



Francis
Hallé

Éloge de la plante

Pour une nouvelle biologie

» Eranc-is Halle’: loge de la

Pour une nouvelle biolog‘ >

x,

Éloge de la plante

Du même auteur

Tropical Trees and Forests An Architectural Analysis (en collaboration avec R.A.A. Oldeman et B.B. Tomlinson) Springer Verlag, I 978

Un monde sans hiver Les Tropiques, nature et sociétés Seuil, « Science ouverte », I 993

Biologie d’une canopée de forêt équatoriale I (en collaboration avec P. Blanc), Xylochimie, I 990 II (en collaboration avec O. Pascal), ElfAquitaine, I 992 III et I V, Pronatura International et Océan Vert, I998, I 999

Le Radeau des cimes L'exploration des canopées forestières (en collaboration avec D. Cleyet-Marrel et G. Ebersolt) J. C. Lattes, 2000

Architectures de plantes JPC Edition, 2004

Plaidoyer pour l'Arbre Actes Sud, 2005

Francis Halle'

Éloge de la plante

Pour une nouvelle biologie

Éditions du Seuil

ISBN 978-2-02-068498-9 (ISBN 2-02-022843-2, 1^{re} publication)

© Éditions du Seuil, octobre 1999

Le Code de la propriété intellectuelle interdit les copies ou reproductions destinées à une utilisation collective. Toute représentation ou reproduction

intégrale ou partielle faite par quelque procédé que ce soit, sans le consentement de hauteur ou de ses ayants cause, est illicite et constitue une contrefaçon sanctionnée par les articles L.335-2 et suivants du Code de la propriété intellectuelle.

Pour Gabrielle,

Daya,

Raphaël,

Michaël

et Léa,

qui m'empêchent de travailler

et m'aident à voir la poésie de l'existence.

Remerciements

Je tiens à remercier d'abord ceux qui ont bien voulu m'aider dans le domaine animal. Merci à François Bonhomme pour les discussions que nous avons eues sur le fonctionnement du génome et les mécanismes évolutifs, à Bruno Corbara pour ses idées sur les insectes sociaux, à Rosine Chandebois pour ce qui concerne les limites de l'état embryonnaire, à Jean Chaudonneret pour sa conception des symétries et des polarités, à Robert Connes pour l'obligeance avec laquelle il m'a aidé depuis le début de ce projet, ce qui m'est allé droit au cœur. Merci à Jean-Marc Dauget pour ses données sur l'architecture corallienne, à Jean-Pierre Diaz pour ses précieux renseignements sur les éponges, à Louis Euzet qui m'a fait comprendre l'importance du contraste entre libre et fixé en biologie animale, à Rémi Gantès pour ses données sur les mollusques, à Yves Gillon

dont j'admire depuis quarante ans la culture zoologique, à Nicolas Hallé à qui je dois de si beaux exemples de dissymétrie, à Jacques Laborel pour ses données sur la plasticité corallienne, à Mark Moffett pour sa comparaison du tempo des deux règnes, à Georges Petavy pour ses informations en embryologie des insectes, à Maria Prost, auteur de l'une des rares tentatives récentes de comparaison plantes/animaux, à André Raibaut pour ce qui concerne l'embryologie des vertébrés, à Brian R. Rosen dont l'aide ne s'est jamais démentie en ce qui concerne les coraux, à Vincent Savolainen qui a été l'un des premiers scientifiques à m'encourager dans cette étude et dont l'enthousiasme m'a beaucoup stimulé. Merci, enfin, à Yves Turquier pour ses idées sur les rôles des trois feuillettes de l'embryon, à J.E.N. Veron dont le livre récent sur les coraux a été une source d'inspiration, à Mylène Weill pour ses précieuses informations sur l'immunologie, à Michel Pichon et à Helmut Zibrowius pour ce qui concerne la biologie corallienne,

Éloge de la plante

Bien que les plantes me soient plus familières, c'est surtout à leur sujet que j'avais besoin de l'aide de mes amis et de mes collègues. Merci à Paul Bamola pour sa conception unitaire de la vision et de la photosynthèse, à Daniel Barthélémy pour ce qui concerne l'approche virologique des convergences géographiques, à Richard Bateman dont j'admire qu'il conçoive l'arbre comme une colonie de génotypes, et à qui je dois de connaître Marshall W. Darley, à Adrian D. Bell pour ses documents sur les plantes bilatérales et sur les tflfides, à Yves Caraglio pour son aide dans la quantification des surfaces, à Aune-Marie Catesson à qui je dois les arguments permettant de considérer la lignine comme un excrément, à Jacques Crabbé pour ses idées sur les types biologiques, à Pierre Cruiziat pour ses données sur l'apoptose, à Paul Champagnat qui m'a fait connaître et apprécier l'œuvre d'Antony Trewavas, à Henri Darmency pour ce qui concerne l'adaptation des mauvaises herbes aux herbicides, à Claude Edelin pour le concept d'unité architecturale, à Nicole Ferrière pour l'intérêt qu'elle a manifesté envers ce projet depuis son origine et pour tout ce que j'ai acquis de nos discussions concernant les niveaux cellulaires et

tissulaires. Merci à Hubert de Foresta pour son observation de la réitération d'une terrnitière, à Dawn Frame pour son interprétation des limites de la cladistique, à Jean Galtier pour les données paléobotaniques, à Pierre—Henri Gouyon à qui je dois beaucoup dans le domaine controversé des mécanismes évolutifs, à Nicolas Hallé dont je tiens une bonne part de ma motivation botanique, à John L. Harper dont l'œuvre a toujours laissé une place importante à la comparaison plantes-animaux, à Rose Héban pour ses idées sur le fonctionnement des méristèmes, à Christophe Jourdan pour ses données sur les surfaces racinaires, à Francis Kahn pour sa comparaison entre les embryogenèses dans les deux règnes, à Donald R. Kaplan dont les encouragements ont donné l'impulsion nécessaire à la comparaison arborescences, à Roland Keller qui a su accorder aux caractères végétatifs la place qui leur revenait en systématique, à Michel Lauret pour ce qui concerne les algues, à Pierre Lieutaghi et à Mariarme Mesnil pour les données d'ethnobotanique, à Jean Matricon pour ce qui concerne les flux d'énergie, à Darlyne Murawski pour ses travaux sur le polymorphisme génétique au sein d'un même arbre, à Philippe de Reffye pour ses idées sur la prégnance des facteurs physiques dans la forme végétale, à Jean-Claude Roland pour ce qui concerne le niveau cellulaire et à Jean Vallade pour ses précisions sur la polarité du gamète femelle des plantes. J'atteste que la correspondance scien-

10

Remerciements

tifique est l'un des refuges de la courtoisie désintéressée et l'un des grands plaisirs de la recherche.

Un très chaleureux merci à Jeannine Blanc et Richard Palomino qui ont assuré respectivement la documentation et une partie de l'illustration, à Yves Caraglio, Jean-Claude Combes, Rémi Gantès, Yves Gillon, Nicolas

Hallé, Jean-Marc Lévy-Leblond et Thierry Thomas qui m'ont aidé à améliorer cet ouvrage en procédant, chacun dans sa spécialité, à une lecture critique; s'il subsiste des erreurs, il va de soi que j'en suis responsable.

Introduction

Diverses sont les raisons sur lesquelles se fonde l'intérêt que les animaux nous inspirent; qu'il s'agisse de les admirer, de les collectionner, de les filmer, de les élever pour la boucherie avant de les manger, de les utiliser comme véhicules de course, comme matériel expérimental pour la médecine ou comme compagnons dans une vie grisâtre, il est clair que la majorité de nos contemporains s'intéresse spontanément aux animaux.

Cette même majorité, en revanche, méconnaît généralement les plantes, les méprise, ou simplement les oublie. Parce qu'elles ne bougent pas et ne font pas de bruit, beaucoup ne les considèrent pas comme des êtres vivants. Les racines psychologiques de cette dissymétrie dans notre perception des deux règnes méritent d'être analysées, les attraites que peuvent exercer sur nous les animaux et les plantes étant de natures différentes.

Face à une partialité qui souvent confine à l'injustice, l'idée s'impose d'une comparaison qui tenterait objectivement de montrer en quoi les plantes diffèrent des animaux et en quoi ils se ressemblent; cette comparaison est poursuivie dans les domaines de la forme et de ses relations à l'espace, de la croissance et de l'embryogenèse, de la structure et du fonctionnement cellulaire, de la biochimie et de la communication, de la génétique et de l'évolution, de l'appropriation de l'énergie et de l'écologie. Quelques groupes particuliers d'êtres vivants, champignons, coraux ou insectes sociaux, viennent enrichir la comparaison. Il apparaît que les plantes, loin d'être inférieures aux animaux comme on le croit souvent, les dépassent dans bon nombre de domaines de la biologie.

Si des êtres humains se sentent plus facilement concernés par les animaux, s'ils leur prêtent attention plus spontanément qu'aux

Fig. 1. Plantes et animaux. A gauche, le tussilage, *Tussilago farfara* (Asteraceae) [1].

A droite, le calmar

Loligo surinamensis [2].

Introduction

plantes, c'est l'effet d'un zoocentrisme ou d'un anthropocentrisme; dans ce domaine nous sommes attirés par ce qui nous ressemble, mais restons volontiers indifférents à ce qui ne nous renvoie pas notre image. Il y a là un mécanisme d'identification qui présente vraisemblablement des avantages adaptatifs; l'être humain, remarquablement équipé pour percevoir le mouvement, en tire peut-être son talent pour la chasse ou la guerre, mais ce mécanisme d'identification présente aussi un risque évident, celui d'évoluer en nombrilisme.

La biologie a tout à gagner à se débarrasser de telles erreurs de perspective qui, de toute façon, n'ont pas leur place dans la science. Par ailleurs, ceux qui admirent les plantes trouveront dans la comparaison évoquée ci-dessus des raisons supplémentaires de se féliciter de leur présence, de leur proximité, de leur intimité. Quel meilleur antidote aux trépidantes contraintes de notre vie urbaine que le spectacle d'un jardin planté d'arbres ? Les plantes ont aussi ce mérite: elles nous conduisent de façon directe aux archétypes de notre inconscient collectif.

Quelques mots d'avertissement, à caractère technique, sont nécessaires :

Dans ce qui suit, les termes animaux et plantes, sans précision supplémentaire, désigneront des animaux libres et doués de mobilité active — limace, termite, raie manta ou grèbe huppé — et des plantes terrestres fixées à un substrat, généralement le sol — fougère, liseron, narcisse, manguier ou Araucaria (figure 1).

Des désignations plus précises seront utilisées pour les algues, les mousses, les animaux fixés — éponges ou coraux — ainsi que pour les êtres vivants qui ne sont ni des animaux ni des plantes, comme les bactéries, les protistes ou les champignons.

La classification générale des organismes constitués de véritables cellules — ce qui exclut les virus et les prions — est empruntée au livre classique de Lynn Margulis [3] ; elle distingue cinq « règnes », dans cet ordre :

Procaryotae Protoctista Fungi Animalia Plantae

15

Éloge de la plante

J'ai cependant modifié cette classification en ce qui concerne les algues; elles seront considérées non pas comme des protistes (Protoctista de Margulis), mais comme des plantes, un peu particulières toutefois puisqu'elles n'ont pas d'embryon ni de racines.

J'ai conservé le terme règne en dépit, ou peut-être à cause, de son côté cocasse. On imagine qui est le roi des animaux, mais qui serait la reine des plantes ou le roi des champignons ? Quoi qu'il en soit, je ne vois pas de raison d'abandonner un terme qui est à la fois plaisant et vénérable.

Je voudrais donner quelques suggestions pour la lecture. Les spécialistes, si d'aventure ils me lisent, trouveront aisément dans leurs domaines respectifs des exceptions aux idées générales auxquelles ce livre est consacré; c'est la marque de la diversité, et des cas particuliers font le charme du vivant. Pourtant, l'un des dangers qui menacent les sciences de la nature est que l'indéniable attrait qu'exerce sur notre esprit les cas particuliers risque de faire perdre de vue les tendances générales, dont les manifestations sont souvent moins visibles et plus austères. Il ne serait pas avisé de lire ce livre dans la seule intention d'y déceler des exceptions aux tendances générales qui y sont présentées ; la critique est évidemment la bienvenue, mais j'espère la voir porter sur les concepts généraux et ne pas se suffire d'exceptions ponctuelles.

On trouvera, de-ci, de-là, quelques images étranges, réalisées selon un principe simple : prêter aux animaux un comportement végétal. Leur but est de secouer les habitudes, de faire toucher du doigt la profondeur des différences entre les deux règnes ; n'est-il pas surprenant, chacun étant si beau, que leur mélange soit cauchemardesque ?

1. Les plantes, les animaux et l'homme

How treelike we are, How human the tree.

Gretel Ehrlich, *River History*, 1988.

— Où sont les hommes ? demanda poliment le petit prince.

La fleur, un jour, en avait vu passer une caravane.

— Les hommes ? Il en existe, je crois, six ou sept. Je les ai aperçus il y a des années. Mais on ne sait jamais où les trouver. Le vent les promène. Ils

manquent de racines, ça les gêne beaucoup.

Antoine de Saint-Exupéry, *Le Petit Prince*, 1946.

Les plantes en savent long sur les profondeurs

et ce qui s'y trame. Pierre Lieutaghi, *La Plante compagne*, 1998.

Tu ne peux rester neutre en face d'un chien, pas plus qu'en face d'un homme. Mais tu ne dialogueras jamais avec un arbre (...) L'arbre ne demande rien.

Georges Perec, *Un homme qui dort*, 1998.

Je prétends, sans aucune crainte d'être démenti, que l'être humain, quelle que soit l'époque et quel que soit le lieu, a toujours préféré les animaux aux plantes.

De toute évidence, l'animal nous fascine; il attire et retient le regard, il focalise l'attention, il suscite des sentiments divers, d'admiration, de curiosité, de convoitise, de sympathie souvent, de peur ou de répugnance parfois, jamais d'indifférence.

Ce n'est pas une question d'âge: dès que bougent les feuilles du chêne, même un enfant sait si ce mouvement est dû au vent ou à un animal. « Regarde ! Regarde ! Il y a un animal par là », dit Gabrielle, 4 ans. Cette petite bête, cachée dans le feuillage, il devient impératif, toute affaire cessante, de l'identifier. Est-ce une pie ? un écureuil ? ou seulement le chat de la voisine ? Avant même que l'animal puisse être vu, on oublie la plante qui le porte; le chêne n'est déjà plus qu'une « plante paysage » [4]; il est tellement étonné, tellement immobile, on est tellement sûr qu'il sera encore là tout à l'heure, ou demain...

C'est un fait significatif que l'enfant s'intéresse spontanément aux animaux, mais pas aux plantes. Immobiles et silencieuses, qu'auraient-elles pour le séduire, lui qui, du matin au soir, court, crie, gambade et chante? Mais les enfants ne sont pas seuls en cause, et les adultes aussi s'intéressent davantage aux animaux.

Dans les régions équatoriales, les chantiers d'abattage offrent le spectacle tragique de la forêt détruite par les coupeurs de bois, aidés par la technologie. Aux commandes d'engins monstrueux, ils font tomber des arbres millénaires, avec la même désinvolture qu'ils donneraient un coup de pied dans une boîte de Coca vide, ouvrant dans la forêt de larges saignées dont l'utilité échappe. Mais c'est à la chasse qu'ils réservent leur passion. Voient-ils une troupe de singes ? Immédiatement ces travailleurs arrêtent leurs engins, mettent pied à terre, sortent machettes et fusils, ouvrent un sillon et se lancent en forêt, vite et sans bruit, souples et talentueux, excités, concentrés, passionnés, sur le sentier de la guerre.

J'entends déjà les objections. Bien sûr, ce sont des paysans sans terre, des victimes de l'exode rural, des manœuvres qui ont une famille à nourrir; et puis, si loin de chez nous, n'est-il pas normal de rencontrer des mœurs exotiques ? Alors, laissez-moi vous montrer, chez ceux qui nous entourent, quelques attitudes traduisant leur préférence pour l'animal et un complet oubli de la plante, voire un réel mépris.

Les plantes, les animaux et l'homme

QUI SE SOUCIE DES PALMIERS ?

Le remplacement de l'ivoire d'éléphant par de l'ivoire végétal a été présenté comme une victoire de l'écologie. Mais qui se soucie de l'avenir — fort sombre — des palmiers qui fournissent l'ivoire végétal, ces étranges *Phytelephas* des sous-bois d'Amazonie occidentale, dont l'existence est déjà menacée par la disparition des dernières forêts primaires du pied des Andes ? Et en quoi serait-il préférable de voir disparaître ces palmiers plutôt que les éléphants ?

J'ai trouvé, au supermarché, un shampoing « pur, naturel, aux huiles essentielles de sauge et de baies de genièvre, de camomille, d'orange et de bois de rose ». L'étiquette précise gentiment « produit non testé sur les animaux ». Pourquoi avons-nous une SPA, et pas de SPP ? Pourquoi les ligueurs contre la vivisection ne protègent-elles pas les platanes de la tronçonneuse des élagueurs ?

Ce n'est pas nouveau, comme le note Lieutaghi : « À Lascaux, déjà, on ne voit rien de végétal ; l'animal-roi semble occuper tout l'espace de dévotion [. . .]. Et pourtant, c'est bien l'herbe qui fait le renne et l'auroch. Et le chasseur est aussi un mangeur de fruits et de graines. C'est seulement que la plante ne prête pas à gloire, qu'on ne la vainc pas dans les périls. Rien pour la mémoire des exploits. . . » [5].

Mais c'est aussi une attitude contemporaine. Au début des années 1990, EDF met en eau le barrage de Petit-Saut, en Guyane française. Dans la forêt

qui va mourir, les scientifiques s'activent, organisent le sauvetage de quelques animaux — singes, tortues, paresseux, tatous — qui étaient pratiquement tous capables de se sauver par eux-mêmes à la nage. Aucun arbre, aucune liane ne bénéficie de mesure de sauvetage, alors qu'ils ne savent pas nager et que l'inondation les voue inéluctablement à la mort. C'est Veneur de Noé qui se répète. Petit- Saut? Le plus grand ravage forestier de toute l'histoire de la Guyane.

Février 1997. On arrive pour la première fois à cloner une brebis, et ça fait beaucoup de bruit dans les médias. Le clonage des plantes, pratique horticole et maraîchère immémoriale, n'a jamais intéressé spécialement les joumaux. Mais avec une brebis. . . on se rapproche de l'être humain.

Rendons-nous à l'évidence : l'homme a la passion des animaux, et même s'il lui arrive de les préférer dans son assiette plutôt

19

Éloge de la plante

qu'occupés à jouir de leur liberté, il reste que Pintérêt envers eux est un sentiment aisément accessible au commun des mortels, et profondément naturel.

Il n'est pas possible d'en dire autant des plantes. Vis-à—vis de ces demières, l'homme « se préoccupe moins de connaître que de comprendre, moins de comprendre que de dominer et moins encore de dominer que d'utiliser » [4]. Aussi, les plantes, pour nous, sont-elles surtout des aliments, des boissons, des médicaments, des matières premières pour nos industries, des pâtures pour nos bestiaux, des espaces verts pour nos villes, des paysages pour s'y détendre, mais rien qui soulève, chez la plupart d'entre nous, de vraies passions.

Le terme botanique, qui désigne pourtant la science des plantes, provient de l'animal par son étymologie : boton, en grec ancien, était la bête d'un troupeau, dont botanê désignait le fourrage [6].

Cette dissymétrie entre nos perceptions, celle de l'animal et celle de la plante, a de profondes racines. Animal vient d'anima, qui signifie « capable de se mouvoir de soi-même »; mais le sens initial d'animé est « qui a une âme », ce qui signifie, a contrario, que les plantes n'en ont pas. Nos mots semblent anodins, mais cachent parfois de formidables concepts.

La dissymétrie en question n'est nullement liée à la mentalité européenne. La tradition musulmane (hadith) autorise la représentation des plantes, mais interdit celle des animaux et, a fortiori, celle des êtres humains « afin de ne pas concurrencer le Créateur ». Pour l'Islam classique, les plantes ne sont pas des créatures de Dieu. Pour beaucoup de nos contemporains, elles ne sont même pas vivantes.

LES PLANTES SONT-ELLES VIVANTES ?

Dans la MJC d'un village de l'Hérault, j'explique que je suis à la recherche des différences qui séparent les plantes des animaux. Les jeunes qui sont là me disent : « Oh, cong ! Les animaux, c'est vivant, pas les plantes... » À mon tour de demander que l'on m'explique cet étrange jugement. « Fastoche, me dit-on, les plantes ça fait pas de bruit... »

Un enfant arrache les ailes d'un papillon; ses parents lui disent: « Arrête! », inquiets de voir qu'une souffrance puisse l'amuser.

L'enfant prend alors une badine et fouette les feuilles des acanthes, dont les débris pleuvent. On dit, ou on pense : « C'est bien, laissez-le jouer, ce petit, il ne fait de mal à personne... » C'est vrai que les feuilles vont repousser, et pas les ailes ; mais l'enfant le sait-il ? C'est vrai que l'animal visiblement souffre, alors que la plante paraît insensible; mais, au fond, qu'en savons-nous ?

On m'objectera que ce sont là des comportements d'enfant; allons voir si les gens cultivés, si les meilleurs esprits du moment, font preuve de plus de discernement. Michel Tournier, de l'Académie Goncourt, déclare que Robinson, naufragé sur son île, traverse « des cathédrales de verdure », se coiffe d'« une fougère roulée en comète », puis, croisant un « bouc sauvage », le tue. « C'était le premier être vivant que Robinson avait rencontré sur l'île. » On peut être académicien, auteur illustre, et considérer que les plantes ne sont pas des êtres vivants.

Tournier, je l'admets, semble être un cas extrême; et puis c'est un écrivain, un artiste, il n'est pas tenu à l'objectivité ; pourquoi devrait-il s'interdire, si ça lui chante, un jugement de valeur entre les plantes et les animaux? Allons voir du côté des scientifiques. Payés pour être objectifs, vont-ils être capables, mieux que le grand public, mieux que les artistes, d'oublier les liens privilégiés qu'ils ont avec les autres animaux ? Vont-ils mettre les deux groupes vivants « sur le même plan », refuser les déformations perspectives et donner aux plantes la place qu'elles méritent?

Il serait bien naïf de le croire. Au contraire, les biologistes et les médecins me paraissent tout spécialement attentifs à conserver à l'homme une place centrale dans leurs préoccupations et leurs recherches; l'homme, et subsidiairement l'animal qui offre de meilleures possibilités pour l'analyse expérimentale.

NOUS CONTEMPLER LE NOMBRIL

La Terre, pour Ptolémée (II^e siècle avant J.-C.), était au centre de l'Univers. L'homme, pour les scientifiques de la fin du X^x siècle, est au centre de la biologie ; nous contempler le nombril, c'est encore ce que nous faisons le mieux.

Dans l'avant-propos de son ouvrage sur l'évolution, Simpson a le mérite d'expliquer avec simplicité pourquoi il ne dira quasiment rien

21

Éloge de la plante

des plantes : « Le spécialiste et le non-spécialiste remarqueront sans doute la maigre part que j'ai faite à l'évolution des végétaux, ce qui est, je l'admets, une omission grave dans une étude de l'histoire de la vie. Mais il est nécessaire de ne pas traîner en longueur et, malgré l'abondance des différences de détail, les principes de l'évolution des végétaux sont, dans l'ensemble, les mêmes que ceux de l'évolution des animaux. L'homme est un animal, aussi l'évolution des animaux s'intéresse-t-elle habituellement davantage et a-t-elle plus de chances d'avoir pour lui une signification et de lui permettre de comprendre quelle est sa place dans le Cosmos [. . .]. Il est bon d'ajouter aussi que je me suis intéressé le plus aux sujets sur lesquels je suis le plus compétent ou au moins sur lesquels je possède le plus de données de première main » [7].

