A : accepté ($P > 0.050$). R : refusé ($P \leq 0.050$). Les tests acceptés sont en vert.

(A)

Col Genève	Amplitude e1-e8 (mV)	Durée e1-e8 (s)
intra vs. centre vs. rosette vs. pétiole vs. inter	$P \leq 0.050$ (R)	$P \leq 0.050$ (R)

(B)

Ws Genève	Amplitude e1-e8 (mV)	Durée e1-e8 (s)
intra vs. inter	$P = 0.106$ (A)	$P = 0.131$ (A)

(C)

	Amplitude e1-e8 (mV)	Durée e1-e8 (s)
Col Genève intra vs. Ws Genève intra	$P \leq 0.050$ (R)	$P \leq 0.050$ (R)

Après avoir testé et accepté ou refusé la normalité des populations, les caractéristiques des PA ont été soumises respectivement aux tests non paramétriques de Kruskal-Wallis ou *U* de Mann-Whitney pour déterminer si les moyennes des deux échantillons testés sont ou non significativement différentes (Tableau 21).

Tableau 21. Résultats et interprétations des tests (Kruskal-Wallis ou *U* de Mann-Whitney). Procédure de comparaisons multiples par paires (méthode de Dunn) analysant les moyennes de l'amplitude feuille (e1-e8) et de la durée e1-e8 des PA générés par un toucher intra-plante et inter-plantes (témoin) chez *A. thaliana*. (A) Col Genève intra vs. Col Genève centre vs. Col Genève rosette vs. Col Genève pétiole vs. Col Genève inter. (B) Ws Genève intra vs. Ws Genève inter. (C) Col Genève intra vs. Ws Genève intra. S : significatif ($P \leq 0.050$). Les différences significatives sont en rouge.

(A)

Col Genève	Amplitude e1-e8 (mV)	Durée e1-e8 (s)
intra vs. centre vs. rosette vs. pétiole vs. inter	$P \leq 0.001$ (S) ^a	$P \leq 0.001$ (S) ^a

(B)

Ws Genève	Amplitude e1-e8 (mV)	Durée e1-e8 (s)
intra vs. inter	$P \leq 0.001$ (S) ^b	$P \leq 0.001$ (S) ^b

(C)

	Amplitude e1-e8 (mV)	Durée e1-e8 (s)
Col Genève intra vs. Ws Genève intra	$P = 0.004$ (S) ^b	$P \leq 0.001$ (S) ^b

^a Test de Kruskal-Wallis. Procédure de comparaisons multiples par paires (méthode de Dunn) : amplitude e1-e8 et durée e1-e8 chez Col Genève intra vs. Col Genève centre vs. Col Genève rosette vs. Col Genève pétiole vs. Col Genève inter.

^b Test *U* de Mann-Whitney.

7.6. Résumé d'un poster

The 22nd ion channel meeting. September 25-28, 2011. Presqu'île de Giens, France

Deciphering the ion channels underlying electrical signaling in plants

Tracey Ann Cuin^a, Erwan Michard^a, Guillaume Thouroude^{b,c}, Robert Degli Agosti^{b,c}, Kazimierz Trębacz^d and Jean-Baptiste Thibaud^a

^a Laboratoire de Biochimie et Physiologie Moléculaire des Plantes, UMR 5004 CNRS/UMR 0386 INRA/ Montpellier SupAgro/Université Montpellier 2, 2, place Pierre Viala, F-34060 Montpellier Cedex 2, France

^b Laboratory of Plant Physiomatics, Department of Botany and Plant Biology, Faculty of Sciences, University of Geneva, 5, rue de Candolle, CH-1205 Geneva, Switzerland

^c Battelle – Building D, Section of Earth and Environmental Sciences, Faculty of Sciences, University of Geneva, 7, route de Drize, CH-1227 Carouge, Switzerland

^d Department of Biophysics, Institute of Biology, Maria Curie-Skłodowska University, Akademicka 19, PL-20-033 Lublin, Poland

Inter-organ communication is vitally important to the survival of a plant. Being able to quickly broadcast information that allows a plant to be aware of a localized stress is crucial to elicit an appropriate physiological response.

Electrical signals such as action potentials (APs) are the fastest long-distance signaling in plants. They show similar characteristics to those observed in animals (albeit with slower kinetics), obeying the “all-or-none” law, possessing a self-propagating character, with a constant amplitude and conduction velocity, and being followed by absolute and relative refractory periods. Furthermore, as in animals, plant APs may depend on the function of voltage-gated ion channels. However, even if a little is known about ion movements during electrical signaling, the molecular identification of specific ion channels underlying these signals has not yet been found.

In this study, we aim to identify and characterize the ion channels involved in the generation and propagation of plant APs, with the goal of providing a mathematical model that describes the molecular mechanisms underlying this vital signaling pathway.

Although our investigations are in their infancy, we have evidence that plant sensitivity/excitability varies in different *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. accessions. This could be due to the differential activity of voltage-gated ion channels. We present data from extracellular recordings of plants affected in the expression of voltage-gated K⁺ channels, playing a key role in sensitivity. Moreover, we have indications that this may depend on the activation state of the inward-rectifying AKT2 channel, as well as of the outward-rectifying GORK channel.

Additionally, in the accessions studied, our patch-clamp measurements on leaf mesophyll protoplasts have shown strong differences in K⁺ currents, showing different electrical properties. Interestingly, our mathematical model of the electrical activity is able to explain the role of voltage-gated K⁺ channels in the ability of a plant to generate and propagate APs.

Keywords: action potential(s), *Arabidopsis*, electrical signaling, voltage-gated K⁺ channels

Consider for oral communication: yes

Availability for the Web: yes