Il n'est pas inutile de rappeler qu'aux XVIII^e et XIX^e siècles un problème de biologie ne pouvait être considéré comme correctement traité sans qu'il soit fait appel à l'un et à l'autre de nos deux règnes. Sans entrer dans des considérations historiques poussées, il suffit de lire ces quelques titres pour vérifier qu'en Europe les plantes avaient alors une place honorable dans les préoccupations des biologistes :

— HALES, D., La Statique des végétaux et celle des animaux, Londres, 1779.

— DU TROCHET, H., Recherches anatomiques sur la structure intime des animaux et des végétaux, et sur leur motilité, Paris, 1824.

— DUTROCHET, R.J.H., L'Agent immédiat du mouvement vital dévoilé dans sa nature et dans son mode d'action chez les végétaux et chez les animaux, Paris, 1826.

—— DUMORTIER, B.C., Recherches sur la structure comparée et le développement des animaux et des végétaux, Bruxelles, 1832.

— JOHNSON, H., Sur l'existence générale d'une propriété nouvellement observée dans les plantes et sur son analogie avec l'irritabilité des animaux, Londres, 1835.

— BERNARD, C., Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux, Paris, 1878.

Pourquoi cette règle, qui apparaîtrait comme une exigence intellectuelle bien naturelle, a-t-elle disparu dès le début du XX^e siècle, remplacée par une spécialisation croissante ? Claude Bernard porte une part de responsabilité lorsqu'il écrit : « La cellule, identique dans les

deux règnes, chez Panimal comme chez le végétal [...], démontre l'unité de structure de tous les êtres vivants », ou encore : « Aucune différence essentielle n'existe entre les manifestations vitales des éléments organiques animaux ou végétaux. » Enfin, cette phrase de 1878, que je considère comme suspecte sur le plan épistémologique : « Il est de la plus haute importance pour la physiologie générale, d'insister sur les analogies entre le règne animal et le règne végétal » [8], montre qu'un membre influent de l'Académie des sciences peut préférer la promotion de sa propre discipline à l'objectivité. Hélas, la spécialisation scientifique a trouvé maintenant une motivation autrement puissante et autrement dangereuse, de nature économique; seule la recherche spécialisée est jugée directement susceptible d'applications rentables. Il est juste que j'en avertisse le lecteur: le livre qu'il a entre les mains tente de faire revivre une tradition intellectuelle qui remonte au XIX^e siècle.

Actuellement, beaucoup d'ouvrages de biologie, dont les titres laissent espérer qu'ils couvrent l'ensemble du monde vivant, se limitent à l'étude des animaux ou de l'être humain; les plantes n'y sont mentionnées que pour mémoire, avec moins de 8 % du texte et de l'illustration, ou complètement ignorées (0 %). Quelques exemples :

- VON BERTALANFFY, Principles and Theory of Growth, 1960.
- COMFORT, The Biology of Senescence, 1979.
- PROCHIANTZ, Les Stratégies de l'embryon, 1988.
- REVARDEL, Constance et Fantaisie du vivant. Biologie et évolution, 1993.
- RAUP, De l'extinction des espèces, 1993.
- DOUMENC et LENICQUE, La Morphogénèse, 1995.
- COMBES, Interactions durables. Écologie et évolution du parasi-

tisme, 1995.

— J AEGER, Les Mondes fossiles, 1996.

— GOULD, L'Êvemail du vivant, 1997.

—— INGBER, L'Architecture de la vie, 1998.

Mars 1997, la revue *La Recherche* consacre un numéro spécial à « L'histoire de la vie », dans lequel on trouvera une page consacrée aux plantes, et vingt-cinq articles consacrés aux animaux. Le prestigieux ouvrage « *Megadiversity* » (Mittermeier et al., 1997) compte 392 photos d'animaux soigneusement identifiés, et 52 photos de plantes dont la moitié ne porte pas de nom. J'ajoute une mention spé-

23

Éloge de la plante

Fig. 2. Barbara McClintock (1902-1992) [126]. Elle peut être considérée comme un exemple parfait de scientifique ayant compris les plantes. Généticienne du maïs, prix Nobel 1983, elle explique ainsi son approche du végétal : « Je commence avec le jeune plant, et je ne le lâche pas. Je n'ai pas l'impression de comprendre ce qui se passe si je ne suis pas la plante tout au long de sa vie. C'est comme cela que je connais toutes les plantes qui ont été plantées ici [à Cold Spring Harbor]. Je les connais intimement, et j'aime apprendre à mieux les connaître » [10]. Sa biographie, par Evelyne Fox Keller, s'intitule *Un sens aigu de l'organisme* [10]. (Dessin de David Levine reproduit avec l'autorisation de Bulls Press, © 1999 NYREV, Inc./Distr. Bulls.)

Les plantes, les animaux et l'homme

ciale pour la grande galerie de l'Évolution, au Muséum de Paris, dans laquelle la place réservée aux plantes est ridiculement minime ; beaucoup de nos contemporains — les enfants, les ignorants, les artistes, les mystiques, etc. — ont le droit d'être subjectifs, mais depuis quand les scientifiques ont-ils ce droit?

UNE PARTIALITÉ QUI CONFINE À L'INJUSTICE

Que le lecteur ne se méprenne pas. Ce qui me choque n'est pas que les biologistes choisissent de ne parler que des animaux et se désintéressent des plantes ; après tout, comme le disait Simpson, il est préférable de parler de ce que l'on connaît.

Ce qui me choque, c'est que les ouvrages mentionnés ci-dessus prétendent, au moins implicitement, couvrir la biologie tout entière; leurs titres en témoignent clairement. Qu'ils soient excellents — et ils le sont presque tous — ne résout pas le problème : je dirais même que leurs qualités accréditent encore davantage l'idée que la biologie véritable, c'est celle de l'homme et des animaux.

Et les plantes ? Il est convenu qu'elles doivent se conformer aux concepts issus du règne animal, sans que l'ombre d'une preuve soit venue étayer ce qui apparaît comme un simple point de vue zoocentrique. Beaucoup de zoocentrismes seront signalés dans les pages qui suivent; et ils s'imposent à

nous avec une telle évidence que nous n'avons pas conscience d'être confrontés à de la pure et simple partialité.

Une partialité qui confine à l'injustice dans le cas de McClintock. C'est dans les années 1940 que ce chercheur à Cold Spring Harbor (États-Unis) découvre les premiers indices de la « labilité » du génome des plantes, avec son cycle BFB (breakage-fusion-bridge) et ses éléments transposables, apportant une vision complètement neuve du fonctionnement génétique (ce sera discuté au chapitre 5). Pourquoi ces résultats — qui n'ont jamais été démentis — n'ont-ils pas été acceptés d'emblée par la communauté scientifique, censée être ouverte à la nouveauté ?⁷

Sans doute parce que Barbara McClintock était une femme, et d'une taille nettement inférieure à la moyenne [9]. Autre handicap : elle travaillait sur une plante, le maïs, et ses résultats étaient diffici-

25

Éloge de la plante

lement compatibles avec ceux qu'obtenait sur la drosophile l'école de Morgan, représentant l'orthodoxie génétique fondée sur la constance du génome (figure 2). On sait, par sa biographe Evelyne Fox Keller (1983), que Barbara McClintock est restée longtemps incomprise; c'est seulement après que les éléments transposables eurent été retrouvés chez les animaux que ses idées ont été appréciées, et ce n'est qu'en 1983 qu'elle s'est vu décerner le prix Nobel pour des résultats qui remontaient, dans l'ensemble, à près de quarante ans [10].

Ce cas n'est pas isolé ! Les découvertes biologiques fondamentales faites sur des plantes ne sont admises que si elles reçoivent ultérieurement une confirmation animale (Pierre-Henri Gouyon, communication personnelle).

Soyons équitables ; certains scientifiques comprennent à quel point notre biologie actuelle est biaisée par le recours quasiment exclusif au modèle animal. Le physiologiste Trewavas met le doigt sur ce problème : << Les scientifiques qui étudient les plantes doivent faire face à une vérité désagréable : en essayant d'élucider le développement des plantes, il est bien possible qu'ils aient choisi d'examiner exclusivement les caractères de ce développement qui présentent une ressemblance avec celui des animaux - la formation des tissus vasculaires par exemple —, laissant dans l'ombre, de ce fait, des caractères nouveaux et beaucoup plus intéressants » [11].

L'un des plus grands biologistes anglais de ce siècle, John Harper, se préoccupe sans cesse du véritable statut des plantes ; il tire magnifiquement parti, et des différences qui les séparent des animaux libres, et des similitudes qui les relient aux animaux fixés.

Mais, dans l'ensemble, nous autres biologistes ne sommes pas beaucoup plus libres qu'on ne l'était sur les bancs des galères. Chacun est installé dans sa spécialité sans possibilité ni désir d'en sortir, pressé par la concurrence entre équipes, soumis au rythme des avancées technologiques, obligé de mendier les crédits, cerné par un système d'évaluation totalitaire qui étouffe les idées neuves et favorise l'écueil en isolant la science du public, qui pourtant la finance. Les moteurs du système, productivisme et hyperspécialisation, donnent à la biologie actuelle l'allure d'un grand parc privé d'arbres, mais dont le terrain est finement trituré par des armées de lombrics réductionnistes. Les grands arbres de la synthèse sont prêts à s'y enrayer, mais la partialité de notre conception du vivant y fait encore obstacle.

LE POTAGER ET LA PAYSANNE

Je me suis demandé si, dans la société occidentale, l'homme et la femme partageaient cette vision biaisée donnant à l'animal une plus grande importance qu'à la plante; nul besoin de pousser très loin l'investigation psychologique tant la réponse est aisée.

La femme est volontiers séduite par l'esthétique des plantes, par la paix qui émane d'elles, par leur parfum, par leur utilité comme aliment, comme épice ou comme médicament. L'homme, c'est clair, préfère l'animal, surtout s'il est « sauvage ». Faut-il y voir une sorte d'atavisme ? L'animal évoquerait la chasse, domaine masculin, sinon machiste, alors que la plante, ce serait plutôt la terre, la nourriture, la fécondité, domaines où la femme serait plus à son aise.

À la génération de mes parents quel que soit son milieu social, un homme appréciait de se lever à l'aube pour aller, entre hommes, relever des casiers à homards, taquiner le goujon, traquer le sanglier ou tirer les canards, mais jamais il ne se serait courbé pour respirer le parfum d'une fleur; seule une femme pouvait se permettre une telle manifestation de « sensiblerie ».

Benoît Garrone, qui enseigne comme moi la botanique à l'université de Montpellier, a des idées intéressantes sur les liens entre les filles et les plantes. Les cours de zoologie, fait-il remarquer, sont surtout suivis par des garçons. Dans certains stages de terrain consacrés, par exemple, aux oiseaux de proie, on compte jusqu'à 100 % de garçons. Par contre les enseignements de botanique, même s'il s'agit de sorties de terrain dans des conditions difficiles, attirent une vaste majorité d'étudiantes. D'où son commentaire quelque peu désabusé; « La botanique? C'est les filles et les homos... » J'observe qu'il reste discret sur la question de savoir si cela s'étend aux enseignants.

Yildiz Aumeeruddy, ethnobotaniste, spécialiste de l'Himalaya, a bien voulu me dire ce qui l'attirait vers les plantes : « Avant tout, c'est qu'elles sont une source de paix. Du fait que les relations que j'ai avec elles ne sont pas rendues compliquées et tumultueuses par des émotions toujours

susceptibles de se muer en douleur, leur simple présence est profondément réconfortante et apaisante; observer les plantes, se laisser envahir par leur multiple esthétique — formes,

27

Éloge de la plante

couleurs, parfums — est un moyen infaillible d'oublier les soucis, voire les malheurs. Les observer n'est pourtant pas facile : elles sont moins abordables que les animaux. Dans ce domaine, une formation est nécessaire, que certains moments privilégiés de l'enfance m'ont permis d'acquérir sans effort. S'intéresser aux plantes, c'est aussi se situer dans une tradition : on éprouve spontanément une attirance envers les animaux, mais on apprend à aimer les plantes. »

Elles ont, dit encore Yildiz, une « complète vulnérabilité qui me touche profondément, et mon attachement envers elles est, dans une large mesure, fondé sur un sentiment de compassion — renforcé d'ailleurs par le fait qu'elles sont plus généreuses que les animaux; elles donnent sans cesse et ne réclament jamais. On peut prélever sur une plante, sans la tuer, un bouquet de fleurs ou un panier de fruits », aucun animal ne se laisserait « disséquer » de cette façon.

Beaucoup de femmes, je crois, auront retrouvé dans ce qui précède leurs propres sentiments envers les plantes — et peut-être aussi quelques hommes ? Vincent Van Gogh, à qui la folie du roi Lear faisait peur, disait, après en avoir lu quelques pages : « Je suis toujours obligé d'aller regarder un brin d'herbe, une branche de pin, un épi de blé, pour me calmer. » Pendant ses années de détention à Robben Island, c'est grâce aux plantes que Nelson Mandela a conservé son équilibre : « En prison, un jardin est une des rares choses que l'on puisse maîtriser. Semer une graine, la

regarder pousser, la soigner et en récolter les fruits procure une satisfaction simple mais durable. [. . .]. C'était ma façon personnelle de fuir l'univers de ciment qui nous entourait. » Mais tous les hommes n'ont pas cette sensibilité ; pour les autres, heureusement, il y a les arbres ! Les arbres, c'est dressé, c'est dur, c'est viril; et c'est peut-être l'une des raisons pour lesquelles la foresterie, encore actuellement, est un métier d'homme. Encore les forestiers veillent-ils à ce que ce métier conserve sa forte coloration militaire traditionnelle, avec brigadiers, généraux, uniformes kaki et rangers. Beaucoup affectent aussi de ne voir dans les arbres que des cylindres de bois qui grossissent avec le temps, c'est-à-dire la matière première d'un négoce.

Au fait, qu'est-ce qui leur manque, aux plantes, pour jouir de la même considération que les animaux ? Y a-t-il en elles des aspects qui nous rebutent ? Ne sont-elles pas belles, discrètes, silencieuses, autonomes et, dans l'ensemble, extrêmement utiles ?⁷ Avons-nous quelque chose à leur reprocher ?

28

Les plantes, les animaux et l'homme

Je tente cette proposition d'allure paradoxale : les plantes nous seraient à la fois trop familières et trop étrangères pour nous inspirer la sympathie et l'admiration qu'elles méritent.

LE MALÉFICE DE LJOMNIPRÉSENCE...

Goethe disait: « Tous les objets dont nous sommes entourés dès l'enfance conservent toujours à nos yeux quelque chose de commun et de trivial » (1831). Comme cela s'applique bien aux plantes !

Elles sont, presque partout, d'une extrême banalité, et c'est pour- quoi je prétends qu'elles nous sont trop familières pour que nous leur accordions une attention suffisante. Comment les admirer alors qu'on les voit chaque jour, à la même place, armée après année ? Comment puis-je continuer à m'étonner devant les platanes de l'avenue, les ronces du talus, les mousses entre les pavés, le marronnier de la cour ? Leur omniprésence et leur ubiquité les desservent; on ne les aime vraiment que lorsqu'elles ont disparu et c'est la raison pour laquelle les citadins en raffolent. Voyez leurs balcons chargés de Pelargonium, leurs appartements où les Philodendron disputent la place aux Dzflenbachia. C'est dans les grandes villes que des fleuristes parfaitement honorables font leurs affaires en vendant des pots de jolies mauvaises herbes exotiques.

Les géraniums du square, les bégonias du quai de la gare, les glaïeuls de la boucherie, les Aspidistra de la concierge, toutes ces plantes que nous voyons à peine tant elles nous paraissent familières, ne pensez-vous pas que si elles avaient été cueillies sur quelque astre lointain et rapportées par une expédition spatiale, elles nous sembleraient beaucoup plus dignes d'attention ?

Avec quel œil faut-il donc regarder les plantes pour les voir réellement, enfin débarrassées des toiles d'araignées de la routine, de la poussière des habitudes ?

L'« œil magique », peut-être. Connaissez-vous cela? Un dessin plat, en deux dimensions, répétitif et peu compréhensible, une sorte de Camaïeu dépourvu de sens, qui est soudain appréhendé en trois dimensions à la suite d'une gymnastique oculaire que certains trouvent pénible. Brusquement, l'image devient lumineuse, profonde, fascinante, riche de structures imprévues et de topographies

Éloge de la plante

insoupçonnées dans lesquelles les yeux, reposés de leur effort, se promènent avec délices [12].

Les troènes de la poste, la vigne vierge au fond de Pimpasse, les orties dans la décharge, nous les voyons habituellement au premier degré, « à plat » pourrait-on dire, et alors elles n'inspirent rien, même pas du dégoût, même pas de l'ennui, rien. Mais l'œil magique est capable de transformer une mauvaise herbe en merveille, et on lui trouve alors des charmes capables d'orienter une existence.

Je vois encore comme si j'y étais la minute même où je suis devenu botaniste. À l'époque, étudiant à la Sorbonne, je me sentais plutôt intéressé par la zoologie et la paléontologie. Sur ma fenêtre, au Quartier latin, au-dessus des toits gris, dans un pot abandonné, dans la terre poussiéreuse qui était là et à laquelle jamais je n'avais prêté attention, une graine a germé un matin d'avril et une plante a commencé à grandir. Je n'avais aucune idée de ce qu'elle pouvait être, ni de la manière dont elle avait pu apparaître à cet endroit; je l'ai regardée pousser, jour après jour, jusqu'à ce qu'elle se mette à produire des fleurs, minuscules, mais d'une esthétique très pure et rigoureuse, puis des fruits, de forme cocasse et bourrés de graines. Cette jolie intruse, capable de grandir et de se reproduire seule, sous le ciel parisien couleur coquille d'huître, m'a brusquement paru symboliser la vie dans ce qu'elle avait de plus beau.

Plus tard, j'ai appris son nom : capselle, puis j'ai quitté le Quartier latin et, pour garder l'œil magique, j'ai fraternisé avec les plus belles plantes du monde; quarante ans ont passé, mais le souvenir de cet instant de lucidité est toujours là.

Outre leur banalité, qui trop souvent masque leurs charmes, les plantes souffrent d'un autre handicap: leur mystère. Cela peut paraître

contradictoire, mais c'est ainsi qu'elles sont à la fois banales et mystérieuses, omniprésentes et, en apparence au moins, strictement impénétrables.

❖ V' ET LE HANDICAP DE L'ALTÉRITÉ

Quels objets énigmatiques! Des ipomées du jardin aux grands arbres de l'Amazonie, des séquoias de Californie aux nénuphars du bassin de la voisine, les plantes sont là, vertes, silencieuses,

30

Les plantes, les animaux et l'homme

compagnes étranges avec lesquelles le dialogue est rare, tellement elles ont élevé leur laconisme en principe. Elles semblent immobiles, mais c'est parce qu'elles vivent dans un temps différent du nôtre. On nous dit qu'elles sont vivantes, mais — les jeunes de la MJC ont raison sur ce point — elles sont visiblement dépourvues de tout ce que le sens commun reconnaît comme étant les attributs de la vie — le mouvement, les disputes, le sourire, l'amour, les cris d'enfants.

Elles se contentent d'être là, dans leur absolue immanence, unies dans leur détermination de vivre, dans leur résolution d'être elles-mêmes. « La plante, dit Lieutaghi, ne traverse pas l'espace comme l'oiseau ou le léopard; elle n'est pas montagne en marche comme l'éléphant [...]. Elle ne vient pas à l'homme [...]. Elle est simplement là: témoin, suggestion, proposition, offre patiente >> [5].

Elles sont incapables de s'enfuir, vulnérables et immobiles, ou plutôt ne disposent, à mes yeux maladroits, que de la mobilité que leur confère le vent, insensibles, ou plutôt n'ayant que la sensibilité qu'en tant qu'animal je leur prête.

Essayons de comprendre ce que sont les arbres, et nous voilà aussitôt dans Pembarras devant le mélange de leur incontournable présence et de leur complète altérité. Resurgit alors une vieille tendance qui remonte au moins à Ésope : nous ne pouvons nous empêcher de prêter aux arbres des sentiments humains, un langage humain, voire des formes humaines, leurs branches deviennent des « mains », leur sommet devient une « tête » et leurs racines des « pieds »; on leur trouve un air amical ou menaçant, on les croit capables de souffrir si on les blesse, ils sont censés aimer qu'on leur parle, qu'on les caresse...

De Hugo à Brassens, de La Fontaine à Valéry, d'Éluard à Tolkien, innombrables sont ceux qui ont fait parler les arbres, profitant de leur incapacité à se défendre. Pourquoi cette tendance à les affubler de nos propres oripeaux? Pour qu'enfin ils nous ressemblent un peu, pour apaiser le malaise que nous inspirent ces étranges gardiens d'un temps qui n'est même pas le nôtre. «Puisque ce mystère nous dépasse, disait Cocteau, feignons d'en être les organisateurs. »

Dans le langage horticole, nombreux sont les mots venus de la médecine ou de la zoologie : le cœur d'un arbre, son tronc, son pied; un œil désigne un bourgeon; blessure, plaie, cicatrisation; décapiter ou étêter un arbre, dire d'un bois qu'il est nerveux. Il en va de même dans le langage de la botanique : ovaire, épiderme, ovule,

nervures, nervation, placenta, moelle, vaisseaux, aisselle d'une feuille, micropyle, etc.

L'inverse existe, mais prêter à l'être humain des traits végétaux, c'est mauvais signe : végéter, se planter, etc. Un malade est dans un coma profond; si le corps médical dit qu'il est dans un état végétatif chronique, le diagnostic populaire est direct: « Ce pauvre homme n'est plus qu'un légume. »

Je dois avouer qu'il m'arrive de prêter aux plantes des sentiments humains. Au pied d'un très grand arbre, makoré du Gabon ou meranti de Sumatra, je ne puis m'empêcher de le trouver un peu hautain, gentiment narquois, comme amusé par Fétrange organisme, bilatéral et bruyant, qui grouille au bas de son tronc, regarde en l'air pour tenter d'apercevoir les feuilles, cherche des fruits dans la litière avant d'y soudainement poser culotte, manifestant ainsi qu'il vit à une échelle de temps de nature bien différente, dans laquelle les problèmes d'élimination n'ont pas trouvé de solution très élégante.'

Ne pensons pas qu'il suffise de s'occuper de plantes pour les comprendre, ni même pour les voir telles qu'elles sont. Vous pouvez être bûcheron, rebouteux, fleuriste, botaniste, cultivateur d'ananas, d'olives ou de melons, créateur de bonsaïs, gérant d'un fast food végétarien ou simple amateur de bouquets et de salades de fruits, sans pour autant approcher d'un iota ce que Marshall W. Darley appelle si joliment « l'essence de la plantitude » [13]. Les plantes sont ainsi faites qu'il n'est nul besoin de comprendre ce qu'elles sont pour les utiliser, pour les cultiver, pour les admirer, ni, bien sûr, pour les détruire. Vous pouvez aisément abattre un arbre et le couper en rondelles, vous ne lui ferez pas avouer qui il est, ni ce qu'il pense de vous

1

Tout dialogue est-il donc impossible ? Les plantes nous sont-elles à ce point étrangères que nous devrions perdre tout espoir de pénétrer leur intimité et de progresser dans la compréhension de leur véritable nature ?

Certainement pas. Ce livre a pour objectif de regarder les choses « par l'intérieur », pour tenter de comprendre ce que sont les plantes. Le premier pas dans ce sens amène à reconnaître qu'elles disposent, dans certains domaines, d'un grand capital de sympathie.

Elles jouissent, par exemple, d'une grande estime dans le domaine de l'esthétique, et ça ne date pas d'hier. « Regardez les lis des champs, dit le Christ, ils ne tissent ni ne filent, et pourtant, je vous le dis, Salomon lui-même, dans toute sa gloire, n'a jamais été vêtu comme l'un d'eux » (Matthieu 6,25). Quel plaisir d'imaginer le Christ le nez dans un lis, en train de l'admirer; et quelle valeur

32

Les plantes, les animaux et l'homme

prennent ces quelques instants de botanique dans une vie consacrée à tout autre chose !

Penfonce une porte ouverte en rappelant que les artistes, écrivains et poètes, peintres et graveurs, ont de tout temps puisé l'inspiration en contemplant les plantes.

Pleine lune Et sur ma natte L'ombre d' un pin

Kikaku (1660-1707), disciple de Basho

Dans la forêt sans heures On abat un grand arbre Un vide vertical

Tremble en forme de fût Près du tronc étendu.

Cherchez, cherchez, oiseaux La place de vos nids

Dans ce haut souvenir

Tant qu'il murmure encore.

Jules Supervielle, 1937

De nos jours, l'arbre est devenu symbole du respect de la nature, et les mouvements écologiques se qualifient de « verts ». C'est certainement plus porteur pour un parti politique que de se dire rouge comme un poisson, bleu comme un martin-pêcheur ou tacheté comme une girafe.

Rendue sous les branches d'un chêne, la justice peut prétendre à Pimpartialité; sous le ventre d'un chameau ou entre les bras d'un gorille, il y aurait... anguille sous roche. On voit que les plantes jouissent encore d'un certain crédit ; on voit aussi avec netteté que plantes et animaux ont, pour les humains, des attrait fort différents.

33

Éloge de la plante

UN DOIGT DE PSYCHOLOGIE

L'intérêt que, dès l'enfance, nous portons aux animaux procède d'un sentiment d'identification; ils nous fascinent dans la mesure où ils nous

ressemblent. Nous établissons d'ailleurs entre eux une sorte de hiérarchie non formulée mais bien réelle : un primate suscite plus de curiosité qu'un rongeur, un mammifère plus d'intérêt qu'un poisson, qui à son tour a pour le grand public plus d'attrait qu'un lombric. Ne nous aventurons pas plus bas : pour la plupart d'entre nous, nématode ou cténaire n'évoquent rien de plus qu'un juron du capitaine Haddock.

Intérêt et curiosité seraient régis, au moins en partie, par une émotion qui culmine chez l'homme lors de la reconnaissance de sa propre espèce, et décroît si l'être vivant auquel il est confronté est différent de lui. Dans ces conditions, votre cote va baisser si vous avez des pattes et non plus des mains, des écailles à la place des poils, si vous vivez dans l'eau et n'êtes même pas capable de crier lorsqu'on vous fait souffrir; au moins reste-t-il la mobilité active, qui permet à l'identification de jouer son rôle, même vis-à-vis d'un insecte ; Finalement nous renverra toujours l'image d'un homme — géant ou homoncule selon les cas — et c'est bien cela qui nous attire; l'esthétique peut participer de cette attraction, mais il semble qu'elle n'a qu'un rôle subalterne.

Les bêtes nous sont plus familières que les plantes, et il existe entre elles et nous une connivence qui nous permet de les comprendre. Si je mets des graines sur mon balcon cet hiver, je sais que les mésanges viendront, et elles savent que j'en mettrai puisque c'est un rite annuel et, depuis le temps, elles sont habituées. Elles savent que je n'aime pas les déranger et je n'ouvrirai donc pas la fenêtre pendant qu'elles picorent les graines. Je sais qu'elles attendent le printemps, comme je le fais moi-même pour semer des ipomées, tandis qu'elles retourneront à la chasse aux chenilles dans le grand chêne blanc. Sans doute puis-je me tromper sur leur compte; j'ai pourtant la conviction que les erreurs d'interprétation que je peux commettre à l'égard d'une mésange — comparée à une touffe de pâquerettes, par exemple — sont contrebalancées par la capacité de prédiction que me donne le fait de partager une commune nature animale.

Les plantes, les animaux et l'homme

Au lecteur qui s'étonnerait qu'un botaniste parle des animaux j'objecterai ceci : je ne suis pas zoologiste, d'accord, ni même chasseur, mais, mieux que ça, je suis un animal.

Tout au contraire, les plantes représentent pour nous l'altérité absolue, et ce qui attire vers elles certains d'entre nous, c'est un mélange de sentiments dont la complexité apparaît d'emblée! L'identification y a sa part, marginale mais réelle; on peut s'en convaincre en constatant que les plantes carnivores exercent un puissant attrait sur le public.

Dans tout jardin botanique, c'est auprès d'elles que se presse la foule, bien qu'à la vérité elles soient plutôt ténues et d'aspect austère (*Drosera*, *Sarracenia*, *Dionaea*, *Drosophyllum*, etc.). Mais elles ont un caractère qui les rend attrayantes et, on l'a compris, c'est un caractère animal.

Pas besoin d'être même psychologue pour saisir la raison de la fascination qu'exercent sur la plupart d'entre nous les plantes qui poussent à vue d'œil (*Phyllostachys*), les plantes qui bougent (*Mimosa*), les plantes qui se mettent à danser lorsqu'on fait du bruit (*Codariocalyx*), les plantes qui puent la merde (*Aristolochia*) ou le cadavre (*Stapelia*), les plantes qui chantent (*Hernandia*), etc. Aux plantes l'homme « n'accordera qu'une vague et vaine curiosité, sauf si, condescendant, il décèle un je ne sais quoi d'humain dans leur attitude » [4].

L'essence de leur attrait ne réside pourtant pas dans ces caractères animaux ou humains, mais dans leur suprême esthétique visuelle et olfactive ; le Christ, on l'a vu, y a été sensible. Elles doivent aussi leur pouvoir d'attraction au profond sentiment de paix qu'elles inspirent. Observer un animal crée une tension, car nous savons à quel point cet instant est fugace; observer une plante engendre la sérénité : c'est le temps lui-même qui apparaît. Sa croissance très lente, mais cependant perceptible avec de l'attention, nous permet de renouer avec le rythme temporel paisible qui était celui de notre enfance.

Je demande l'indulgence de ceux qui auraient sur tout cela des sentiments différents, voire opposés z je parle en botaniste, observateur du milieu naturel, pas en responsable d'une ferme d'élevage ou en agriculteur aux prises avec les mauvaises herbes !

Parmi tous les végétaux, l'arbre aurait encore un autre attrait, beaucoup plus mystérieux et grandiose celui-là. Parce que sa longévité est immense, parce qu'il est l'image d'un rassemblement de forces éternelles, parce que sa « verticalité ascensionnelle » [14] unit la terre au ciel en traversant le domaine des hommes, l'arbre « semble le

35

Éloge de la plante

support le plus approprié de toute rêverie cosmique » [15]. Pour Mircea Eliade, l'arbre est le symbole même du Cosmos, d'où la place considérable qu'il avait, et a encore, dans la plupart des religions. Devant un arbre, dit Eliade, l'homme « est capable d'accéder à la plus haute spiritualité : en comprenant le symbole, il réussit à vivre l'universel ». Il ne semble pas que l'animal, ni l'homme lui-même, ait jamais accédé à une telle dignité.

Ne rêvons pas; l'arbre est peut-être le symbole du Cosmos, mais n'importe qui, armé d'une tronçonneuse, est capable de l'anéantir en une demi-heure. Une telle vulnérabilité a de quoi inquiéter ceux qui les aiment; les plantes ont besoin que l'on prenne leur défense et j'ambitionne de montrer qu'elles ne sont pas inférieures aux animaux, comme on le croit souvent, au point que l'homme lui-même n'existerait pas sans elles et ne survivrait pas à leur disparition.

Pour dépasser l'altérité qu'elles nous opposent, pour tenter de comprendre ce que sont les plantes, ce que c'est que d'être une plante, je propose de les

comparer aux animaux, qui nous sont plus familiers.

LA COMPARAISON ENTRE LES PLANTES ET LES ANIMAUX

La démarche a déjà été tentée, mais elle reste fort éloignée des habitudes actuelles en matière de littérature scientifique ; depuis une vingtaine d'années, cette comparaison entre les plantes et les animaux a rarement franchi le stade d'une brève mention au passage. Les seuls travaux où elle a une place significative sont, à ma connaissance, ceux de Van Steenis (1976) [16], Valentine (1980) [17], Walbot (1985) [144], Southwood (1985) [21], Darley (1990) [13], Prost (1992) [18], Reeves et Obrenovitch (1992) [19] et Thom (1993) [20]. Ces travaux sont brefs et, pour ainsi dire, furtifs; les auteurs ressentent l'importance de la question mais refusent de s'y consacrer pleinement. Le résultat reste incomplet, voire superficiel. Le meilleur est celui de Darley, dont le texte de trois pages est d'une densité exceptionnelle : il est malheureusement difficile de se le procurer: M.W. Darley, « The Essence of "Plantness" », *The American Biology Teacher*, 52, 6, 1990, p. 354-357.

Au-delà de ces quelques titres, la nécessité d'une référence aux deux règnes reste pourtant visiblement ancrée dans les préoccupations

Les plantes, les animaux et l'homme

de beaucoup de biologistes contemporains. J'ai cité déjà les noms de Harper et de Trewavas et j'achève cette introduction sur la phrase de l'un des plus grands physiologistes du siècle, Thimann : « Les ressemblances

et différences entre la croissance des plantes et celle des animaux, quoique bien claires en apparence, restent à définir avec exactitude en termes physiologiques, et il est possible que cette fertilisation croisée entre la science de la plante et celle de l'animal constitue pour l'avenir le plus fructueux des domaines de recherche » (1960).

Avant de me lancer dans le vif du sujet, je voudrais dire ma conviction que la tâche est rude, que la plante ne va pas facilement nous livrer ses secrets ; comprendre qu'elle est une entreprise de longue haleine qui requiert de multiples sensibilités. Parce que la raison n'est pas à même de remplacer l'intuition, nous autres scientifiques ne sommes pas encore allés très loin, ni très vite, sur ce chemin.

D'autres nous ont précédés, jardiniers, poètes ou simples promeneurs, moines, rêveurs, hommes de lettres, rebouteux ou ramasseurs de champignons. Ils auront la parole dans les pages qui suivent; la tâche est rude mais nous avons des alliés dont on comprendra à quel point ils nous dépassent en perspicacité. Notre perception collective de la plante est à ce stade rudimentaire où la sensibilité du quidam peut s'avérer plus pénétrante que le raisonnement du spécialiste.

Qui sont-elles, ces plantes si souvent ignorées ou méprisées — malgré la place qu'elles tiennent dans nos paysages — par tant de biologistes contemporains, par les coupeurs de bois et par la vieille garde des ingénieurs forestiers, par les tenants de la tradition musulmane et, tout simplement, par beaucoup d'hommes ?

Cela nous mettra-t-il sur la voie d'une réponse de savoir qu'en contrepartie elles plaisent à la plupart des femmes, au Christ et à Lord Bouddha, au dernier empereur de Chine, aux savants des siècles passés et à d'innombrables artistes et philosophes, dont Goethe, Cioran, Colette, Valéry, Mandela, Dürer, Giono, Hugo ou Rilke ? Et d'abord, à quoi ressemblent-elles et que peut-on penser des formes qu'elles ont adoptées ?

2. Voyage au pays de la forme

The nothingness has an architecture that makes real demands on things.
Every form, every pattern, every existing thing pays a price for its
existence by conforming to the structural dictates of space.

Peter S. Stevens, *Patterns in Nature*, 1974.

Vois, les arbres, ils sont. Rainer Maria Rilke, *Élégies de Duina*, 1923.

. une plante est un chant dont le rythme déploie une forme certaine, et dans
l'espace expose un mystère du temps.

Paul Valéry, *Dialogue de l'arbre*, 1943.

Il n'est pas aisé de parler de la forme en respectant les habitudes de pensée
et les contraintes de langage qui pèsent actuellement sur la communauté
scientifique. La science de la forme — ou morphologie — apparaît à
beaucoup de chercheurs contemporains comme terrible- ment désuète, ou
même comme une sorte de préliminaire, mais pas comme une vraie science.

Après Thom [22], Boutot [23] a fort bien montré les raisons de cette
distance que prend la science actuelle vis-à-vis de la morpholo- gie. C'est
que la forme est « fondamentalement qualitative » ; ce n'est pas une
grandeur mesurable, au même titre que la longueur, la masse, la vitesse ou
la température. « N'étant pas quantifiable, la forme ne saurait faire l'objet
d'une investigation scientifique précise; c'est du moins ce que soutiennent
ceux qui pensent qu'il n'y a de science que

Eloge de la plante

quantitative. >> On se souvient du jugement de valeur de Rutherford : « Qualitative is nothing but poor quantitative », où transparaît toute l'attitude méprisante du scientisme quantitatif.

Les théories morphologiques « s'inscrivent en marge de l'univers technoscientifique, dont elles brisent la plupart des idoles », célébrant ainsi à leur manière « les retrouvailles de la science et de la philosophie ». Ces théories, d'une façon générale, placent plus haut la contemplation que l'action, « audace énorme en un siècle où la recherche est cadastrée, soumise à des impératifs de rendement ou à des routines administratives >> [23].

A QUOI SERT LA FORME?

Je voudrais exprimer ma conviction que la connaissance de la forme — d'un objet, d'une plante, d'un animal — donne accès à beaucoup plus d'informations essentielles qu'une investigation analytique dans un domaine quantifiable quel qu'il soit. En face d'une plante, j'en apprendrais davantage en observant sa forme qu'en dosant ses alcaloïdes, ou qu'en faisant le bilan de sa nutrition minérale, ou qu'en séquençant ses nucléotides, ou qu'en mesurant les différents facteurs microclimatiques qui l'entourent, ou qu'en dénombrant les gènes homéotiques qui contrôlent la structure de ses fleurs, ou...

Bien entendu, la somme des informations fournies par l'ensemble des approches quantitatives finirait à la longue, et à condition qu'il se trouve quelqu'un pour en faire la synthèse, par constituer un corpus de connaissances d'une valeur inégalable en ce qui concerne la plante en question. Mais cette proposition comporte une bonne part d'utopie ; il est plus efficace d'appréhender la forme que de se limiter à l'un quelconque de ces travaux analytiques, surtout si ce dernier n'est pas accompagné - et c'est, hélas, souvent le cas — d'un regard sur la plante.

Existe-t-il, concernant la plante, un résultat quantitatif de quelque importance qui ne se trouve transcrit dans sa forme ? Je ne le pense pas ; rien dans les textes scientifiques, anciens ou récents, ne vient, à ma connaissance, démontrer le contraire. La forme est un intégrateur des tendances internes, dont elle nous offre d'emblée une puissante synthèse. Aussi, la science des formes n'est-elle pas désuète ; je pense plutôt qu'elle pourrait avoir sa place dans une « philosophie de la

40

Voyage au pays de la forme

Nature des temps modernes » [23]. Avec Thom, j'admets que «le spectacle de l'Univers est un mouvement incessant de naissance, de développement et de destruction de formes [et que] l'objet de toute science est de prévoir cette évolution des formes, et, si possible, de l'expliquer » [22].

On imagine ce que seraient les sentiments de Rutherford si, tout compte fait, le quantitatif qu'il aimait tant s'avérerait n'être que du qualitatif à l'état infantile, voire embryonnaire, et s'il apparaissait que toutes les sciences se résument en une seule, la plus qualitative de toutes, celle des formes !

Ce qui précède justifie une étude comparée des formes animales et végétales. Le temps ne sera jamais laissé hors du débat puisqu'en biologie la forme est le produit de la croissance, laquelle participe à la fois de l'espace et du temps. Le lecteur qui s'intéresse à la naissance, à la croissance et à la mort les trouvera ici, associées à la forme, comme des truffes sous un chêne. Pour que la discussion s'engage dans un contexte adéquat, il faut d'abord rappeler que les plantes et les animaux n'utilisent pas les mêmes sources d'énergie.

UAPPROPRIATION DE L'ÉNERGIE

Un être vivant, quel qu'il soit, a besoin d'énergie, besoin permanent, quotidien et, bien entendu, commun aux animaux et aux plantes. Ce besoin d'énergie suggère une analogie avec un moteur qui aurait besoin de carburant, mais cette image serait fallacieuse : sans carburant, le moteur s'arrête, en attendant de fonctionner à nouveau dès qu'il sera alimenté. Sans énergie, l'être vivant est condamné à mourir à bref délai, comme si le moteur de votre voiture s'autodétruisait dans les quelques heures qui suivent la panne sèche. « Le vivant ne se dissocie pas de l'énergie qui l'alimente » [24]. Ce n'est pas seulement pour fonctionner, c'est pour exister qu'il a besoin d'énergie; quoi qu'il en soit, l'appropriation énergétique est un impératif commun à nos deux règnes.

Mais les similitudes s'arrêtent là; les plantes et les animaux s'approprient l'énergie dont ils ont besoin par des moyens très différents et, d'ailleurs, les énergies qu'ils utilisent sont en elles-mêmes très différentes.

De ces divergences dans les modes de captation énergétique s'en suivent les traits distinctifs les plus importants qui séparent les plantes des animaux. S'il est une différence qui doit être placée en tête, c'est bien celle-ci ; les autres ne sont pour la plupart que des conséquences d'un choix fondamental entre deux sources d'énergie. Explicitons les enjeux d'un tel choix, en commençant par la plante.

LA PLANTE, UNE VASTE SURFACE FIXE

Chacun sait que l'énergie qu'elle utilise provient directement du Soleil. C'est une énergie véhiculée par des photons, une énergie rayonnante et de haute qualité [25] ; mais son flux est faible — seulement 1 kilowatt par mètre carré en moyenne, sur la moitié éclairée de la Terre [26]. Toutefois, d'une énergie de haute qualité la plante fait bon usage et les pertes sont faibles, elles aussi.

Une conséquence de la faiblesse relative de ce flux est que la plante, comme tout capteur solaire, doit privilégier ses dimensions linéaires et sa surface, au détriment de son volume ; une autre conséquence est que le capteur doit fonctionner aussi fréquemment que possible et, de fait, il ne s'arrête que la nuit.

Puisque l'énergie rayonnante arrive directement jusqu'au capteur et qu'elle est pratiquement ubiquiste, un déplacement n'en garantirait pas une meilleure appropriation et, en d'autres termes, la fixation du capteur ne présente pas d'inconvénient. Au demeurant, la mobilité active d'une vaste surface soulèverait d'insolubles problèmes de fardage et la fixation a l'avantage supplémentaire de permettre l'alimentation en eau à partir du sol ; toutefois, là aussi, la ressource étant faible, la surface de captation doit être importante.

Une plante, c'est donc essentiellement, pour un volume modeste, une vaste surface aérienne et souterraine, portée par une infra- structure linéaire de très grandes dimensions. Même le tronc massif d'un gros arbre ne représente qu'une fine pellicule vivante recou- vrant du bois mort; le volume vivant reste faible par rapport à la surface.

Mesurer la surface d'un végétal n'est pas chose facile. Dans le cas d'un arbre, il faut évaluer le nombre des rameaux et celui des feuilles, mesurer la surface de la feuille recto-verso, et celle d'un rameau, puis

42

Voyage au pays de la forme

PV? cf: I /

i fiifëyëälfî

.4. æ' fi 1.! ME?“- m. "mi a?! , à?

‘#5:

“ë

l! 2b

v1

Fig. 3. L'importance des surfaces racinaires dépasse celle des surfaces aériennes. A. Un palmier à huile, *Elaeis guineensis*. L'une de ses 4 000 à 8 000 racines horizontales est dessinée sur la droite du tronc [30]. B. La symphorine, *Symphoricarpos occidentalis* (Caprifoliaceae). La partie aérienne s'élève à moins de 50 cm, et le système racinaire s'enfonce à 150 cm [32]. C. *Balsamorhiza sagittata* (Asteraceae). La partie aérienne mesure environ 5 cm de hauteur, tandis que la partie souterraine dépasse 2 m [31].

43

Éloge de la plante

cumuler ces diverses surfaces partielles avec celle du tronc. On comprend que ce travail n'ait été fait que sur des arbres jeunes et de hauteur modeste. Les données disponibles sont rares :

- 340 m² pour un jeune châtaignier de 8 m de haut;
- 400 m² pour un petit palmier à huile de 3 m ;
- 530 m² pour un épicéa de 12 m.

Il manque une loi allométrique qui nous permettrait de passer des mesures sur un jeune arbre à une approximation pour les plus grands. Quelle peut être la surface aérienne d'un arbre de 40 m de haut ? Une estimation de 10 000 m² (1 ha) n'est certainement pas exagérée; peut-être est-elle largement sous-estimée; il faut reconnaître que nous ignorons presque tout de la surface aérienne des plantes, d'autant plus que la surface « externe » ne

représente qu'un aspect de la question. Il a été suggéré de considérer aussi la surface « interne » permettant les échanges gazeux dans les poches sous-stomatiques, qui serait trente fois supérieure à la précédente : pour un jeune oranger portant 2 000 feuilles, la surface externe est de 200 m² et la surface interne s'élèverait à 6 000 m² [27].

En ce qui concerne les surfaces racinaires, les investigations sont encore plus difficiles et les données encore plus rares. La surface d'un simple plant de seigle s'élèverait à un total de 639 m²; sa surface souterraine serait cent trente fois plus grande que la surface aérienne et ses racines, mises bout à bout, représenteraient 622 km [28], avec un accroissement quotidien de 5 km [29]. Pour les poils absorbants, les chiffres deviennent énormes : 10 620 km de longueur cumulée, avec un accroissement de 90 km par jour [29] (figure 3).

On ignore si les deux facteurs indiqués ici, 30 et 130, ont une valeur générale. En admettant que ce soit le cas et en estimant à 1 ha la surface aérienne externe d'un grand arbre, la surface interne est de 30 ha, la surface racinaire de 130 ha et le total des surfaces d'échange avec le milieu se monte à 160 ha!

Seule une fraction de ce total est consacrée à la captation énergétique; le point essentiel est que les plantes sont de gigantesques surfaces. Pourtant, elles savent aussi, quand il le faut, faire des volumes ; une orange, un oignon, une noix de macadamia, un coco, une noisette, une bulbille d'igname, un rutabaga, une citrouille, un avocat, une prime montrent que les plantes savent mettre des tissus précieux ou des organes rares à l'abri de surfaces réduites; d'où les métaphores zoologiques, souvent gaillardes : plante à œufs, cul de négresse, gland, roubignolier, arbre aux souris, etc. Bien sûr, cette disposition

en sphère qui évoque l'animal est liée à la mobilité et à la dispersion. Pas si bêtes, les plantes...

Voyons maintenant comment l'animal se procure l'énergie dont il a besoin.

L'ANIMAL, UN PETIT VOLUME MOBILE...

Il s'approprie, par sa bouche, puis par son appareil digestif, l'énergie contenue dans des aliments ou dans des proies. Sur le plan de la qualité, cette énergie alimentaire — ou chimique — n'égale pas celle, rayonnante, qu'utilisent les plantes, mais la puissance du flux compense la médiocre qualité de l'énergie utilisée; l'animal n'a pas

fi

Fig. 4. Des modèles cubiques de mammifères. Les arêtes des cubes ont, de gauche à droite, 1 cm, 10 cm et 100 cm. Les volumes correspondants sont 0,001 litre, 1 litre et 1 000 litres. Pour permettre de remplir ces cubes, à flux constant et par unité de temps, des ouvertures ont été percées sur la face supérieure; elles ont, de gauche à droite, des surfaces de 0,001 cm², 1 cm² et 1 000 cm² [34].

besoin, comme la plante, de se nourrir toute la journée puisque Paliment ou la proie contiennent beaucoup d'énergie; par contre, il n'utilise cette énergie chimique qu'avec un rendement franchement mauvais.

En général, malheureusement, ni les aliments, ni les proies ne se présentent spontanément à l'entrée de l'appareil digestif ; il faut donc se les procurer, ce qui requiert la mobilité active. Cette dernière, à son tour, implique une surface modeste, puisque le fardage est proportionnel à la surface. Pour minimiser la surface et les dimensions linéaires, il suffit de privilégier le volume; cela met en outre tout point du corps à courte distance de la source d'énergie — l'appareil digestif —, d'où une forme qui rappelle celle de la sphère. On sait que cette dernière représente un maximum de volume abrité sous un minimum de surface. Ajoutons à cela que la double nécessité de se procurer des proies et d'échapper aux prédateurs est une contrainte forte qui amène l'animal à privilégier son volume, puisque la puissance locomotrice augmente, jusqu'à une limite, avec ce dernier.

Un animal, c'est donc essentiellement un volume, enveloppé dans une surface externe modeste. Pour les mammifères, dans une gamme de dimensions qui va de la souris au bœuf, le rapport de la surface externe au volume est peu différent de ce qu'il serait pour un cube. C'est la raison qui amène certains zoologistes à développer des modèles cubiques de mammifères (figure 4), afin de simplifier leurs calculs relatifs aux surfaces et aux volumes. Bien sûr, les cas particuliers abondent : beaucoup d'animaux ont des formes corporelles très éloignées de la sphère. Certains en profitent pour se cacher parmi les plantes — pycnogonides, Phyllopteryx, phasmes, phyllies —, les autres — iules, vers, serpents — sont, en général, bien lents.

Les animaux savent aussi, lorsqu'il le faut, réaliser de vastes surfaces internes. Nos poumons n'ont qu'un volume d'environ 6 l, mais leurs trente millions d'alvéoles représentent un total qui se monte à 100 m², la surface d'un joli petit appartement avec terrasse. Dans ce domaine, le meilleur exemple reste celui du tube digestif.

Voyage au pays de Informe

❖ AVEC DE VASTES SURFACES INTERNES

Si la surface externe de l'animal reste modeste, il n'en va pas de même de sa surface interne, celle de l'appareil digestif, au travers de laquelle l'énergie contenue dans les aliments entre réellement dans l'organisme. Cette surface digestive est énorme, comme l'a montré l'écologiste Marcel Hladik [33]. La figure 5 représente l'appareil digestif d'un mammifère, en l'occurrence un singe; la muqueuse intestinale porte des villosités visibles à l'œil nu, elles-mêmes recouvertes de microvillosités de 1 à 3 μm de longueur. À leur tour, ces microvillosités sont surmontées chacune d'une touffe de filaments ramifiés, eux-mêmes recouverts d'un revêtement fait de reliefs minuscules, le glycocalyx. Chacun de ces reliefs n'a que quelques dizaines d'angströms de longueur.

Ces quatre niveaux d'expansion de la muqueuse intestinale — villosités, microvillosités, filaments, glycocalyx — représentent ensemble une énorme surface de contact avec les particules alimentaires. Comme pour les plantes, il semble prématuré de tenter une quantification de cette surface, que Hladik [33] qualifie d'« immense » et, à la vérité, la notion même de surface n'est vraisemblablement pas adaptée, et il faudrait sans doute penser, entre bi- et tri-dimensionnalité, en termes de fractales (Jean-Marc Lévy-Leblond, communication personnelle).

Les microvillosités surmontées de leurs touffes de filaments ont une curieuse allure végétale, comme si cette forme était la meilleure possible lorsqu'il s'agit d'augmenter la surface. L'analogie avec la plante va-t-elle plus loin ? Hladik note que le glycocalyx, situé au-dehors de la membrane plasmique, mais formé de polysaccharides provenant du cytoplasme, est à

comparer à la paroi cellulosique des cellules végétales; rien n'indique que ce soit là autre chose qu'une coïncidence.

Par contre, une homologie fonctionnelle indiscutable unit la surface interne et digestive de l'animal à la surface externe et assimilatrice de la plante. Sur le plan de l'appropriation de l'énergie, ces deux surfaces s'équivalent (figure 6). L'animal? Une plante ahurissante, retournée comme un gant, qui aurait enfoui ses feuilles et ses racines dans son tube digestif. La plante? Une sorte d'animal fabuleux, retourné dedans-dehors, et qui porterait ses entrailles en guise de pelage.

47

Eloge de la plante

Fig. 5. Les surfaces digestives d'un animal. A. Le tractus intestinal du singe *Cercopithecus cephus*. L'échelle est de 5 cm. B. Les microvillosités qui couvrent la surface interne de l'intestin grêle. Chacune de ces microvillosités porte à son sommet une touffe de filaments ramifiés. L'échelle est de 1 μ m. C. L'extrémité d'une microvillosité. À droite, on voit les filaments ramifiés et, à gauche, leur revêtement

(glycocalyx), formé de petits reliefs côte à côte. L'échelle est de 400 μ m [33, 34].

48

Voyage au pays de Informe

Fig. 6. Homologie entre la surface externe (assimilatrice) de la plante et la surface interne (digestive) de l'animal. En haut, deux stades de la croissance d'une plante ; en bas, deux stades de la croissance d'un animal, dont l'appareil digestif est représenté sous forme simplifiée. L'animal n'occupe que le milieu aérien, tandis que la plante occupe deux milieux, aérien et souterrain.

49

Eloge de la plante

LES EFFETS DE LA CROISSANCE

Depuis Euclide, nous savons que la croissance, appliquée à une forme quelconque, privilégie le volume par rapport à la surface et, surtout, à la longueur ou à la largeur. Au modeste exposant 1 qui désigne les dimensions linéaires correspond un robuste exposant 2 qui indique la surface et un exposant 3 qui, en vainqueur, règne sur le volume (figure 7). Beaucoup plus tard, Galilée a mis en évidence les conséquences physiques des effets différentiels de la croissance en termes de résistance des matériaux.

Nous avons vu que divers modes d'appropriation de l'énergie contraignaient les plantes et les animaux à adopter des formes différentes. On va voir maintenant que cette contrainte se trouve renforcée par le fait que la croissance exerce une action différentielle sur ce qui définit la forme : dimension linéaire, surface et volume.

Étant fondamentalement un volume, l'animal s'accommode aisément de la croissance, puisque cette dernière privilégie le volume: aucun changement de forme n'est requis. En géométrie, on dirait que l'animal reste homothétique au cours de sa croissance; en réalité, l'homothétie n'est qu'approximative : un bébé a une plus grosse tête qu'un adulte, relativement aux dimensions de son corps.

Étant essentiellement une surface, la plante ne peut tolérer l'homothétie qui la conduirait à devenir trop volumineuse. Pactiser avec l'homothétie, ce serait sacrifier la surface et la photosynthèse deviendrait rapidement inopérante. La croissance d'une plante s'accompagne donc nécessairement d'un changement de forme; elle est une lutte permanente contre l'homothétie, qu'elle réussit à éviter à l'aide de deux stratégies complémentaires.

La première est évidemment d'adopter une forme qui s'éloigne autant que possible de celle d'une sphère, et cet objectif est atteint par le fractionnement de la croissance le long d'un petit nombre d'axes privilégiés qui se partagent l'espace : tronc et branches au-dessus du sol, pivot et racines latérales au-dessous (figure 6).

Pour la plante, les méristèmes apicaux résultant de ce fractionnement trouvent leur origine dans cette double nécessité d'éviter d'être envahie par le volume et de produire des structures linéaires

50

Voyage au pays de la forme

Fig. 7. Les effets différentiels de la croissance. On multiplie par 2 les dimensions d'un segment linéaire (à gauche), d'une surface (au centre) et d'un volume (à droite). Le segment de droite voit sa longueur doublée, mais

la surface est multi- pliée par 4 et le volume est multiplié par 8. La croissance biologique est directe- ment concernée par ces effets différentiels, puisqu'elle s'applique à des segments linéaires (la tige d'une plante, la queue d'un serpent), à des surfaces (une feuille, une aile de chauve-souris) et à des volumes (une pomme, un crâne).

— racines, tiges — porteuses de surfaces — feuilles et brachyrhizes —, ces dernières étant les homologues souterraines des feuilles.

À mesure que la plante poursuit sa croissance apparaît la nécessité d'une ramification, aérienne et souterraine (figure 6), qui donne accès à l'espace tridimensionnel sans les inconvénients liés au volume ; la plante s'approprie l'espace en le remplissant d'une surface complexe finement repliée sur elle-même, de sorte que le volume laisse la place aux dimensions linéaires et aux surfaces, et c'est en ce sens que les plantes ressemblent à des fractales. La seule ressemblance entre une plante et la bureaucratie ? Ça tend à se ramifier à mesure que ça grandit.

51

Éloge de la plante

Fig. 8. Changement de matériau. Le tissu d'origine est un parenchyme fragile et encombrant. Son remplacement progressif par des matériaux plus résistants, par exemple le bois, permet de maintenir le diamètre du tronc dans des proportions plus modestes.

Une deuxième stratégie de refus de l'homothétie est un changement de matériau, qui nécessite l'entrée en fonctionnement d'un autre type de

méristème, le cambium. Lorsque les axes s'accroissent en diamètre, on constate que le matériau initial, un parenchyme volumineux et fragile, est remplacé par un matériau rigide, plus condensé, moins vulnérable, le bois (figure 8).

Ce changement de matériau évite aux tiges et aux racines âgées de devenir trop volumineuses; il permet en outre de satisfaire aux contraintes mécaniques liées à l'effet d'échelle galiléen. Le bois, situé surtout vers la base de l'arbre, contribue à la stabilité et permet

52

Voyage au pays de la forme

aux très grands arbres de tenir debout; en définitive, on constate à quel point les plantes sont adeptes de Galilée.

L'appropriation de l'énergie a, certes, un rôle déterminant dans la forme des êtres vivants. Selon qu'ils vivent de l'énergie solaire ou se procurent l'énergie contenue dans des aliments, leurs formes seront nécessairement différentes, à tel point que les uns seront mobiles et les autres fixes.

Toutefois, la stratégie de l'appropriation énergétique n'est pas seule en cause. Les formes vivantes sont aussi contrôlées par l'espace qui les entoure, et par les relations qu'elles entretiennent avec la structure même de cet espace.

LA STRUCTURE DE L'ESPACE

L'Espace, tout le monde sait bien depuis Euclide qu'il est à trois dimensions. Il ne s'agit pas là d'une manière de parler, ni d'une convention arbitraire, et les mathématiciens sont unanimes : l'Espace est objectivement tridimensionnel et ses trois dimensions sont inter- changeables (figure 9A). Une quatrième « dimensionnalité » existe : le temps; mais alors il ne s'agit plus de l'Espace.

Tout cela concerne l'Espace avec un grand E, mais dans l'environnement très particulier que constituent la Terre et ses abords, dans notre espace familier, celui qui intéresse les êtres vivants, si la tridimensionnalité se maintient, les trois dimensions cessent d'être interchangeables. Dans l'histoire de la vie, et particulièrement dans le clivage entre les plantes et les animaux, cette perte de l'équivalence des dimensions spatiales est un fait essentiel. Une fois la verticale déterminée par la gravité, elle cesse d'être de même nature que les autres dimensions; les différences apparaissent aisément.

Par un point de l'espace, on peut faire passer une infinité de droites horizontales, mais une seule verticale (figure 9B). Deux plans verticaux peuvent se couper, alors que deux plans horizontaux sont toujours parallèles entre eux (figure 9C); la verticale et l'horizontale sont donc de natures différentes. Si l'est et l'ouest s'équivalent, comme le nord et le sud, il existe au contraire une profonde différence entre le zénith et le nadir, à cause de la force de gravitation liée à la masse de la Terre. Pour rendre compte de cette situation, on dit que

53

Éloge de la plante

Fig. 9. Les trois dimensions de l'espace. A. Les trois dimensions : la verticale n'est pas de même nature que les autres, parce qu'elle est

déterminée par la gravité. B. Par un point de l'espace on peut faire passer une infinité de droites horizontales mais une seule verticale. C. Des plans verticaux peuvent se couper, alors que des plans horizontaux sont toujours parallèles entre eux.

54

Voyage au pays de la forme

le plan horizontal est isotrope, tandis que la dimension verticale est anisotrope.

Sans entrer dans des considérations physiques qui ne sont pas de ma compétence, je dirai seulement qu'il est légitime de considérer que notre espace, pour vide qu'il soit, possède une structure. Ne spéculons pas sur l'éventuelle existence, ailleurs dans l'Univers, d'espaces différents aux structures inédites; essayons plutôt de comprendre ce qu'impose, aux objets inertes comme aux êtres vivants, plantes ou animaux, biologistes ou mathématiciens, le fait d'habiter un espace tridimensionnel, localement isotrope le long d'une horizontale, anisotrope le long de la verticale et, au moins à certaines échelles, profondément marqué par la gravité. Avant d'aller plus loin, il faut en effet préciser à quelle échelle se déroulent les phénomènes étudiés.

UÉCHELLE mas PHÉNOMÈNES

À Péchelle de la Terre, et puisqu'il s'agit d'un globe, les verticales convergent et les plans horizontaux se coupent, ce qui contredit les affirmations précédentes. Mais il s'agit là d'une échelle d'observa- tion qui

n'intéresse pas les êtres vivants. Euclide savait-il que la Terre était ronde ? L'espace qui porte son nom décrit mieux les conditions de vie des plantes et des animaux que ne permettrait de le faire un support sphérique (figure 10).

L'observation amène à diviser les dimensions des êtres vivants en deux domaines, séparés par une limite floue qualifiée ici de « hiatus » :

—— Dimensions microscopiques = 0 à 100 nm;

— Hiatus = 100 um à 1 mm;

—— Dimensions macroscopiques = 1 mm à 1 km.

Existe-t-il un lien entre la forme d'un objet quelconque et la structure de l'espace ? Et si ce lien existe, est-il le même quelles que soient les dimensions de l'objet ? Je propose une méthode fruste, mais simple : la forme de l'objet sera décrite de façon globale, par la notation de ses symétries et de ses polarités le long des trois dimensions de l'espace (figure 11A). Dans ces conditions est amorphe un objet dont la forme ne présente aucune régularité.

Un objet amorphe, sans symétrie ni polarité, traduisant une complète indépendance vis-à-vis de la structure de notre espace, est facile

Éloge de la plante

Fig. 10. L'échelle des phénomènes. Sur une sphère, les verticales convergent et les plans horizontaux se coupent (en haut). Toutefois, à l'échelle qui intéresse les plantes et les animaux, la surface terrestre peut être considérée comme un plan (en bas).

à trouver dans le domaine non vivant. Un astéroïde ou un simple caillou, détaché par un impact aléatoire d'une roche isomorphe, en sont des exemples (figure 11B). Plus généralement, l'objet amorphe résulte d'un processus non reproductible, ce qui le distingue des formes à polarités triples (voir ci-contre).

56

Voyage au pays de la forme

E F

Fig. 11 . Symétries et polarités. A. Symétries et polarités de quelques objets le long des trois dimensions de l'espace. B. Un objet amorphe, caillou ou astéroïde. C et D. Deux objets non amorphes, marqués par une polarité verticale liée à la gravité. E et F. Deux objets faits pour reposer indifféremment sur n'importe quel point de leur surface et marqués par une symétrie verticale.

57

Éloge de la plante

Qu'en est-il des objets non amorphes et de dimensions macroscopiques (1 mm-1 km) ? Avant d'aller plus loin, il convient de remarquer que les plantes, les animaux et les objets inertes qui nous sont familiers entrent pour la plupart dans cette gamme de dimensions ; il est donc envisageable de les traiter collectivement. Pourtant, il ne s'agit pas d'un amalgame hâtif entre le vivant et le non-vivant. D'Arcy Thompson faisait remarquer en 1917 que « d'innombrables exemples de formes ne sont pas spécifiquement liés au caractère vivant de l'organisme, mais sont des manifestations plus ou moins complexes d'une loi physique simple. [...] Le vivant, l'animé, nous, les occupants de ce monde, et ce monde que nous occupons, et certes toutes les choses inconnues, sommes tous soumis aux lois physiques et mathématiques » [35].

Fort de l'appui du grand homme, je me lance dans l'étude de la relation forme/espace, convaincu pourtant qu'il aurait fait cela avec davantage d'autorité et d'élégance.

LA RELATION ENTRE LA FORME DES ÊTRES VIVANTS ET L'ESPACE

Dans l'espace habituel, un objet macroscopique et non amorphe présente généralement une polarité verticale due à la gravité. Ce cas général est représenté ici par un chat et par une bouteille (figure 11). Des exceptions existent, avec les objets conçus pour reposer indifféremment sur n'importe quel point de leur surface (figure 11, E et F) ; la verticale est alors marquée par une symétrie.

Qu'en est-il des dimensions horizontales ? Pourquoi portent-elles parfois une symétrie et une polarité, comme le chat (1 1C), ou une infinité de symétries, comme la bouteille (1 1D) ? Il est clair qu'une distinction doit être établie entre deux sortes d'objets ; mais laquelle ? Notre expérience des chats et des bouteilles nous incite tout naturellement à distinguer les objets immobiles de ceux qui sont capables de se déplacer. Pourtant, je voudrais proposer de tracer une limite différente entre les objets qui « ont des liens

» avec la verticale, d'une part, ou avec l'horizontale, d'autre part. De quels liens s'agit-il ?

La figure 12 regroupe une série d'objets ayant soit un déplacement vertical, comme une fusée spatiale ou une montgolfière, soit une

58

Voyage au pays de la forme

Fig. 12. Des objets verticaux. Ces objets ont une croissance verticale, ou un déplacement vertical, ou une fonction marquée par la verticalité. Ils ont une polarité verticale, liée à la gravité; une symétrie radiale d'axe vertical fait que, quel que soit l'azimut d'observation, l'image sera la même, aux détails près.

59

Éloge de la plante

Fig. 13. Des objets horizontaux. Ils ont une croissance horizontale, un déplacement horizontal ou une fonction quelconque marquée par l'horizontalité. De tels objets ont une polarité verticale liée à la gravité, une polarité antéropostérieure qui définit le sens de la croissance, de la fonction ou du déplacement, enfin une symétrie bilatérale.

Voyage au pays de la forme

croissance verticale, comme un palmier, soit encore une fonction quelconque marquée par la verticalité, comme un puits ou la flamme d'une bougie.

Tous ces objets ont leurs dimensions horizontales marquées par des symétries; en d'autres termes, ils ont une symétrie radiale d'axe vertical et présentent pratiquement la même image quel que soit l'azimut d'observation.

La figure 13 regroupe une classe d'objets bien différente. Ceux-là ont soit une croissance horizontale, comme une route ou une feuille de flamboyant, soit un déplacement horizontal, comme un véhicule terrestre ou un animal, soit encore une fonction quelconque liée à l'horizontalité, comme une paire de lunettes ou un râteau.

Tous ces objets présentent une symétrie sur l'une des dimensions horizontales, et une polarité sur l'autre. Rappelons que dans le plan horizontal isotrope, la position de l'objet observé indique les deux directions. Chacun des objets de la figure 13 possède donc, sur l'une de ses dimensions horizontales, une polarité antéropostérieure qui définit le sens de la croissance, de la fonction ou du déplacement et, sur la dimension horizontale orthogonale à la précédente, une symétrie bilatérale — ou bilatéralité — lui permettant de se déplacer, de croître ou de fonctionner avec autant d'aisance dans toutes les directions. Encore une fois, cela ne concerne que notre espace familier. Bien qu'elle se déplace à l'horizontale, la station Mir n'a ni dorsiventralité, ni polarité antéropostérieure, ni bilatéralité; avec ses modules cylindriques alignés et ses capteurs solaires, elle a, curieusement, une allure végétale (Bruno Corbara, communication personnelle).

La disposition dans laquelle chacune des trois dimensions de l'objet se trouverait marquée par une polarité est rare ou franchement marginale. On en trouvera des exemples dans la figure 14, avec quelques véhicules hors normes répondant à des contraintes particulières, comme la gondole vénitienne, ou incapables de fonctionner correctement, comme l'avion dissymétrique Blohm und Voss 141. Ce sont là des objets fabriqués de main d'homme, et aucun objet inerte naturel ne paraît présenter de polarité triple : un tel objet est amorphe.

Dans le domaine du vivant, la polarité triple n'est guère répandue. Le seul groupe numériquement important dans lequel elle soit fréquente est celui des mollusques gastéropodes — escargot, bigorneau, Murex, buccin, limnée — dont la coquille en spirale brise la bilatéralité (figure 15). Mais la spirale est un cas particulier de symétrie (Éric Téraouanne, communication personnelle) et l'abandon de la

61

Éloge de la plante

Fig. 14. Des objets mobiles dissymétriques. Une gondole vénitienne; un side-car; l'avion dissymétrique Blohm und Voss 141, qui a volé en Allemagne pendant la Seconde Guerre mondiale, mais a été rapidement abandonné (avec l'aide du Deutsches Museum de Munich et du musée de l'Aéronautique du Bourget) [36] ; enfin, une pirogue à balancier de Polynésie. En bas : sur un mobile symétrique, la perte de la bilatéralité annonce l'imminence d'un changement de trajectoire.

62

Voyage au pays de la forme

Fig. 15. Des exemples d'animaux dont la bilatéralité n'est qu'approchée. L'évnt du cachalot, la position des yeux chez la limande [40], la dent du narval [37], l'asymétrie des pinces chez certains crabes, la coquille des mollusques gastéropodes. Il s'agit d'altérations légères de la symétrie, répondant à des contraintes spécifiques.

63

Éloge de la plante

bilatéralité stricte est à rapprocher de la lenteur du déplacement de ces mollusques. À cette allure-là, que gagneraient-ils à être bilatéraux ? Par ailleurs, les céphalopodes — calmars, Seiches, pieuvres, nautilus ou argonautes —, qui sont les plus rapides de tous les mollusques, présentent des symétries et polarités normalement associées aux vitesses élevées (voir aussi le *Berthelinia* de la figure 13). Tout cela montre que parmi les trois polarités des gastéropodes, la « polarité droite-gauche » est plus superficielle que les deux autres.

D'autres cas de polarité triple, ou plutôt de bilatéralité approchée, sont signalés chez les animaux : les mandibules dissymétriques de

Fig. 16. Le dahu d'Europe. En haut, la progression selon une courbe de niveau. En bas, la peau d'un dahu, un spécimen exceptionnel conservé au musée régional de Chamonix.

Voyage au pays de la forme

certains collemboles, le recouvrement des ailes chez les grillons, [inégalité des pinces de beaucoup de crustacés — homards, crabes violonistes —, le bras copulateur de quelques pieuvres, les organes sexuels des poissons *Anableps* et *Gulaphallus*; chez ces derniers, le mâle saisit la femelle dans une sorte de pince, le priape, situé soit à droite, soit à gauche [39]. Ajoutons le crâne modifié par la migration d'un œil d'un côté à l'autre chez les pleuronectes, soles ou flétans [40], la coloration de plusieurs amphibiens, salamandres ou dendrobates, ou celle du lycaon, les oreilles situées à des hauteurs différentes chez les rapaces nocturnes, le bec croisé, l'évent du cachalot et, bien sûr, la dent gauche du narval.

On le voit, il s'agit de légères altérations de la bilatéralité, répondant à des contraintes spécifiques, plutôt que de véritables cas de polarité triple. Les mains sont des objets à trois polarités; mais, en principe, les mains vont par deux puisque ce sont des images en miroir (énantiomorphes), et elles ont alors une symétrie et deux polarités comme le veut la nonne. Au fond, le seul exemple vraiment démonstratif est celui du dahu de nos montagnes (figure 16); on sait que chez cet animal remarquable, la perte de la dernière symétrie correspond à l'impérieuse nécessité de se mouvoir exclusivement le long des courbes de niveau.

CHANGEONS D'ÉCHELLE...

❖' et poursuivons cette enquête aux dimensions microscopiques (de 0 à 100 μm) qui sont celles des organismes unicellulaires — bactéries, amibes, euglènes, péridiniens, desmidiées, diatomées. « Les paramètres prépondérants ne relèvent alors plus de l'échelle qui nous est familière; nous sommes aux frontières d'un monde dont nous n'avons aucune expérience, et il nous faut réviser tous nos concepts », dit D'Arcy Thompson. La gravité devient négligeable au regard d'autres forces — tension superficielle, viscosité, frottements, mouvement brownien — et la polarité verticale n'existe pas, comme on le verra sur la figure 17.

En ce qui concerne les unicellulaires, le point décisif est que leurs petites dimensions leur confèrent une surface très vaste par rapport à

65

Éloge de la plante

Fig. 17. symétries et polarités à l'échelle microscopique (en haut), avec les exemples de Palgue verte *Volvox*, du radiolaire *Haliommatina* (au centre) et de la desmidiée *Micrasterias* (à droite). En bas, des symétries comparables mais à l'échelle astronomique : la Lune et Saturne.

leur volume, d'où une double aptitude à utiliser directement l'énergie solaire et à se déplacer pour capturer des proies. Ils sont à la fois des surfaces et des volumes, à la fois des plantes et des animaux; de fait, la distinction entre les deux règnes n'a pas de sens à cette échelle. On comprend pourquoi ces unicellulaires, fonctionnellement indifférenciés, ont précédé dans l'évolution les pluricellulaires; leurs dimensions plus

importantes, en les assujettissant à la gravité, ont imposé à ces derniers ce choix fondamental z être plante ou animal.

Un hiatus de 0,1 mm à 1 mm (ou de 100 μ m à 1 000 nm} sépare les dimensions microscopiques et macroscopiques ; en biologie, cette zone intermédiaire semble généralement évitée, ce qui pennet à des êtres vivants à polarité verticale de ne pas devoir affronter un milieu

66

Voyage au pays de la forme

Fig. 18. Un organisme qui change de forme en franchissant le hiatus 100 nm à 1 000 nm. Proche des champignons, Facrasiale Dictyostelium discoideum com- porte une phase où ses amibes sont dissociées (A) et se nourrissent de bactéries. Si la nourriture manque, les amibes convergent en un organisme pluricellulaire (B). Ce demier devient mobile et prend la forme d'une limace (C), avant de se fixer et d'adopter une forme végétale (D). En forme de protiste à des dimensions infé- rieures à 100 μ m, Dictyostelium discaideum adopte, au-dessus de 1 mm, une forme animale ou végétale [42, 43, 44].

67

Éloge de la plante

où une symétrie verticale serait mieux adaptée, ou vice versa. Cette zone n'est cependant pas totalement évitée. Un organisme singulier, connu sous le nom de *Dictyostelium discoideum*, existe sous trois formes différentes. Dans un premier temps, ses cellules sont dissociées; ce sont des amibes de 10 µm de longueur environ, se nourrissant activement de bactéries (figure 18A).

Dans un deuxième temps, lorsque la nourriture vient à manquer, les amibes convergent et se rassemblent par milliers en un organisme pluricellulaire (figure 18B), semblable à une petite limace de 4 mm de longueur environ, qui se déplace en laissant derrière elle une traînée de bave (figure 18C). Bilatérale, antéropostérieure et dorsiventrale, cette deuxième forme est de type animal. Après quelques jours de déplacement, cette limace se fixe, s'arrondit et met en place une tige verticale, de 5 mm de hauteur environ, portant un sporange à son sommet. Radiale et présentant une polarité haut-bas, cette troisième forme est de type végétal (figure 18D). L'intérêt, ici, est de vérifier que la forme dépend des dimensions et qu'elle n'est stable qu'en dehors du hiatus indiqué ci-dessus. À des dimensions inférieures à 100 µm, *Dictyostelium* a une forme de protiste, au-dessus de 1 mm il adopte une forme animale ou végétale.

Qu'en est-il dans le domaine zoologique ? « Un hiatus relativement profond sépare les unicellulaires des pluricellulaires. Il n'existe pas de mésozoaires », dit Grassé [41]. Il existe pourtant un groupe nommé *Mesozoa* [3] dont les représentants ne sont constitués que de quelques dizaines de cellules et ne mesurent que quelques centaines de µm de longueur. Ces animaux, les plus simples de tous, vivent dans les reins d'invertébrés marins, poulpes, annélides ou étoiles de mer, et se nourrissent exclusivement d'urine. Les adultes sont dorsiventrals mais les larves, plus petites, sont sphériques.

Les *Mesozoa* remettent-ils en cause l'existence du hiatus dimensionnel signalé ci-dessus ? Je pense plutôt que le nom qu'on leur a donné montre à quel point ces animaux font figure d'exception dans les dimensions 100 µm-1 mm, ce qui m'amène à adhérer à l'idée d'un hiatus, proposée par Grassé. D'ailleurs, comment s'étonner que la nature évite cette zone de dimensions intermédiaires où l'influence de la pesanteur et celle des

frottements sont en compétition, où les êtres vivants ne sont ni gros ni petits, où ils ne trouvent leur équilibre ni dans la structure sphérique ni dans la dorsiventralité '.7

Enfin, il serait probablement intéressant de continuer cette enquête dans les dimensions astronomiques, de 1 km à l'infini, où les objets,

68

Voyage au pays de la forme

Fig. 19. Les plantes : une symétrie radiale et une polarité haut-bas (à gauche). Les animaux : une polarité dorsiventrals, une polarité antéropostérieure et une symétrie bilatérale (à droite). La vie en milieu aquatique n'a pas d'effet sur ces règles

morphologiques, comme le montrent l'algue marine *Saccorhiza bulbosa* et le pois-son *Capros aper* (en bas).

69

Éloge de la plante

énormes et extérieurs à notre espace familier ne présentent pas de polarité (figure 17), ce qui s'observe aussi dans la forme des galaxies. Ce n'est pas

mon domaine. De cette brève étude des relations entre la forme et l'espace se dégagent trois idées.

La première est que la polarité verticale est propre aux dimensions macroscopiques. Aux dimensions extrêmes, microscopiques et astronomiques, elle n'existe pas, pour des raisons évidemment fort différentes selon Péc'helle.

Deuxième idée : la relation forme/espace ne fait aucune place à la nature de l'objet. Naturel ou fabriqué de main d'homme, vivant ou non vivant, cela n'a pas d'importance en ce qui concerne la forme, les symétries et les polarités; D'Arcy Thompson avait raison. Les êtres vivants, notamment, ne se singularisent d'aucune manière, et la relation forme/espace est évidemment antérieure à la vie.

Enfm, troisième idée : plantes et animaux appartiennent à des catégories de formes profondément différentes. Un peu schématiquement, on a une symétrie radiale et une polarité pour les plantes, deux polarités et une symétrie bilatérale pour les animaux (figure 19). Cela change tout, comme nous allons le voir maintenant.

UNE SYMÉTRIE RADIALE ET UNE POLARITÉ : LES PLANTES

Les êtres vivants fixés, animaux" ou végétaux, ont cette forme : hydre ou arbre à pluie, anémone de mer ou anémone des bois. C'est donc ici que les plantes ont leur place et, compte tenu de leur importance dans nos paysages, on les considérera comme les représentantes légitimes de cette catégorie formelle.

La polarité base-sommet, d'axe vertical, qui traduit leur allongement avec le temps, résulte de la fixation au substrat et de l'action de la pesanteur, « la force la plus permanente qui soit au monde et complètement sous-estimée parla morphologie végétale » [45].

* Avec des exceptions ; quelques animaux mobiles — oursins, astéries, ophiures, comatules - ont aussi cette forme, mais ils sont proches parents de groupes fixés. Quelques animaux fixés — lamellibranches, anatifes, balanes — n'ont pas cette forme, mais ils sont apparentés à des groupes d'espèces mobiles : la forme évolue plus lentement que les comportements.

70

Voyage au pays de la forme

Une très riche symétrie radiale, d'axe vertical elle aussi, se manifeste jusque dans l'anatomie interne (figure 20) et fait qu'une plante aura la même silhouette quel que soit l'angle horizontal sous lequel on la regarde. Tournez autour d'un chêne vert, et, aux détails près, si l'environnement est homogène, vous aurez toujours la même image devant les yeux (figure 21). Cette symétrie radiale est bien davantage qu'un caractère structural statique ; elle conditionne les performances de la plante : des fleurs dont la symétrie radiale a été artificiellement altérée attirent moins de pollinisateurs que les autres [46].

On remarque que dans la structure globale de la plante, polarité et symétrie sont l'une et l'autre portées par le même axe vertical, dont apparaît l'importance majeure. Pourquoi l'angle droit est-il si rare dans la nature alors qu'il est omniprésent dans les produits de l'industrie humaine ? Le meilleur exemple d'angle droit naturel, presque le seul, est celui qui fait le tronc d'un arbre avec l'horizon [27]. Bien sûr, cette disposition donne à l'arbre sa stabilité, en conservant le centre de gravité de la cime à la verticale de la base.

En biologie des plantes, la verticale dispose, par rapport à l'horizontale, d'une sorte de prééminence et d'antériorité, d'une position à la fois englobante et ancestrale; sans doute l'horizontale dispose-t-elle de propriétés plus avancées, plus performantes, mais elle semble ne les devoir qu'à un « fractionnement » de la verticalité, dans lequel disparaît la totipotence fondamentale liée à la direction du rayon terrestre et à la force de gravitation.

Les plantes fournissent beaucoup d'exemples qui montrent la prééminence du vertical sur l'horizontal. Le méristème, qui édifie l'axe vertical d'une plante, se fractionne en petits méristèmes latéraux qui vont construire les feuilles. Ces dernières, fondamentalement horizontales, sont très actives mais elles n'ont qu'une vie courte, et le méristème de l'axe vertical ne cesse de se fractionner pour produire de nouvelles feuilles, tandis que tombent les anciennes. Décapité, l'axe vertical d'une plante est rapidement régénéré, dans la plupart des cas, par l'entrée en fonctionnement d'un méristème latéral. Par contre, si l'on tronque une feuille en croissance, il n'existe aucune possibilité de régénération et la feuille restera définitivement tronquée. Lorsqu'une plante, comme le caféier, le cèdre ou le cacaoyer, présente en mélange des axes verticaux et des axes horizontaux, la bouture d'un axe vertical donne une plante normale, tandis que la bouture d'un axe horizontal ne donne qu'une plante horizontale, rampante, tout juste bonne à faire une pelouse! Les seuls animaux pour

71

Éloge de la plante

Fig. 20. Symétries et polarités. A. Une plante est projetée sur trois plans perpendiculaires : sur les deux plans verticaux, l'image est pratiquement la même, ce qui traduit la symétrie radiale d'axe vertical. B. Une coupe transversale dans une racine de fige. C. Le détail de son cylindre central]

[75]. D. Une coupe transversale dans une tige de fragon [75]. On constate que la symétrie radiale existe, même si elle n'est qu'approximative, quelle que soit Péchelle. E. Un animal est projeté sur trois plans perpendiculaires; sur les deux plans verticaux, les images sont différentes.

72

Voyage au pays de la forme

Fig. 21. Aux détails près, et si l'environnement est homogène, la plante offre une image identique quel que soit l'azimut d'observation. Dans le cas d'un animal, l'image dépend de l'azimut.

lesquels la verticale joue un rôle aussi important sont fixés, comme les coraux dont il sera question au chapitre 6. Les animaux libres sont bien différents — on va le voir maintenant.

UNE SYMÉTRIE BILATÉRALE ET DEUX POLARITÉS 1 LES ANIMAUX

C'est parmi les êtres vivants présentant une symétrie unique et deux polarités que se situent la plupart des animaux, lucanes ou kangourous, planaires ou cormorans. Quelques plantes, on le verra, ont aussi une symétrie et deux polarités, mais l'écrasante supériorité numérique du monde animal rend légitime de considérer les animaux libres comme les meilleurs représentants de ce type de forme.

Éloge de la plante

Les deux polarités, d'abord. L'une est représentée par la dorsiventralité, liée à la gravité et au contact avec le substrat; elle est matérialisée par le contraste entre un dos et un ventre, ce dernier accompagne des membres. L'autre est la polarité antéropostérieure (on dit aussi céphalocaudale) ; liée à la mobilité, elle donne à l'animal sa tête, dure et profilée, pour permettre une pénétration facile dans le milieu, et sa queue, dont les performances mécaniques ont moins d'importance puisqu'elle se contente de suivre le mouvement. Les animaux, dit Gould, « concentrent leurs organes sensoriels à l'avant, et positionnent leur anus à l'arrière, parce qu'ils ont besoin de savoir où ils vont et de s'éloigner de ce qu'ils laissent derrière eux » [47].

La symétrie unique est une bilatéralité et « l'émergence, au cours de la phylogenèse, de cette symétrie bilatérale est un événement particulièrement bien adapté à des interactions compliquées entre l'organisme et l'environnement. La liberté des déplacements, par exemple, et le recueil bilatéral et symétrique des signaux venant de l'environnement par les organes visuels, auditifs, tactiles et olfactifs gagnent beaucoup à cette organisation symétrique du corps et de ses centres de contrôle » [48]. Concrètement, si vous tournez autour d'une chèvre (figure 21), l'image que vous percevez va se modifier — sauf si la chèvre, intriguée, juge plus prudent de vous faire face.

Pour les animaux, cette symétrie bilatérale a une signification biologique importante [46]. Les individus qui la réalisent de la façon la plus complète sont plus robustes, trouvent plus aisément des partenaires sexuels, sont moins sensibles au parasitisme, etc. On pense en effet que le plan de développement de l'organisme animal est parfaitement symétrique, mais que l'individu n'a pas nécessairement les aptitudes requises pour réaliser ce

plan de façon optimale. Il s'ensuit une série de petits manquements à la symétrie, dans des sens divers, dont la somme est qualifiée d'asymétrie fluctuante (AF).

Un colloque de 1993 (Tempe, université d'Arizona) propose l'idée que l'AF donne la mesure de la qualité d'un phénotype. Chez l'être humain, l'AF est particulièrement forte chez les individus dont la mère abusait du tabac ou de l'alcool, chez ceux qui souffrent de divers désordres mentaux, de consanguinité ou d'anomalies chromosomiques telles que le syndrome de Down [46]. Tout cela conforte la vision de l'Antiquité grecque selon laquelle l'état optimal était représenté par la symétrie parfaite.

74

Voyage au pays de la forme

Fig. 22. Symétries et polarité: chez les monstres. A. Le cyclope d'Odilon Redon, 1880. B. Le centaure d'Altdorfer, 1648. C. Le monstre de l'espace de Hawkins

[50]. D. Bronze incrusté d'or de Bastet, la déesse-chat, Égypte ancienne. E. Bronze de Zev, 1958. F. L'elfe du fjord de Flågh-Staad [54].

75

Éloge de la plante

II

Fig. 23. Dissymétries internes. A. Un véhicule, sauf exception (figure 14) est extérieurement symétrique. Le pont d'un voilier en est un bon exemple. B. Par contre, à l'intérieur du même voilier, la symétrie n'a plus de raison d'être. C. Le wagon de [Orient-Express d'Agatha Christie était, lui aussi, symétrique à l'extérieur mais à dissymétrie interne. Un être humain est extérieurement symétrique, mais la plupart de ses viscères sont en position dissymétrique. D. L'appareil circulatoire. E. L'appareil digestif.

76

Voyage au pays de Informe

ET LES MONSTRES ?

La licence artistique n'affranchit pas de ces contraintes; même les monstres, ceux des livres pour faire peur (Bosch, Goya, Gustave Doré), ceux du bestiaire fantastique de Borges, ceux des bandes dessinées, des films d'horreur ou de la science-fiction, comme le sympathique E.T., restent le plus souvent dotés de symétrie bilatérale, de dorsiventralité et de polarité céphalocaudale (figure 22). L'auteur se veut libéré de toute règle et il ne se connaît aucune entrave, tout à son désir de surprendre ou d'effrayer. Pourtant, si fantastiques qu'elles soient, ses créatures restent conformes, avec une sorte de docilité, à ce que nous connaissons des relations entre l'espace et la forme des êtres mobiles; si cette conformité était perdue, ils ne seraient plus des monstres, mais seulement des objets amorphes et

dénués de signification, qui n'effraieraient plus personne. Question peu étudiée que celle de la forme des monstres. Je voudrais y apporter quelques bases bibliographiques [50 à 55].

Remarquons encore que la bilatéralité, qui se manifeste aussi bien dans le domaine de l'inerte que dans celui du vivant, ne concerne que les « organes externes, en contact avec l'air extérieur », dit Thom [49]. Porc ou dragster, avion de ligne ou coccinelle, les objets mobiles ne sont symétriques qu'en ce qui concerne leur interface avec l'exté— rieur ; à l'intérieur, qu'il s'agisse de viscères ou de machines, la symé— trie n'est plus respectée. Il est vrai, comme le dit Scania de Schonen [48], que « les fonctions assurées par le cœur, le foie, le pancréas ne gagneraient probablement rien à une disposition symétrique de ces organes » (figure 23). La question mériterait d'être creusée. Pour— quoi, dans l'être humain par exemple, une symétrie de plusieurs organes pairs — poumons, reins, testicules, hémisphères cérébraux —, alors que beaucoup d'organes impairs ont des positions dissymé— triques — estomac, gros colon, foie, rate, pancréas, cœur?

Remarquons enfin que si les animaux sont majoritaires dans la catégorie formelle « une symétrie-deux polarités », ils n'y sont pour— tant pas seuls. Les plantes ont exploré ces parages qui représenteraient pour elles un état archaïque [45] ; à l'époque de l'installation des premières plantes sur les terres émergées, on peut penser qu'e1les n'étaient pas nombreuses, que n'existait pas entre elles de compétition pour la lumière et qu'e1les pouvaient donc s'étaler au Soleil. À

77

Éloge de la plante

Fig. 24. Quelques exemples de plantes appartenant au système « symétrie bilaté— rale-deux polarités ». A. *Streptocarpus* et *Epithema* sont des

Gesneriaceae africaines dont la structure est fondée sur le développement d'un cotylédon qui peut atteindre 30 cm de longueur. L'autre cotylédon disparaît. B. Un prothalle de fougère; longueur: 20 mm. C. Marchantia, une hépatique; longueur: 30 mm. D. Phyllostachys, un bambou japonais dont les chaumes dressés, dépassant 10 m de hauteur, proviennent de la ramification des axes souterrains. E. Les axes souterrains de Phyllostachys se ramifient aussi à l'horizontale, donnant à la plante la forme d'une vaste feuille de plusieurs dizaines de mètres de longueur, qui n'est représentée ici qu'en partie. Les ronds indiquent la position des chaumes.

78

Voyage au pays de la forme

radiale-une polarité » et le système « symétrie Q bilatérale-deux polarités ».

En partant du système radial (A), une diminution

de la hauteur a pu conduire l'organisme au point où le

rapport du volume à la surface

Fig. 25. Passages entre le système « symétrie A /

face favorisait la mobilité active; celle-ci impose alors la symétrie bilatérale, comme on l'observe chez

les oursins. En prenant
pour point de départ 5 le système bilatéral (B),
la compétition pour
la lumière a pu rendre
nécessaire une croissance
verticale, donc l'adoption
du système radial. Les
plantes terrestres actuelles

auraient cette origine, d'après Leistikow [45].

À l'époque actuelle, les plantes à une symétrie et deux polarités sont peu nombreuses mais elles témoignent de l'ampleur de la versatilité végétale, dont nous verrons d'autres exemples dans la suite (figure 24).

Comment l'évolution a-t-elle pu relier l'un à l'autre deux systèmes aussi différents que « symétrie radiale-une polarité » et « symétrie bilatérale-deux polarités » ? La question est légitime puisque ces deux systèmes coexistent chez les plantes comme chez les animaux. Bien qu'il s'agisse de spéculation, il est possible d'imaginer des voies de passage entre ces deux systèmes qui se partagent le monde des vivants pluricellulaires ; on les trouvera schématisées dans la figure 25.

En partant du système radial, une diminution de la hauteur de l'organisme peut aller jusqu'au point où le rapport du volume à la surface devient propice à la mobilité active, cette dernière imposant alors la bilatéralité. Les échinodermes montrent ce genre de dévolution, depuis les crinoïdes, qui formaient au Silurien de véritables prairies d'animaux radiaires et fixés,

jusqu'à nos modernes oursins, chez lesquels on voit la bilatéralité se mettre en place en parallèle avec la mobilité.

79

Éloge de la plante

Fig. 26. Les premiers stades du développement du xénope (à gauche) et de la capsule (à droite). Chez l'animal comme chez la plante, la cellule-œuf a déjà les polarités et les symétries de l'adulte ; elles marquent profondément les premiers stades de l'embryogenèse. En bas, côte à côte, un embryon de xénope à huit cellules et un embryon de capsule à quatre cellules. Entre eux, les deux barres verticales montrent les dimensions de ces deux embryons à la même échelle : 1 000 μ m pour l'animal contre 60 μ m pour la plante [56, 57].

80

Voyage au pays de la forme

En prenant pour point de départ le système bilatéral, une modification des conditions écologiques accompagnée de la compétition pour la lumière aurait rendu nécessaire la surrection à la verticale et l'adoption du système radial. C'est ainsi, à partir de formes ancestrales rampantes, qu'auraient pu prendre naissance nos modernes plantes terrestres [45].

On remarque que dans cette vision de Pévolution des formes — je rappelle qu'elle est spéculative — les plantes et les animaux se comportent de façons inverses, le point de départ des uns étant le point d'arrivée des autres.

Dans ce qui précède, la forme des êtres vivants a été perçue comme une donnée acquise, observable à « l'instant t ». Bien entendu, une vision plus dynamique s'impose; c'est d'embryogenèse qu'il s'agit maintenant, et plus généralement de morphogenèse. La mise en place des formes au cours du temps se fait-elle de la même façon chez les plantes et les animaux ?

QU'EST-CE QU'UN EMBRYON?

Embryon est un terme employé indistinctement dans les deux règnes. Il désigne le résultat de la morphogenèse au cours d'une période qui s'étend de la première segmentation de l'œuf au début de la vie autonome : éclosion, naissance ou germination. Pendant cette période, c'est une énergie d'origine maternelle qu'utilise l'embryon, qui est donc, par définition, un parasite. Le passage de la cellule à l'organisme — qui est l'essence même de l'embryogenèse — se fait-il de la même façon chez les plantes et chez les animaux ? Au début, les processus semblent identiques, chez deux exemples très bien étudiés, la capseHe et le xénope, une jolie petite herbe et une sorte de vilain crapaud.

Après la fécondation du gamète femelle par le gamète mâle, un œuf se forme, qui est la première cellule de l'embryon, la première de la future plante ou du futur animal. Cette cellule-œuf, chez la capseHe comme chez le xénope, présente d'emblée un haut et un bas — elle est donc polarisée (figure 26). Dans l'œuf de capseHe, nettement allongé, le noyau se trouve vers le haut, alors que la base est marquée par une vacuole. L'œuf de capseHe possède déjà la symétrie radiale

Éloge de la plante

Fig. 27. Eorientation de l' organisme et le point d' entrée du gamète mâle dans le gamète femelle. Chez les plantes, qu'il s'agisse d'un arbre (A) ou d'une herbe (B), le point d'entrée du tube pollinique dans le gamète femelle indique — dans la majo- rité des cas — la pointe de la première racine. Chez les animaux, qu'il s'agisse d'un insecte (C), d'un poisson (D) ou d'un mammifère (E), le point d'entrée du sper- matozoïde dans le gamète femelle détermine l'emp1acement de la tête.

Voyage au pays de la forme

et la polarité haut-bas qui marqueront la plante pendant toute la durée de sa Vie. Le sens de cette polarité est conféré par la rencontre des deux gamètes ; la pointe de la future racine est déterminée par le point d'entrée du spermatozoïde dans le micropyle ovulaire, à l'extrémité duquel se situe le gamète femelle (figure 27).

Lorsqu'il est sur le point de se diviser pour la première fois, l'œuf de xénope a une forme sphérique, mais son contenu n'est pas symé- trique. On distingue un « pôle animal » en haut, dont le cytoplasme est dense, et en bas, chargé de réserves, un « pôle végétatif » ; on notera au passage le côté cocasse du vocabulaire adopté par les zoo- logistes, qui témoigne à lui seul de cette tranquille conviction que l'animal et l'homme sont plus nobles, plus vivants que la plante.

Les grands axes du corps du xénope apparaissent tout aussi précocement que ceux de la capselle. Le pôle animal de l'œuf indique le dos, le pôle végétatif le ventre. L'axe dorsoventral est donc déjà en place, avant même la première segmentation. Le point d'entrée du spermatozoïde détermine l'emplacement de la tête, tandis qu'au point diamétralement opposé le « croissant gris » a déjà la bilatéralité qui marquera pendant toute sa vie le corps de l'animal (figure 26). Ici, il paraît intéressant de faire un détour vers l'une des branches les plus novatrices de la biologie actuelle : l'embryologie moléculaire.

LES GÈNES HOMÉOTIQUES

L'embryologie moléculaire, pour récente qu'elle soit, a des racines anciennes, qui s'enfoncent dans les strates de la connaissance scientifique jusqu'aux « transferts de fonction » de Corner [58] et même jusqu'aux « translocations morphiques » de Leavitt [59].

Le fait qu'au cours du développement une partie de l'organisme se mette à ressembler à une autre a été qualifié d'homéosis. Un mécanisme homéotique est celui par lequel au site d'une partie A d'un organisme se trouve exprimé soit un caractère d'une partie B, soit cette partie B elle-même dans son entier [60]. La figure 28, inspirée des travaux de Leavitt, Corner, Meyerowitz et autres, groupe quelques exemples d'homéosis pris chez les animaux comme chez les plantes, puisque nous sommes en face d'un mécanisme commun aux deux règnes.

Fig. 28. Quelques exemples de modifications homéotiques. Dans la pomme cajou (A), le pédoncule chamu remplace le mésocarpe charnu de la prune (B). Les graines peuvent accumuler des réserves de trois façons différentes : dans Falbumen (C), dans les cotylédons (D), dans l'axe de Fembryon (E). Deux espèces diffé- rentes du genre Lathyrug (F). A droite, les folioles ont disparu et elles sont rem- placées par les stipules. A partir d'une fleur normale et complète (G), on peut obte- nir une fleur double dans laquelle les étamines sont changées en pétales (H). Dans le mutant leafy, toutes les pièces florales ont pris l'aspect de sépales (I). J. Tête de mouche avec ses deux antennes. K. Dans le mutant Antennapedia, l'une des

antennes est remplacée par une patte. L. Un diptère portant la mutation Bithorax (58, 59, 61, 62].

84

Voyage au pays de la forme

Au cours des dix dernières années, la détection et l'analyse de mutants ont permis la mise en évidence de nombreux gènes homéotiques, responsables de la transformation d'une partie du corps en une autre. Outre ces changements, souvent monstrueux, qu'ils occasionnent lorsqu'ils mutent, les gènes homéotiques sont respon- sables de la régionalisation précoce de Fembryon. La figure 29 montre cette régionalisation le long de l'axe Vertical d'une plante [63]

Fig. 29. La régionalisation de l'embryon. Chez la plante, à partir d'un stade très précoce (embryon à huit cellules), trois groupes de gènes mettent en place la régionalisation longitudinale en trois domaines (A) ; m = méristème, e = épicotyle, c = cotylédons, h = hypocotyle, r = racine. Un mécanisme génétique indépendant du précédent met en place la zonation anatomique (B); ep = épiderme, p = parenchyme, t = tissus vasculaires [63]. Chez la drosophile, dans les segments d'ADN contrôlant la régionalisation de l'embryon, la position des gènes correspond à la position antéro-postérieure du produit de ces gènes sur le corps de la mouche (C). Ainsi lab est responsable des antennes, et Abd B de la partie terminale de l'abdomen [62].

85

Éloge de la plante

et le long de l'axe antéro-postérieur d'un animal [62]. Sur la figure 29C, relative à la drosophile, la position des gènes dans les segments d'ADN contrôlant la forme correspond à la position antéro-postérieure de l'expression de ces gènes sur le corps de la mouche. Il y a là une résurgence inattendue de l'animalcule dont, jusqu'au XIX^e siècle, les embryologistes pensaient qu'il était préfiguré dans l'œuf.

Pour passionnants que soient les développements actuels de l'embryologie moléculaire, on peut toutefois regretter que les travaux sur les gènes homéotiques des plantes et des animaux soient conduits de façons divergentes. Chez l'animal, l'embryogenèse complète de nombreux groupes, des nématodes aux mammifères, se trouve prise en compte, alors que chez les plantes les efforts portent majoritairement sur les gènes qui gouvernent, chez quelques espèces d'angiospermes — Arabidopsis, Antirrhinum, tabac, maïs —, le développement des organes sexuels et des pièces florales qui les entourent [61, 64, 65, 66]. De cette différence dans

les objectifs résultent des données pour l'instant hétérogènes, chez les animaux et chez les plantes. Il serait plus fructueux de comparer des phénomènes comparables, à savoir les embryogenèses somatiques dans les deux règnes, comme le fait Jur- gens ; on constate alors une similitude inattendue des complexes homéotiques, non seulement entre les divers groupes animaux, mais aussi entre les animaux et les plantes, comme s'il existait « des principes communs à la construction de tous les organismes pluricellulaires » [63]. Cette unité dans la mise en place de la forme vivante est, à mon sens, ce que l'embryogenèse moléculaire a de meilleur à nous apporter pour l'instant.

Pour en revenir aux symétries et aux polarités, il est intéressant de savoir que ces grands axes, qui structurent l'organisme pendant toute sa vie, sont mis en place à un stade extrêmement précoce, dès la fécondation et avant même que l'œuf ne se segmente. Lorsque la segmentation commence, les œufs de xénope et de capselle mettent en œuvre des mécanismes différents.

ŒUF D'ANIMAL, ŒUF DE PLANTE

L'œuf de xénope (figure 26) se divise deux fois de suite par des cloisons verticales — ou, pour être plus précis, par des mitoses à fuseau horizontal —, ce qui donne quatre cellules pratiquement iden-

Voyage au pays de la forme

tiques entre elles, chacune comportant un pôle animal et un pôle végétatif. À ce stade, si on sépare expérimentalement ces quatre cellules, on obtient

un clone de quatre xénopes identiques, parfaitement viables. Plus tard seulement, le troisième cycle de divisions cellulaires donne des cellules inégales, quatre petites en haut, quatre grosses en bas, riches en réserves.

Au contraire, l'œuf de capselle se divise par des cloisons horizontales, c'est-à-dire par des mitoses à fuseau vertical, et les deux cellules résultantes sont d'emblée différentes : celle d'en haut a un cytoplasme dense, celle d'en bas est marquée par la présence de la grosse vacuole (figure 26). D'autres différences apparaissent. Chez le xénope, les douze premiers cycles de divisions cellulaires sont synchrones, ce qui implique que dans un embryon de plus de mille cellules, certaines relativement petites, d'autres volumineuses et chargées de réserves, toutes se divisent en même temps. C'est seulement dans un embryon de plus de deux mille cellules que les divisions cessent d'être synchrones.

Chez la capselle, les divisions ne sont jamais synchrones. Dès la troisième mitose (figure 26), on constate que la cellule de la base se divise, tandis que celle du sommet remet cet effort à plus tard. Cet asynchronisme me semble être le premier témoignage de cette absence de centralisation qui caractérise la plante. Les différences s'accroissent encore par la suite. L'embryon du xénope passe d'abord par le stade d'un petit amas cellulaire sphérique — curieusement baptisé d'un terme botanique, *morula*, « petite mère ». Puis il se change en *blastula* en se creusant d'une cavité interne, le *blastocèle* (figure 30). Le stade *gastrula* (figure 30) est essentiel. Sans augmenter de volume, l'embryon se creuse par invagination de sa paroi, ce qui crée une cavité interne, ouverte sur l'extérieur par un *blastopore*.

L'embryon est alors une structure doublement creuse, dont l'essentiel du contact avec le milieu externe est maintenant assuré par des surfaces internes. Ces dernières, qui vont augmenter pendant toute la période d'embryogenèse, deviendront les surfaces digestives, au travers desquelles les aliments pénétreront dans l'organisme animal.

Éloge de la plante

Fig. 30. Embryologie du xénope et de la capselle (suite). Chez le xénope, l'embryon passe par les stades morula (A, vue externe), blastula (B, vue en coupe pour montrer le blastocèle), gastrula (C, vue en coupe passant par le blastopore) et neurula (D, vue externe montrant la mise en place du système nerveux) [56]. E à H.

L'embryon de capselle, avec son suspenseur et sa vésicule basale. Les cotylédons apparaissent en H [57].

88

Voyage au pays de la forme

LES ANIMAUX SONT RIGOLOS

On pourrait croire que le blastopore, cette ouverture par laquelle le tube digestif ouvre sur l'extérieur, va devenir la bouche. C'est vrai chez des animaux assez terre à terre — escargot, lombric, crabe, insecte ou scorpion. Mais chez les vertébrés, comme le xénope ou l'être humain, le blastopore donne l'anus, la bouche n'apparaissant que plus tard, en un point diamétralement opposé. Lorsque vous rencontrez un bavard ou un frimeur, dites-leur que la modestie sied à qui disposait d'un anus avant même d'avoir une bouche, et n'avait comme moyen d'expression, avant de pouvoir parler, que le pet. Les animaux sont rigolos.

Dans un stade encore ultérieur, nommé neurula, on voit se mettre en place les tissus qui deviendront le système nerveux de l'animal. Cela ne concerne plus la plante. D'ailleurs, depuis le début, l'embryon végétal relève d'une tout autre logique, et l'exemple de la capsule le montre bien (figure 30). Jamais il ne se creuse; contrairement à l'embryon animal, il grandit en restant plein et convexe, et sa surface de contact avec le milieu externe est celle par laquelle l'énergie lumineuse, d'une part, et l'eau, d'autre part, vont pénétrer dans la plante.

Je ne m'attarderai pas plus longtemps sur les mécanismes, très étudiés, qui édifient les embryons animaux et végétaux jusqu'à leur développement complet, mais je voudrais montrer que nous sommes là devant deux mondes différents. L'embryogenèse animale est un phénomène complexe, auquel concourent de nombreux mécanismes, reliés entre eux par un processus très poussé d'intégration, et dont le résultat est à la fois précis et remarquablement fini. Chaque cellule de l'embryon animal se comporte et se différencie en fonction des informations qu'elle reçoit. L'une d'entre elles est sa position dans l'un des feuillets de la gastrula : une cellule de l'endoderme ne pourra participer qu'à la construction du tube digestif, alors qu'une cellule de l'ectoderme pourra avoir, dans sa descendance, un neurone.

L'embryon animal privilégie la différenciation cellulaire : elle utilise de multiples mécanismes dont certains, comme la régulation de l'activité des gènes, sont encore mal connus, tandis que d'autres, comme l'action des hormones, sont maintenant maîtrisés jusqu'au

, <, /

Fig. 31. L'embryon animal est un modèle réduit de l'adulte. Qu'il s'agisse d'un poisson, d'une salamandre, d'un oiseau ou d'un être humain (de gauche à droite), les stades précoces (en haut) se ressemblent étroitement, tandis que les stades tardifs (en bas) ressemblent aux adultes [68].

90

Voyage au pays de la forme

niveau expérimental. L'embryon animal privilégie aussi le mouvement; les cellules sont mobiles et elles migrent, les tissus se replient en gouttières ou en tubes qui se changeront par la suite en organes. Chez les mammifères, le meilleur exemple de cette mobilité cellulaire est donné par la migration précoce des cellules germinales, celles dont les descendantes donneront les gamètes, vers les crêtes génitales, qui deviendront les gonades. Le développement résulte du phénomène de l'induction, lui-même lié à ces corrélations entre territoires, ou entre cellules. Les mitoses concourent n'importe quelle partie de la structure, et l'apoptose, ou mort cellulaire programmée, est abondamment utilisée. Au terme d'une complexe et précise succession d'événements, l'embryon animal achevé, parvenu au stade où la naissance (ou l'éclosion) devient possible, est un individu miniature, mais complet; la succession des transformations embryonnaires a un caractère presque totalement prévisible : on sait d'avance que le jeune chien aura deux oreilles et quatre pattes.

Même si quelques catégories cellulaires font encore défaut à la naissance — les gamètes, par exemple —, l'embryon animal n'en ressemble pas moins étroitement, taille mise à part, à ce que sera l'adulte (figure 31) ; tous les organes internes sont déjà présents, et en état de marche. Les animaux à métamorphose — crustacés, insectes, amphibiens, certains poissons — ne rentrent qu'approximativement dans ce schéma.

L'embryogenèse végétale est plus simple, elle fait appel à un processus moins poussé d'intégration et les hormones, à supposer qu'elles existent chez les plantes, y jouent un rôle moins visible. D'autres différences apparaîtront plus tard; pour l'instant je voudrais présenter les hormones, car elles montrent dans quel cul-de-sac la recherche risque de s'engager lorsqu'elle s' imagine que les plantes et les animaux fonctionnent de la même façon.

L'AFFAIRE DES HORMONES

En 1905, Ernest Starling, un physiologiste britannique travaillant sur la digestion chez les vertébrés, découvre que lorsqu'un animal s'alimente, sa paroi intestinale sécrète une substance chimique qui se déverse dans la circulation sanguine et stimule l'entrée en fonction du

91

Eloge de la plante

pancréas [67]. Se rendant compte ensuite que le cas de cette substance (la sécrétine) n'est pas isolé, Starling crée le terme hormones pour une série de composés chimiques fonctionnant selon une séquence désormais classique z

synthèse par un organe A, transport par les vaisseaux sanguins, enfin action spécifique sur un organe B à une concentration bien précise; l'homonologie animale est née.

À la même époque, la physiologie végétale travaillait à l'interprétation des résultats expérimentaux obtenus, un demi-siècle auparavant, par Charles Darwin et son fils Francis, sur l'attraction du coléoptile des graminées par la lumière, ou phototropisme [69] (figure 32). Le coléoptile, au cours de sa croissance, est attiré par la lumière (A). Darwin avait montré qu'en plaçant un capuchon sur le sommet du coléoptile, celui-ci devenait insensible à la lumière (B). Décapité, il devenait également insensible à la lumière (C).

D'autres chercheurs avaient ensuite montré qu'en intercalant une couche de gélatine entre le coléoptile décapité et son apex, l'attraction par la lumière se faisait à nouveau sentir (D); si une substance chimique intervenait dans le phototropisme, elle était donc capable de franchir une barrière de gélatine. En l'absence de lumière, on obtenait la courbure en faisant agir cette substance d'un seul côté de la section, en excentrant l'apex (E); cet apex excentré pouvait encore être remplacé par un bloc de gélatine dans laquelle ladite substance avait diffusé au préalable (F).

Les physiologistes du végétal, c'est notoire, ont toujours tenu à se démarquer de la botanique et, d'une certaine manière, de la plante elle-même; ce trait de leur psychologie a évidemment joué un rôle dans l'empressement avec lequel ils ont adopté le concept d'hormone dès sa découverte par Starling [67]. Cette marque d'allégeance à la physiologie animale et humaine a d'abord donné, en apparence du moins, d'excellents résultats. Le terme phytohormones est créé et immédiatement adopté.

Bien entendu, le transfert à la plante de l'homonologie animale se heurtait à une difficulté : la plante n'avait pas de circulation sanguine. On admit qu'un transport par la sève pouvait pallier cette « lacune ». Sur la base d'un mécanisme hormonal issu de l'étude des vertébrés, le phototropisme végétal a reçu une interprétation d'apparence satisfaisante. La séquence synthèse—transport-action, classique chez l'animal, semblait pouvoir être retrouvée chez la plante. L'organe émetteur, synthétisant la phytohormone, était le côté non éclairé de l'apex ; l'organe récepteur était la zone d'élongation cellulaire, située

Voyage au pays de la forme

Fig. 32. Eajfaire des hormones. A. Le coléoptile d'une graminée, au cours de sa croissance, est attiré par la lumière. B. Encapuchonné, le sommet du coléoptile devient insensible à la lumière. C. Décapité, le coléoptile devient également insensible à la lumière. D. Uintercalation d'une couche de gélatine ne change rien au résultat. E. En excentrant l'apex, on obtient la courbure en l'absence de lumière. F. L'apex excentré peut être remplacé par un morceau de gélatine sur lequel l'apex a, au préalable, séjourné. Ces résultats sont compatibles avec l'hypothèse hormonale; les trois derniers ne le sont pas. G. On obtient une réponse à la lumière en éclairant la base du coléoptile. H. Le coléoptile décapité redevient sensible à la lumière après un délai de cinq heures. I. Le coléoptile se détourne d'une lumière trop puissante [69].

Éloge de la plante

sensiblement plus bas et, entre les deux, la sève assurait le transport; il ne restait plus qu'à extraire et à identifier la phytohormone responsable.

En 1937, Went et Thimann montrent que l'acide B-indolyl-acétique — ou auxine — était capable, en l'absence d'apex, d'assurer la croissance de la zone d'élongation; placée d'un côté de la section, l'auxine induisait la

courbure en l'absence de lumière. Retrouvée en quantités variables dans les tissus de la plante intacte, l'auxine était donc bien la première phytohormone identifiée ; on en identifia beaucoup d'autres par la suite [70]. Trente ans après sa grande sœur, l'hormonologie végétale prenait son essor pour un demi-siècle, tandis que l'agriculture se mettait elle aussi à penser en termes d'hormones. Leur utilisation pour tuer les mauvaises herbes, accélérer la croissance des plantes cultivées, déclencher leur floraison, planifier la maturation des fruits et même leur calibre, tout cela permettait de dégager d'énormes profits; la recherche s'en trouvait puissamment stimulée et, dans les années 1980, l'hormonologie était encore « un des chapitres majeurs de la physiologie des plantes » [71].

Pourtant, les premiers craquements de l'édifice étaient antérieurs aux années 1980. La sève n'assurant pas les transports prévus, le terme hormone avait été critiqué et remplacé par substance de croissance, puis par régulateur de croissance; mais le sentiment d'inadéquation persistait, du fait que la croissance n'était pas toujours en cause — dans la maturation des fruits par exemple. C'est en 1981 que le physiologiste Antony Trewavas, de l'université d'Edimbourg, jette un pavé dans la mare. Sa critique de la théorie hormonale est sévère mais, comme on va le voir, elle est aussi pleine d'intérêt dans le cadre d'une comparaison entre les plantes et les animaux [72].

Trewavas s'attaque d'abord à l'interprétation hormonale du phototropisme. Il rappelle que dix ans auparavant, un doute est venu entacher la valeur des expériences : la gélatine utilisée n'étant pas stérile, elle contenait des bactéries productrices d'auxine [73]. Aucune corrélation n'existe, dit-il, entre la concentration en auxine dans la zone d'élongation et le taux de cette élongation; alors que les hormones animales n'agissent qu'à une dose très précise, les plantes seraient-elles capables de répondre à une large gamme de concentrations ?

Trois résultats expérimentaux embarrassent les tenants de l'orthodoxie hormonale ; on verra sur la figure 32 qu'on obtient une réponse à la lumière en éclairant la base du coléoptile (G); un coléoptile

Voyage au pays de la forme

décapité, d'abord insensible à la lumière (C), redevient sensible après un simple délai de quelques heures (H); enfin, le coléoptile se détourne de la lumière si celle-ci est trop puissante (I). On a, dit Trewavas, systématiquement occulté tous les faits qui ne cadraient pas avec l'interprétation hormonale.

L'ACTION DE LA LUMIÈRE RESTE OBSCURE

Les plantes, demande-t-il, ont-elles vraiment besoin d'un contrôle hormonal ? Il propose une autre hypothèse, dans laquelle la lumière elle-même serait directement l'agent de la réaction du coléoptile, en modulant la quantité de nutriments dans les tissus en élongation. Cette hypothèse rend compte des faits, sans pour autant que l'on puisse prétendre avoir parfaitement compris le phototropisme. En 1984, Weyers, un physiologiste rallié aux idées de Trewavas, reconnaît que « l'action de la lumière reste obscure » [69].

Ce qui nous importe ici est de constater qu'un mécanisme animal ne rend pas compte de la vie des plantes; c'est en effet au niveau de la comparaison entre les deux règnes que Trewavas situe son argumentation. Plantes et animaux ayant divergé depuis plus de 550 millions d'années à partir d'ancêtres communs unicellulaires, il n'y a pas de raison de supposer, dit-il, que dans l'état pluricellulaire leurs moyens de communication entre cellules soient les mêmes. Sa comparaison des deux règnes entraîne la conviction.

Les animaux révèlent de grandes différences entre les tissus constitutifs de leurs nombreux organes. Cette discrétisation tissulaire au sein du même

animal permet à des glandes endocrines de coexister avec des groupes de cellules cibles, d'où le système des hormones capables de délivrer des messages à distance ; c'est là-dessus, dit Tre- wavas, que les animaux fondent leurs caractéristiques majeures, le développement planifié de la structure et le contrôle centralisé du fonctionnement [72].

Rien de tel chez les plantes, dont le continuum tissulaire empêche de reconnaître des organes donneurs ou récepteurs permanents. C'est selon son stade de développement que chacune des cellules du végétal est capable de produire et d'utiliser l'ensemble des substances considérées jadis comme des phytohormones [71]. Même si

95

Éloge de la plante

Fig. 33. Embryologie du xénope et de la capselle (fin). A. Un embryon de xénope au stade du bourgeon caudal (vue dorsale). B. Têtard de xénope. C. Le xénope adulte, *Xenopus laevis*. Chez la capselle, les cotylédons deviennent clairement visibles (D), puis ils se recourbent (E), ce qui permet à la graine d'adopter une forme arrondie (F). Le suspenseur disparaît [75]; m = méristèmes. G. La gennin- nation. H. La capselle (*Capsella bursa-pastoris*, Brassicaceae), en début de floraison et de fructification.

96

Voyage au pays de la forme

ces substances, utilisées artificiellement, trouvent des applications massives en agriculture, même si leur présence dans les tissus végétaux a été démontrée, ce ne sont pas des hormones, elles n'en ont ni le mode d'émission, ni les moyens de transport, ni la spécificité d'action.

Centralisation, planification et contrôle étant des mécanismes étrangers aux plantes, ces dernières n'ont pas d'hormones parce qu'elles n'en ont pas besoin. L'hypothèse hormonale est inutile puisque la compétition entre méristèmes pour les ressources — espace, lumière, produits de la photosynthèse ou solutions minérales — suffit à rendre compte des cas où un changement dans un secteur de la plante entraîne un autre à plus ou moins longue distance. Cette affaire des hormones restera dans les annales de la physiologie des plantes comme un exemple des erreurs de raisonnement auxquelles risquent de conduire les zoocentrismes.

Il est temps de rejoindre nos embryons de capselle et de xénopie et d'identifier entre eux une profonde différence de développement, lorsque le jeune organisme devient autonome; alors qu'un xénopie qui vient d'éclore est un modèle réduit de l'adulte, à la métamorphose près, la capselle est un échantillon, au sens des parfumeurs ou des marchands de tissus.

MODÈLE RÉDUIT CONTRE ÉCHANTILLON

Lors de la croissance de l'embryon de capselle, la plupart des cellules perdent, rapidement, leur aptitude à se diviser, et les mitoses se concentrent dans deux zones particulières, les méristèmes (figure 33). Les cellules qui cessent de se diviser augmentent en Volume, et la croissance de l'embryon se fait surtout par ce gonflement cellulaire ; en contrepartie, les cellules restent peu nombreuses et, par ailleurs, elles sont à peine différenciées; d'où cette constatation que lorsque la vie embryonnaire s'achève, par acquisition d'un mode de vie autonome, la jeune plante n'a qu'une vague ressemblance avec ce que

* Le consensus se fait attendre; on trouve mention des hormones végétales dans certains écrits récents, sans d'ailleurs que cela nuise à leur qualité. Voir par exemple Cline [74] sur la dominance apicale.

97

Éloge de la plante

sera l'adulte, les structures n'étant pas les mêmes. Lorsque germe une capselle, elle se compose d'une racine et d'une tige portant deux feuilles (figure 33); elle n'est donc qu'un échantillon des organes qui vont par la suite, lors de la croissance, se trouver multipliés en centaines d'exemplaires. Dans le cas des arbres, il ne s'agira pas de centaines, mais de milliers, voire de centaines de milliers. Il est impossible de confondre chez la plante, contrairement à ce que l'on fait chez Panimal, embryogenèse et développement; lorsque la première s'achève, le second ne fait que commencer.

Une autre différence entre nos deux règnes apparaît ici. L'animal possède de nombreux organes, chacun à un très petit nombre d'exemplaires — un cerveau, deux yeux en général, un cœur, un sexe, deux reins, un foie, une bouche, etc. —, tandis que la plante n'est constituée, en tout et pour tout, que des trois organes perçus par Goethe — la racine, la tige et la feuille ; même la fleur, le fruit et la graine sont réduites à ces trois organes-là.

Même si elle donne satisfaction dans la plupart des cas, cette catégorisation des organes végétaux est certainement trop stricte. Sattler [76] démontre que des intermédiaires existent entre les trois organes et qu'ils ont précédé dans l'évolution les organes typiques. L'idée d'un continuum racine-tige—feuille — auquel s'ajoutent les poils, dont l'ensemble constitue ce que l'on appelle le trichome — confirme la totipotence cellulaire et tissulaire, si caractéristique des plantes. En comparant Fembryon du xénope

lors de la naissance à celui de la capselle lors de la germination, on les trouve trop différents pour que les événements qui vont suivre puissent être identiques ; l'avenir d'un modèle réduit et celui d'un échantillon n'ont guère de chances de se ressembler.

EMBRYOGENÈSE OUVERTE OU FERMÉE

L'embryon animal, contraint à l'autonomie au moins partielle après la naissance, n'a plus qu'à grandir et à atteindre les dimensions de l'adulte, tout en conservant, aux détails près, la même structure.

L'embryon végétal, contraint lui aussi à une autonomie au moins partielle à partir de la germination, se trouve confronté à une tâche autrement difficile, puisque pratiquement tout reste à faire. Sa

98

Voyage au pays de la forme

Fig. 34. Croissance par substitution chez l'animal, croissance par accumulation chez la plante. Le papillon *Charaxes jastus*. A. L'œuf et le développement de la chenille. B. La chenille se fixe et adopte une position repliée caractéristique. C. Naissance de la chrysalide; de la chenille il ne reste qu'une peau sèche. D. La Chrysalide bannissant, quelques heures avant l'éclosion. E. L'éclosion (documents J.-L Bompar). La fougère arborescente *Cyathea camerooniana*. F. Trois stades dans la croissance de cette fougère. Les stades successifs s'accumulent et, en particulier, les tissus conducteurs de la base du tronc restent fonctionnels lorsque l'arbre grandit.

Eloge de la plante

structure rudimentaire l'oblige à élaborer, à très peu de choses près, toute la future plante.

Chez l'animal, l'état embryonnaire s'estompe au cours de la phase juvénile, même s'il persiste çà et là dans les tissus qui assurent les renouvellements cellulaires ; l'embryogenèse, pratiquement, se limite dans le temps à une courte période au début de la vie. C'est la raison pour laquelle cette embryogenèse animale est qualifiée de déterminée, de définie [77] ou de fermée [78]. Prenons le cas de l'être humain: après une phase embryonnaire de 9 mois, il atteint vers 20 ans les dimensions qu'il conservera ensuite jusqu'à sa mort. Tous les animaux font de même, à l'exception de quelques groupes — poissons, reptiles, divers marsupiaux — chez lesquels la croissance se poursuit, très ralentie, pendant toute la vie.

Les plantes, au contraire, ont une embryogenèse indéterminée, indéfinie [77] ou ouverte [78] ; pendant toute leur vie, elles ne cessent de croître — donc d'augmenter leurs dimensions — et de fabriquer de nouveaux organes, feuilles, tiges ou racines. Cette croissance peut se trouver interrompue, par suite de conditions externes défavorables ou de compétition entre organes, mais il ne s'agit que d'arrêts provisoires.

Habituons-nous à cette réalité dérangeante : la plante, contrairement à l'animal, ne limite pas son embryogenèse à une courte période au début de sa vie; des groupes de cellules embryonnaires, les méristèmes, qui n'ont pas d'équivalent chez l'animal, lui permettent de croître toute sa vie, justifiant l'expression d'embryogenèse indéfinie. C'est mal traduire la réalité de dire qu'elle peut pousser indéfiniment; en réalité, elle doit le faire, au point de mourir si on l'empêche d'augmenter ses dimensions. La

vie d'une plante se confond avec sa croissance. Un anneau métallique autour du tronc d'un platane Pempêche de croître en diamètre, et le platane meurt; un anneau métallique autour du cou de ma fille devenue une coquette parisienne, ça s'appelle simplement un collier, et j'ai dans l'idée que ça lui fait plutôt du bien.

Chez la plante en croissance, les stades successifs s'accumulent, tandis qu'ils s'excluent chez l'animal, à de rares exceptions près — écailles des poissons et des tortues, coquilles des mollusques. La figure 34 montre qu'à la base d'un arbre adulte on retrouve une partie significative de ce même arbre lorsqu'il était jeune; la plante pousse nécessairement par accumulation, puisque les parois de ses cellules sont rigides et résistantes. Au contraire, chez l'être humain, si attentive que puisse être l'autopsie d'un individu adulte, on ne

100

Voyage au pays de la forme

trouvera rien, hormis quelques cellules spécialisées, qui puisse représenter une structure juvénile épargnée par le temps.

Je résume : depuis le début de l'embryogenèse du xénope, tout concourt à ce qu'il devienne un volume creux dans lequel l'énergie et l'eau pénètrent par une bouche. Les surfaces internes assurant le passage de cette énergie alimentaire dans l'organisme tendent donc à être maximisées. Au contraire, la surface externe tend à être minimisée, pour trois raisons : une grande surface favorise les déperditions d'énergie, elle s'offre aux attaques des prédateurs et elle s'oppose à la mobilité. Le cas du xénope est généralisable : les animaux sont avant tout des volumes mobiles.

L'exemple de la capselle est tout aussi généralisable et la comparaison avec le xénope est instructive. La plante est une structure pleine dont la surface externe, dans sa partie aérienne, assure à la fois la captation de l'énergie et son entrée dans l'organisme. Puisqu'il s'agit d'un flux énergétique modeste, la captation doit être efficace et, de ce fait, la surface externe tend à être maximisée. La fixation et l'embryogenèse indéfinie permettent le développement de surfaces énormes, grâce aux méristèmes. Cette fixation permet aussi l'approvisionnement en eau, mais la rareté de cette dernière dans le sol impose le développement d'une surface souterraine gigantesque. Les plantes sont donc essentiellement des surfaces fixes et elles ont par nature des dimensions linéaires beaucoup plus grandes que les animaux. On comprend, dès lors, pourquoi les plus grands êtres vivants sont tous des plantes; plusieurs espèces d'arbres dépassent 100 mètres de hauteur, des lianes atteignent 300 mètres de longueur; on dit — cela reste à vérifier — que certaines d'entre elles atteindraient 1 kilomètre (Entada d'Afrique, rotins d'Asie).

PAROLES D'ARBRES

Une autre différence sépare les plantes des animaux dans le domaine de la centralisation du fonctionnement. Comment le dire mieux que Michel Luneau, qui sait si bien faire parler les arbres ? Chez nous, expliquent ces derniers, « tout s'enchaîne sans qu'il soit besoin de centralisation particulière. Notre organisation interne ne se reconnaît ni dieu ni maître. Elle est une libre association d'éléments

et d'organes différents et complémentaires. Elle n'obéit à personne qu'à elle-même et demande à ses adhérents un accord unique, mais sur l'essentiel : la croissance. Chacun est libre de la façon dont il gèrera cette croissance. À lui d'agir selon son inspiration [. . .].

« Cette indépendance a pour corollaire que chacun se prend au maximum en charge. Notre organisation exige de ses membres qu'ils fassent leur affaire personnelle de tout drame qui pourrait leur sur-venir. Tout en compatissant, la communauté ne saurait pour sa sau-vegarde en être exagérément affectée. Ces règles de vie simples, souples, libérales, démocratiques, pluralistes, responsables [. . .] sont à l'opposé du mode de fonctionnement en vigueur chez l'autre règne, spécialement dans le corps humain. Disons-le sans ambages : c'est un dieu jacobin qui a créé l'homme, un dieu pesant, jaloux, autoritaire, policier, farouche, tenant de la concentration des pouvoirs, interventionniste à tous crins au nom de sa toute-puissance. Sa devise : "Hors du centralisme, point de salut." Moralité : hormis quelques tâches subalternes quasi automatisées pour se simplifier l'existence, du type collecte et ramassage des déchets organiques, toute pensée, parole, action, tout projet, toute esquisse de plan ou de programme doit avoir, au préalable, obtenu l'accord du cerveau.

« Le monde des chairs est un monde en tutelle, un monde d'enfant, qui demande pardon au père pour ses turbulences, ses désobéissances, ses caprices, et accomplit sans rechigner sa pénitence. S'il lui arrive de fuguer, ce n'est jamais très loin ni pour très longtemps. Il finit, penaud, par retrouver la norme, et l'ordre cortical reprend, autant dire l'ordre moral qu'impose, de la boîte crânienne, le bunker crénelé du néocortex. Chez l'homme, un organe honnête n'a pas de plaisir, c'est le cerveau qui se l'approprie. "Apporte !" Et le bon chien rapporte. Il n'a pas de désir pour lui-même, l'organe, il n'est que fonction, instrument. C'est l'eunuque, l'esclave. Or, par une mystification dont l'homme a le secret, il donne l'impression exactement inverse : à lui la liberté, à nous la servitude. Prenez un bras et une branche, si proches dans l'imagination populaire, et comparez. Celui-ci s'agit à son gré, la main touche, prend, serre, caresse comme elle veut ; celle-là est prisonnière de la couronne, dépendante du

vent pour se mouvoir, elle semble flotter, forme nonchalante, dans Pespace. Quand on y regarde de plus près, on s'aperçoit que le bras n'est qu'un rabatteur, il a la liberté du braque par rapport au coup de sifflet. Au contraire, à partir du moment où le bourgeon lui donne sa chance et qu'elle la saisit, à la branche de jouer et de faire sa vie comme elle l'entend. Elle sera plus

102

Voyage au pays de la forme

N. v' _V=7AÏ'IÊ»JÏI'I'ÇL

fil

Fig. 35. Quelques plantes mobiles. A. *Ficus trigona*, un figuier banyan dans une zone inondable d'Amazonie. Le point de germination, actuellement indécélable, n'a guère de relation avec la position actuelle de l'arbre. Hauteur : 15 m (Sandrine Lamotte, communication personnelle). B. Une branche de palétuvier (*Rhizophora* sp.), si elle se trouve isolée de l'arbre d'origine, constitue une plante mobile qui pousse par un bout et meurt par l'autre. C. Le concept de plante mobile est dû à Oldeman [79]. La liane franche de Guyane, *Carludovica* sp. (Cyclanthaceae), est un exemple de plante mobile à trajet vertical. D. La rose de Jéricho (*Anastatica hieracifolia*, Brassicaceae) se roule en boule lorsque ses fruits sont mûrs, et elle est alors emportée par le vent sur de longues distances; elle vit dans les zones sèches, du Maroc à l'Iran.

Éloge de la plante

OceanofPDF.com

ou moins forte, plus ou moins longue et rectiligne, selon. Je sais que cette option de vie nous a privés à jamais de motricité et de parole, ce qui rend la communication entre l'homme et nous si difficile » [1 16].

Le lecteur aura compris que sous la licence poétique se cachait une biologie comparative d'une exceptionnelle lucidité. C'est un autre poète, Francis Ponge, qui fait remarquer que les plantes, contrairement aux animaux, n'ont pas d'organe vital : « Aucun endroit de leur corps particulièrement sensible, au point que percé il cause la mort de toute la personne » [82]. Que serait la biologie sans les poètes ?

Entre le xénopie et la capselle, la relation à l'espace traduit des options opposées. La situation est pourtant moins simple qu'elle n'en a l'air.

FIXES MAIS PAS IMMOBILES

Que les plantes soient fixes, c'est d'une belle évidence, pour la quasi-totalité d'entre elles. Quelques exceptions existent (figure 35), mais qui ne suffiront pas à nous faire douter d'une vérité aussi solide que celle-ci : les plantes sont fixes. Lorsqu'il m'arrive de retourner au jardin du Luxembourg, je suis certain de retrouver, près de la statue de José Maria de Heredia, le tilleul sous lequel, enfant, ma mère me faisait jouer. Nous écoutions, ravis, les abeilles du rucher—école; il se peut qu'elles ne soient plus là ; mais le tilleul est à sa place, insensible aux années qui passent mais tellement sensible aux saisons, plus beau que jamais.

Fixe ne signifie pas immobile. Il y a là une idée préconçue contre laquelle je tiens à m'élever avec vigueur. On pense souvent que les plantes ne bougent pas, et cette immobilité que nous leur prêtons est l'un des caractères qui contribuent le plus à ce que nous les considérons comme des formes de vie inférieures. C'est en effet extrêmement dérangeant, pour nous autres

animaux; si encore elles étaient mobiles, nous serions disposés à fermer les yeux sur leur autonomie, leur verticalité, leur silence, leur évidente mauvaise volonté à se plier à nos concepts d'individus, d'espèces, etc. Mais cette immobilité, au moins apparente, pour nous qui sommes mobiles, est de nature à nous faire douter que les plantes soient réellement vivantes.

Il s'agit d'un malentendu car les plantes disposent en fait d'une

104

Voyage au pays de la forme

double mobilité. L'une passive d'abord, qu'elles tiennent du vent; c'est lui qui fait se balancer les branches du chêne et voler dans l'air, comme de jolis papillons blancs, au bout de hampes presque invisibles, les fleurs de la Campanule ou celles du Gaura. Une savane, un champ de blé, si le vent souffle, deviennent aussi mobiles que la surface de la mer. Mais cela n'est rien à côté de l'autre mobilité des plantes, qu'elles dérobent à nos yeux en utilisant un tempo qui ne nous est pas familier. C'est un zoologiste, mon ami Mark Moffett, de l'université Harvard, qui a le mieux mis en évidence la mobilité que les plantes doivent à leur croissance [80]. Il ne m'en voudra pas de le plagier.

Imaginez que nous soyons dans une forêt tropicale : fraîcheur moite du sous-bois, immobilité de l'air entre les bases des troncs moussus, odeurs d'humus, lumière d'aquarium, silence sonore; des colonnes de lumière indiquent les trous laissés par la chute des grands arbres, et, dans ces chablis, il devient aisé d'observer, à hauteur d'homme, d'innombrables plantes en pleine croissance.

Qu'est-ce qui bouge dans ce paysage ? Exclusivement les animaux, bien sûr. Des mélipones à odeur de cire nous toument autour des oreilles, puis on

voit passer un morpho, tandis qu'au sol les sangsues nous ont localisés et, hésitantes, dressées sur leur ventouse arrière, elles commencent à ramper vers nous. Avec un peu de patience, nous verrons passer les gibbons. Pendant ce temps, les plantes semblent complètement immobiles. Et pourtant. . .

DÉCHELLE DE TEMPS DES PLANTES

pg en s'appliquant, il est possible de voir la croissance spirale d'une liane vigoureuse, dont la vitesse est celle de la grande aiguille d'une horloge.

Multiplions la vitesse par cent; une minute de notre temps correspond alors à un peu moins de deux heures. Les animaux sont maintenant trop rapides pour être perçus avec netteté, alors que les mouvements des plantes, qui sont en réalité des croissances, deviennent évidents; c'est à vue d'œil que les tiges poussent vers le ciel, que les jeunes feuilles s'ouvrent, que les lianes s'enroulent ou que les racines du figuier étrangleur s'allongent en direction du sol. Mais tout cela reste encore assez paisible.

105

Éloge de la plante

Multiplions encore par cent la vitesse de l'écoulement du temps. Une minute d'observation correspond alors à un peu plus de huit jours. La transformation est spectaculaire; les animaux ont pratiquement disparu ou ne sont plus perceptibles que sous la forme de brefs scintillements. Ce qui bouge, maintenant, ce sont les plantes, dans leur croissance végétative. On perçoit aisément la vigueur avec laquelle elles s'élancent vers la lumière de

la canopée et on perçoit aussi la compétition qui les oppose les unes aux autres : on voit nettement les racines du figuier étrangleur se souder en réseau et se refermer lentement sur l'arbre support. Tandis que la croissance devient ainsi une vaste source de mouvements majestueux, les fleurs et les fruits évoluent trop vite pour être perçus autrement que sous la forme d'éclairs de couleur : la sexualité des plantes partage l'échelle de temps des animaux.

Encore une accélération par cent, de sorte que notre minute d'observation couvre maintenant plus de deux ans. Les animaux ont totalement disparu, effacés par leur mobilité. Quant au mouvement des plantes, s'il reste assez calme dans l'ombre du sous-bois, il perd de sa majesté dans les strates hautes, les plus éclairées, où il tend à devenir quelque peu frénétique. Les lianes se battent en une sorte de féroce fourmillement, s'affaissant, puis repartant vers le haut comme des flèches. Au brusque élancement des branches maîtresses des grands arbres vers le ciel correspond le hâtif et inexorable enfouissement du tronc du support sous le réseau des racines du figuier étrangleur.

Encore une accélération et notre minute devient deux siècles. À son tour, le mouvement des plantes se fait trop rapide pour être clairement perçu, mais on observe alors Péco-logie de la forêt en action. Le figuier étrangle son support et s'effondre; partout, de jeunes arbres atteignent la canopée, y explosent comme des feux d'artifice en couronnes de branches maîtresses, puis s'effondrent à leur tour, formant des chablis qu'envahissent rapidement les arbres pionniers et les lianes. En trois minutes, ces chablis se cicatrisent, et d'autres arbres tombent, entretenant dans la forêt une structure en mosaïque [80].

J'espère vous avoir convaincu que les plantes ne sont pas immobiles, ou plutôt qu'elles ne le sont que dans l'échelle de temps de l'être humain. Dans leur temps à elles, elles ne cessent de bouger — et nous, nous disparaissions, gommés par notre propre mobilité ! Gardons toutefois en mémoire que leurs mouvements sont, pour l'essentiel, des croissances.

Voyage au pays de la forme

Dire que les plantes sont immobiles procède d'un anthropocentrisme qui nous empêche de voir au-delà de notre échelle de temps habituelle. C'est aussi bête que l'histoire des pucerons : « De mémoire de puceron, disent les pucerons, on n'a jamais vu mourir un jardinier. Tout le monde sait cela, un jardinier, c'est immortel. »

DÉPLACEMENT ET CROISSANCE

Que les plantes soient mobiles n'implique pas qu'elles se déplacent. Déplacement et croissance sont deux phénomènes distincts, même s'ils se trouvent confondus dans des expressions usuelles comme plante rampante, plante grimpante ou démarrage printanier. Pour éviter cette confusion, les comparer n'est pas inutile et la figure 36 propose la comparaison graphique du mouvement d'un animal adulte avec la croissance de la tige d'une plante, édifiée par l'activité de son méristème. Des différences et des similitudes apparaissent. Je commence par ces dernières.

1. L'énergie est nécessaire dans les deux cas. Elle provient de la digestion des aliments dans le cas de l'animal et pour le méristème elle est issue de la photosynthèse. Dans les deux cas cette énergie a été prélevée sur le milieu, non pas aux emplacements actuels de nos deux concurrents, mais à des emplacements antérieurs, ou en « amont ». Un prélèvement énergétique aux emplacements actuels ne pourrait permettre qu'un déplacement ultérieur, qu'une croissance ultérieure, vers l'« aval ».

2. L'aval est préférable à l'amont : le méristème et l'animal se dirigent vers des zones plus favorables que celles de départ et l'immobilité entraînerait un désavantage pour nos deux concurrents, sauf dans le cas où des

circonstances particulières la rendraient nécessaire, repos ou froid hivernal par exemple. En dehors de telles circonstances, le méristème, comme l'animal, explore l'espace.

3. Il y a, dans les deux cas, déplacement de matière de l'amont vers l'aval. Évident dans le cas de l'animal, ce déplacement est plus discret mais tout aussi réel dans le cas du méristème. La figure 37 montre que toute la matière constituant une tige feuillée vient de l'amont et se dirige vers le méristème qui l'organise et la met en place.

107

Éloge de la plante

4. Entre ses positions 1 et 5, l'animal n'est plus exactement le même, il a vieilli. De la même façon, entre ses positions I et V, le méristème a également changé. Dans un cas comme dans l'autre, le terme de différenciation décrit adéquatement les changements observables.

Face à ces similitudes, déplacement et croissance présentent aussi des différences :

1. La croissance s'accompagne souvent d'une ramification (figure 36) sous la forme de feuilles ou de tiges latérales. Le déplacement

Fig. 36. Déplacement et croissance. À gauche, le déplacement d'un animal; à droite, la croissance d'une plante. Dans les deux cas, l'utilisation des ressources locales en un point (rs) permet d'avancer en direction de l'aval. La trajectoire de l'animal est fugace ; celle du méristème (m) qui édifie la plante est une trajectoire pérennisée. La sexualité (S) est présente dans les deux cas; la ramification (R) est propre à la plante.

Voyage au pays de la forme

8e 5b

Fig. 37. Afilux de matière vers le méristème. Le méristème (m) et les ébauches foliaires (e) qui Pentourem reçoivent de l'eau et les éléments minéraux dissous de la sève brute (sb), ainsi que les sucres de la sève élaborée (se). Cette dernière se dirige (translocation) vers les points où un apport d'énergie est nécessaire, d'où le double sens de circulation.

Éloge de la plante

n'offre rien d'équivalent; la sexualité, avec apparition de nouveaux individus, ne relève pas des mêmes phénomènes.

2. La réversibilité est possible dans le cas de l'animal, ce dernier étant susceptible de revenir sur ses pas. La croissance n'admet pas de réversibilité, une plante n'est pas capable de décroître, tout au plus peut-elle diminuer ses dimensions par la déshydratation ou la nécrose, mais il ne s'agit pas d'une décroissance.

3. L'animal ne jalonne son itinéraire que de façon épisodique, par des traces, des odeurs, des déchets et des excréments; cet itinéraire est fugace. Au contraire, le méristème fabrique et organise la substance même de la plante et en marque, de façon continue, toute la trajectoire, qui s'en trouve pérennisée.

4. Parce qu'elle se traduit par la construction de tissus vivants, la croissance est beaucoup plus lente que le déplacement animal. On comprend, dès lors, que l'itinéraire de l'animal soit généralement plus long que celui du méristème et que la plante soit la proie de l'animal plus souvent que l'inverse.

Les différences dépassent les similitudes, mais celles-ci sont réelles ; la croissance, pourrait-on dire, est ce que les plantes peuvent faire de plus proche du déplacement animal, puisque ce dernier leur est inaccessible. Paul Valéry et Francis Ponge ont, sur la question, des points de vue utiles à connaître, ne serait-ce que pour atténuer l'aspect technique de cette discussion.

QU'EN PENSENT LES POÈTES '7

Paul Valéry parlant des plantes : « Quoi plus que l'organisme vivant fait voir et sentir le temps vrai? Pour une plante, une forme équivaut à un âge — la forme est liée à la grandeur. Le temps est inextricablement, corrélativement lié à l'être. Un an est un nœud, une couche, une masse séparée du milieu et annexée, surajoutée, exhaussée, digérée, ordonnée, classée, édifiée... » [81].

Francis Ponge parlant des plantes : « La faune bouge, tandis que la flore se déploie à l'œil. Toute une sorte d'êtres animés est directement assumée par le sol. Le végétal est une analyse en acte, une dialectique originale dans l'espace. Progression par division de l'acte précédent. L'expression des animaux est orale, ou mimée par des gestes qui

Voyage au pays de la forme

s'effacent les uns les autres. Uexpression des végétaux est écrite, une fois pour toutes [. . .]. Chacun de leurs gestes laisse non pas seulement une trace comme il en est de l'homme et de ses écrits, il laisse une présence, une naissance irrémédiable et non détachée d'eux » (C'est l'auteur qui souligne) [82].

L'animal serait capable de se déplacer et la plante ne le serait pas ? La réalité est plus nuancée. Un animal s'échappe d'un parc zoologique : il est généralement capturé, ou tué. Mais si vous installez une plante exotique dans un jardin botanique, elle va tranquillement coloniser toute la région, et la flore locale va s'enrichir de jolies émigrées. « Immobile par nature de chacun de ses individus, elle se déplaçait en tant qu'espèce, gagnant de place en place Pétendue. C'est par le nombre de ses germes — qu'elle prodiguait follement aux vents — qu'elle s'élargissait à la manière d'un incendie qui dévore tout ce qu'il trouve à dévorer. » Paul Valéry avait parfaitement compris que, d'une génération à l'autre, les plantes peuvent être plus mobiles que les animaux.

Les plantes s'entendent à emprunter la mobilité animale; qu'elles soient utiles — riz, manioc, choux — ou qu'elles soient nuisibles — alang-alang, jacinthe d'eau, Striga —, les plantes ne cessent de se déplacer, accompagnant les mouvements des populations humaines. Comme le dit bien joliment Michel Valantin, les plantes voyagent par le biais de leur plus noble conquête, l'homme [83].

Une plante, un animal — très bien! Mais que signifie un ? L'unité est-elle la même dans les deux règnes ? Je voudrais montrer maintenant que plantes

et animaux ne font pas appel à la même unité ; c'est un acquis majeur de l'analyse de l'architecture végétale.

UNITAIRES OU COLONIAIRES

Un mot, d'abord, sur l'architecture des plantes. Ces organismes se ramifient selon des règles strictes qui conduisent à la réalisation de modèles dont la dynamique est précisément l'objet de l'étude architecturale [84, 85]. C'est seulement en région tropicale humide, où la gravité est la seule contrainte physique lourde, qu'il est possible d'observer la gamme complète des architectures actuellement connues chez les plantes vasculaires (chapitre 6, figure 80).

111

Éloge de la plante

Existe-t-il une architecture animale comparable à celle des plantes ? On connaît des plans généraux d'organisation, classiquement utilisés pour séparer les phylums zoologiques. Ces « plans généraux » sont-ils, d'une façon ou d'une autre, comparables aux architectures des plantes ? Il semble bien que non et c'est compréhensible puisque au niveau, fondamental, de l'appropriation de l'énergie, la surface externe — assimilatrice - de la plante équivaut à la surface interne — digestive — de l'animal.

Les architectures, dans nos deux règnes, ne sont pas comparables, comme si elles se situaient à des niveaux différents; mais cela n'empêche pas de reconnaître qu'il existe des architectures unitaires et d'autres qui sont coloniales.

En zoologie, la distinction entre unitaires et coloniales est classique et ancienne puisqu'elle était déjà connue d'Aristote, quatre siècles avant notre ère. La notion de colonie animale est familière à Trembley lorsque, au début du XVIII^e siècle, il regarde bourgeonner les hydres d'eau douce; elle convient à Perrier, qui tente, à la fin du XIX^e siècle, une première classification des animaux coloniaux. En zoologie, le contraste entre unité et colonie a toujours été perçu avec clarté. Les animaux libres, à mobilité active — sauterelle, raie, gecko ou être humain —, sont tous unitaires, tandis que les colonies n'existent que chez quelques groupes d'animaux aquatiques, fixés pour la plupart — hydres, coraux, certaines méduses, bryozoaires, salpes et ascidies [86]. Fondé sur le sacrifice de l'individu élémentaire, ce mode de vie est considéré comme procurant un avantage compétitif aux espèces qui l'adoptent.

Chez les plantes, la situation est beaucoup moins simple et le recours à l'épistémologie s'impose, comme toujours, à qui souhaite comprendre. Ce n'est qu'au XIX^e siècle que quelques précurseurs — pas des moindres ! — se rendent compte que les plantes peuvent aussi être de nature coloniale. Darwin, débarquant du Beagle : « Il semble étonnant que des individus distincts puissent être unis entre eux, pourtant chaque arbre en apporte la confirmation ; en effet, ses bourgeons doivent être considérés comme des plantes individuelles. Nous pouvons considérer les polypes dans un corail, ou les bourgeons dans un arbre, comme des exemples dans lesquels la séparation entre des individus n'a pas été complète » [87]. Fabre, dont les immortels travaux d'entomologie sont dans la mémoire de tout naturaliste, avait lui aussi perçu avec clarté la nature coloniale de la plante : « Un végétal, dit-il, est comparable à un polypier couvert de ses polypes;

ce n'est pas un être simple mais un être collectif, une association d'individus, tous parents, tous étroitement unis, s'entraïdant les uns les autres et travaillant à la prospérité de l'ensemble; c'est, de même que le corail, une sorte de ruche vivante dont tous les habitants ont la vie en commun » [88].

Quel est l'individu élémentaire, constitutif de cet « être collectif » qu'est la plante ? Le raisonnement de Fabre est admirable ; il rappelle d'abord que l'individu se définit comme « tout être qui forme une unité vivante et ne peut être divisé sans perdre la vie » ; l'examen des pratiques horticoles, bouturage et greffage, lui donne la solution : « Par exemple peut se subdiviser en autant de nouveaux plants distincts qu'il possède de rameaux; à son tour, le rameau peut en fournir autant qu'il porte de bourgeons; mais le bourgeon n'est plus divisible, il périclète par le fractionnement. Un individu végétal est donc le bourgeon » [88].

LA DÉCOUVERTE DE LA RÉITÉRATION

Cette vision de la nature coloniale des plantes est ensuite perdue de vue pendant près d'un siècle, avant de refaire surface grâce à la botanique tropicale. En 1972, tandis qu'il naviguait en pirogue sur le Yaroupi, affluent de l'Oyapock, en Guyane française, le botaniste forestier néerlandais Roelof A.A. Oldeman s'avise de la similitude entre un arbre et le rejet qu'il porte. Bien entendu, les rejets — ou gourmands — étaient connus depuis longtemps des arboriculteurs, si connus même que personne n'y prêtait plus attention. Il fallait l'œil du chercheur — peut-être aussi fallait-il des heures de pirogue sur l'eau glauque, entre deux murailles forestières — pour voir correctement la réalité : un rejet, c'est un jeune arbre qui pousse sur un vieil arbre [89]. Oldeman a montré par la suite que la plupart des arbres avaient ainsi la possibilité d'accumuler des unités architecturales qui se poussent les unes sur les autres en formant une colonie (figure 38). Une anecdote authentique : à l'époque où il préparait sa thèse sur la croissance des arbres de la forêt de Guyane, Oldeman était imprégné de son sujet au

point qu'une nuit il a été réveillé par un cauchemar significatif : ses doigts de pied étaient en train de devenir coloniaux

(figure 39).

113

Éloge de la plante

Fig. 38. Des plantes à architecture coloniale. A. Un exemple d'un clone de graminées. B. Chez un buisson, par exemple un *Buddleia*. C. Chez un grand arbre du genre *Dipterocarpus* [79, 229].

114

Voyage au pays de la forme

À ce processus d'acquisition de la colonialité Oldeman donne le nom de réitération [79] ; chez les arbres, même ceux de la flore européenne, la réitération est souvent très facile à voir. Je ne vais pas entrer dans les détails de ce phénomène déjà abondamment étudié; l'essentiel suffira.

Un arbre, au début de son existence, a toujours une architecture unitaire; ensuite, d'autant plus tôt que la lumière est plus abondante, d'autres unités

architecturales viennent s'ajouter à la première et, par la suite, l'arbre n'arrêtera plus d'accumuler ainsi des unités réitérées, ou réitérats.

Éléments constitutifs de la colonie—arbre, les réitérats deviennent avec le temps de plus en plus nombreux et de plus en plus petits,

Fig. 39. Le cauchemar d'Oldeman. L'auteur du concept de réitération touchait à la fin de la rédaction de sa thèse de doctorat, à Montpellier, en 1972 (avec l'autorisation de Pintéressé) [79].

115

Éloge de la plante

tandis que leur forme se simplifie au point qu'ils finissent par se réduire à une tige feuillée portant des organes sexuels. C'est ainsi que poussent les arbres, séquoias ou gâïacs, pêchers ou pins parasols, oliviers ou platanes.

Le moment est venu de soulever une série de questions difficiles : ces arbres sont-ils des individus ? L'individu ne serait-il pas plutôt le réitérat ? Et d'abord, qu'est-ce qu'un individu ? Si cette notion a un sens, est-ce le même chez les plantes et chez les animaux ? La grande majorité des scientifiques actuels évite ce genre de questions qui touchent à des fondements culturels, et les qualifie de « philosophiques ». Ce mot, dans lequel ils mettent tant de condescendance, m'a toujours inspiré. La pratique scientifique contemporaine est à ce point encombrée de problèmes qui se révèlent secondaires qu'il serait dommage de laisser passer celui-ci, capable de nous mener jusqu'aux racines de l'être. Je n'ai pas la prétention d'être philosophe, mais les significations profondes m'intéressent.

Szent-Györgyi disait : « Lorsque je vais à la pêche, j'emporte toujours un gros hameçon. Je sais bien que de toute façon je ne prendrai rien, mais je trouve qu'il est beaucoup plus amusant de ne pas prendre de gros poissons que de ne pas en prendre de petits. »

QU'EST-CE QU'UN INDIVIDU ?

Ce qui incite à penser qu'il ne s'agit pas d'un faux problème, c'est l'usage qui est fait de ce terme pour désigner aussi bien des bactéries que des plantes et des animaux. Cet usage très libéral était déjà celui de Darwin et de Fabre au ^{xx} siècle; il est toujours en vigueur dans des travaux contemporains très divers — écologie forestière, bactériologie, architecture des arbres, immunologie ou génétique des populations. Pour autant, est-il légitime ?

Je ne prétends pas être en mesure de définir l'individu, mais je voudrais au moins réunir quelques critères qui, traditionnellement, ont leur place dans cette définition lorsqu'elle est vue par les biologistes.

Le premier est étymologique. Un individu est une entité vivante qui ne peut être divisée — en deux parties égales — sans mourir [90, 91]. Le deuxième est génétique. Un individu dispose d'un génome stable dans l'espace et dans le temps; dans l'espace parce que le génome

j: Une aventure de ♦l John Difoal, par à Jorodowsky ï et Moebius. (Les Humanoïdes

associés, 1981.)

Éloge de la plante

est le même en tous les points de l'organisme, dans le temps parce que cette stabilité se prolonge pendant toute la durée de la vie individuelle [92].

Il y a enfin un critère immunologique. L'individu est une entité fonctionnelle clairement délimitée, singulière, différente des autres et possédant un soi par rapport à un non-soi [93]. Les animaux, puisqu'ils remplissent les conditions requises, sont des individus. Mais appliquer ce terme à des plantes ne relève-t-il pas d'un zoocentrisme ? « Relativement à l'animal, disait Fabre, dans l'immense majorité des cas, diviser, c'est détruire; relativement au végétal, diviser, c'est multiplier » [88].

Si l'on divise une plante en deux parties égales, il est habituel que les deux moitiés, convenablement traitées, donnent chacune une nouvelle plante ; la plupart des plantes sont d'ailleurs susceptibles d'être multipliées végétativement par des pratiques que les horticulteurs connaissent bien : division de touffe, éclatement de souche, bouturage, marcottage, greffage, etc. Pour certaines plantes comme le lilas ou le manioc, ce mode de multiplication est le plus habituel; pour d'autres comme le bananier, le gingembre ou le *Bambusa vulgaris*, c'est le seul qui soit connu; enfin, quelques championnes comme le

pissenlit, *Caulerpa taxzfolia* ou la jacinthe d'eau peuvent être broyées ,

sans que cela les tue, chaque morceau étant capable de redonner une nouvelle plante. C'est clair, les plantes ne sont pas des individus au sens étymologique du terme. Si un être humain était bouturable (figure 40), le considérerions-nous comme un individu ?

Le critère génétique est encore peu exploré; des découvertes anciennes, confirmées par des résultats récents, indiquent que le génome de beaucoup de plantes est instable dans l'espace et dans le temps (on trouvera une discussion au chapitre 5); les plantes ne semblent pas pouvoir être considérées comme des individus au sens génétique du terme.

Le troisième critère, celui de l'immunologie, donne un résultat intéressant, d'autant plus que la différenciation du soi et du non-soi est devenue le problème central de cette discipline [94]. Des arthropodes aux vertébrés, tous les animaux disposent d'un système immunitaire qui les protège contre les pathogènes. Chez l'homme, toute la défense de l'organisme contre le non-soi incombe au système des groupes tissulaires, équivalent des groupes sanguins, qui conditionne en outre les possibilités de greffe ou de transplantation d'organes : « Notre formule tissulaire représente notre carte d'identité biologique,

118

Voyage au pays de la forme

le sceau de notre individualité et [...] le garant de notre intégrité » [95]. Les mécanismes immunitaires étant fondés sur la mobilité des cellules chargées de la surveillance, par exemple les lymphocytes, il était a priori peu probable que les plantes soient concernées; de fait, leurs cellules étant immobiles, elles n'ont pas de système immunitaire [95].

Elles savent pourtant reconnaître le soi du non-soi. Du pollen de blé tombant sur le stigmate d'une fleur de courge sera reconnu comme du non-soi et éliminé sans même avoir pu germer; dans une espèce comme le liseron, le pollen d'une fleur tombant sur le stigmate de cette même fleur sera reconnu comme du soi et également éliminé, alors que le pollen d'une autre plante de la même espèce sera autorisé à germer. C'est l'allogamie.

Mais la plante se garde une porte de sortie : chez une espèce habituellement allogame comme l'*Ophrys* abeille, si l'insecte pollinisateur fait défaut, et que le pollen d'une autre plante de la même espèce n'arrive pas, la plante pourra finalement accepter son propre pollen ; la limite entre le soi et le non-soi n'est pas stricte.

L'arboriculture fruitière fait abondamment usage des greffes entre arbres différents appartenant à la même espèce, même s'il s'agit de variétés distinctes. Les greffes entre espèces différentes sont beaucoup plus difficiles à obtenir, mais certains greffeurs très doués en sont capables. L'habileté manuelle ne suffit pas ; une grande sensibilité aux conditions de l'environnement immédiat et un sens aigu du maintien de la vie semblent participer aussi à ce « tour de main ». Un greffeur exceptionnel peut réussir des greffes entre genres différents de la même famille, comme un olivier sur un frêne ou un châtaignier sur un chêne [96]. On connaît même un cas de greffe entre deux familles distinctes : les *Didiereaceae* du sud de Madagascar peuvent être greffées sur des *Cactaceae* américaines, ce qui témoigne d'ailleurs de la proximité phylogénique de ces deux familles (René Hebding, communication personnelle).

On voit que chez les plantes la limite entre le soi et le non-soi, quoique réelle, n'est pas stricte. Ce critère immunologique permet-il de considérer les plantes comme des individus, alors que les deux précédents, multiplication végétative et stabilité du génome, s'y opposaient ? Avant de dresser un bilan, essayons d'y voir clair dans la question qui m'a entraîné à discuter de cette notion d'individu.

Éloge de la plante

UN ARBRE EST—IL UN INDIVIDU?

L'arbre, on l'a vu, est divisible; il peut être divisé sans mourir et, de ce point de vue, nous devrions répondre par la négative. Pourtant une limite existe entre la réitération qui prend place naturellement dans la cime d'un arbre et celle qu'obtient artificiellement un arboriculteur pratiquant la multiplication végétative. Dans l'arbre, l'ensemble des réitérats constitue une entité intégrée, que traduit l'existence d'un tronc unique. Est-il envisageable que d'une colonie dont l'intégration est particulièrement poussée on puisse voir émerger une individualité ? L'individu serait donc un concept récursif, une réalité gigogne ? Voyons ce qu'en pensent les zoologistes, qui ont une expérience des structures coloniales beaucoup plus longue que les botanistes, néophytes en la matière.

Chez les animaux coloniaux, dont les éléments constitutifs sont les zoïdes, deux tendances complémentaires ont été identifiées : la diminution de l'individualité des zoïdes et l'augmentation de celle de la colonie [97]. Chez les éponges, on reconnaît deux niveaux d'individualité: celui des cellules et celui de l'éponge elle-même [98]. Au cours de l'évolution des animaux coloniaux, un mouvement d'intégration des zoïdes est associé à l'émergence des colonies les plus perfectionnées sous forme d'individus d'ordre supérieur [99].

Il faut, comme le demande Rasmont [98], « renoncer aux dichotomies dogmatiques »; admettons donc qu'un arbre réitéré puisse être en même temps une colonie et un individu; mais une précision s'impose : l'individu dont il est question ici est de nature Végétale, peu intégré, divisible sans dommage, et donc très différent de celui dont parlent les zoologistes; son comportement est à comparer non pas à celui d'un animal, mais à celui d'une population d'animaux.

Revenons à la réitération; elle ne se limite pas aux arbres, elle s'applique aussi aux buissons, noisetier ou seringat, à la majorité des lianes, bougainvillées ou clématites, ainsi qu'à de très nombreuses herbes, œillets, Gaura, Russelia, bananiers, iris, fétuques, etc. (figure 38). Chez ces plantes, la réitération se confond avec la multiplication végétative. Chaque réitérat met en place son propre enracinement et devient alors capable de mener une vie autonome; il n'y a plus de différence entre une architecture coloniale et un clone. Cela

120

Voyage au pays de la forme

r, q nuuuu.

Fig. 41. Des plantes à architecture unitaire. A. Une plante annuelle. B. Une plante bisannuelle. Les flèches verticales indiquent les hivers, passés sous forme de graines ou parfois sous forme de rosette. L'unité architecturale peut être de très grandes dimensions; c'est le cas du parasolier (C), de Fagave (D) et de beaucoup de palmiers colonnaires (E).

est vrai également de certains arbres comme l'olivier ou le peuplier, capables de former des clones lorsqu'ils deviennent très vieux, abolissant eux aussi la limite entre réitération et multiplication végétative.

L'architecture coloniale étant identifiée, il devenait possible de définir à contrario l'architecture unitaire. Dans nos régions, c'est celle des plantes annuelles — mouton rouge, arabette, Tribulus terrestris — ou bisannuelles — bouillon blanc, monnaie du pape; ces plantes présentent, par définition,

une seule unité architecturale. Certaines plantes tropicales sont constituées d'une unité architecturale géante; c'est le cas des agaves à floraison unique, des parasoliers et des palmiers colonnaires (figure 41).

121

Éloge de la plante

Fig. 42. L'homme colonial. D'après une tapisserie des Ibans de Bornéo [100].

122

Voyage au pays de la forme

Les plantes et les animaux ont, une fois de plus, des comportements contrastés. Les plantes sont majoritairement colonnaires, les unitaires ne dépassant probablement pas 20 % de l'ensemble des espèces; la situation est inverse chez les animaux, majoritairement unitaires, l'architecture colonnaire étant limitée à quelques espèces aquatiques, souvent fixées. Graphiquement, il est loisible d'étendre la coloniarité aux animaux libres; si le résultat peut avoir un certain intérêt esthétique, il ne donne pas l'impression d'être viable (figure 42).

DES ÊTRES VIVANTS POTENTIELLEMENT IMMORTELS

L'importance de la distinction unitaire/coloniale apparaît lorsqu'on se pose la question de la longévité. Chez les plantes comme chez les animaux, les formes unitaires ont une durée de vie grossièrement proportionnelle aux dimensions du corps, et qui reste modeste. Beaucoup de plantes et d'animaux unitaires ne vivent que quelques années, quelques mois ou même quelques jours. Le maximum serait de trois siècles, durée de vie atteinte par quelques arbres unitaires de très grandes dimensions, comme les araucarias d'Australie, ou quelques animaux lents et volumineux, comme les tortues géantes des Galapagos.

L'architecture coloniale est susceptible de conférer aux plantes et aux animaux une longévité indéfinie; utilisant un terme qui dérange, on dira que la colonialité les rend potentiellement immortels, c'est-à-dire que leur durée de vie n'est limitée que par des facteurs externes défavorables : aléas telluriques, climatiques, pathogènes ou prédateurs au sens large. Cela se vérifie pour les colonies coralliennes, dont la durée de vie atteindrait 15 000 ans (chapitre 6); cela se vérifie également pour les plantes coloniales. Plin l'Ancien s'émerveillait de « l'énormité des chênes de la forêt hercynienne, contemporains de l'origine du monde » et à la « condition presque immortelle » [5]. À la suite du botaniste de Candolle, qui affirmait au milieu du XIX^e siècle, l'idée de l'immortalité du végétal — au moins potentielle — ne choque plus, et l'entomologiste Fabre l'exprime avec sa perspicacité habituelle : « S'il est réellement un être collectif où des générations successives s'échelonnent l'une sur l'autre, l'arbre doit durer très longtemps et ne périr pour ainsi dire que d'une mort

1 000 ans Baobab, jujubier, litchi, clones de fétuque ovine ou de fougère aigle

2 000 ans Séquoia, kauri de Nouvelle—Zélande, dragonnier, cycadales australiennes, if, olivier de Roquebrune- Cap-Martin dans les Alpes-Maritimes, châtaignier aux «cent chevaux», sur l'Etna

3 000 ans Ginkgo de Chine, cèdre du Liban

4 000 ans *Taxodium mucronatum* à Santa Maria del Tule, près d'Oaxaca, Mexique, *Fitzroya* du Chili [104]

5 000 ans et plus, vraisemblablement *Pinus aristata* des White Mountains de Californie

jusqu'à 10 000 ans 10 000 ans Clones de peupliers dans l'Utah (États—Unis)

11 000 ans Clones de *Larrea divaricata*, le buisson à créosote du désert de Mojave, en Californie

13 000 ans Clones de myrtille en Pennsylvanie (États-Unis). Ces plantes ont vu le Pléistocène finissant et auraient été contemporaines des derniers hommes de Neandertal'

Tableau 1. Des êtres vivants potentiellement immortels.

accidentelle, puisque aux Vieux bourgeons en succèdent chaque année de nouveaux, qui maintiennent la communauté végétale toujours jeune et toujours riche d'avenir » [88].

Avec ironie, Watkinson fait remarquer que les nombreux ouvrages consacrés à la Sénescence passent très rapidement sur les plantes, ou ne citent que des armuelles. C'est, dit-il, que les plantes « modulaires » — ce que j'appelle ici « coloniales » — n'ont pas de Sénescence puisqu'elles sont potentiellement immortelles [101]. Les chiffres parlent d'eux-mêmes et la longévité de certaines plantes est prodigieuse. J'emprunte à Heywood [102], à Buss [103] et à Bourdu [104] ces chiffres qui ont le défaut de concerner parfois des « individus »

* On entend parler, en Tasmanie, d'un clone de houx royal (*Lomatia tasmanica*, de la famille des Proteaceae), dont Pâge atteindrait 40 000 ans, mais la méthode de datation paraît discutable.

124

Voyage au pays de la forme

exceptionnels, mais qui ont le mérite d'être raisonnablement fiables (tableau 1).

Ces chiffres appellent deux commentaires. On remarque d'abord que ceux qui s'intéressent à la longévité des plantes choisissent de préférence d'étudier des arbres, censés vivre plus longtemps que les herbes. Cette

position est discutable: quoique beaucoup plus discrètes, les herbes pourraient avoir une plus grande espérance de vie, la multiplication végétative leur donnant une mobilité propice à l'exploitation de milieux toujours nouveaux.

Autre remarque : si, dans la nature, aucune plante n'est immortelle, l'action humaine serait capable d'y remédier. Prenons le cas du bananier; les variétés alimentaires ne produisent pas de graines et la culture de la plante se limite à l'isolement des rejets et à leur installation dans des conditions écologiques favorables. Les clones de bananier sont vraisemblablement aussi anciens que l'agriculture tropicale elle-même — 10 000 à 20 000 ans —, et on voit mal ce qui pourrait entraîner leur mort, puisqu'ils sont intentionnellement soumis aux aléas externes défavorables mentionnés plus haut, tandis que la dispersion mondiale des variétés alimentaires diminue encore les risques. Pour que meurent tous les bananiers actuellement cultivés, il faudrait que l'humanité tout entière décide de ne plus manger de bananes; on conviendra que c'est fort peu probable. Pour moi, le bananier, qui n'est pourtant pas un arbre, représente de façon optimale l'immortalité des végétaux coloniaux ou clonaux. Mais il n'est pas le seul; le manioc et la pomme de terre, que les agriculteurs clonent année après année, sont aussi des plantes immortelles et pour les mêmes raisons que le bananier.

Entendons-nous, toutefois, sur ce terme d'immortalité. Chez les plantes comme chez les animaux, c'est la colonie elle-même, et non pas son élément constitutif, qui se révèle capable d'une longévité indéfinie; le réitérat dans la cime d'un arbre, le rejet de bananier, la talle de céréale, le polype d'un corail ne vivent pas plus longtemps que n'importe quelle forme vivante unitaire de dimensions comparables. On trouvera des situations analogues dans la biologie des sociétés d'insectes (chapitre 6); une fourmi vit peu de temps, mais les fourmilières peuvent être « potentiellement immortelles » [105]. « L'individu périt mais la société persiste », dit J.-H. Fabre [88]. Plantes et animaux sont donc confrontés au choix de rester unitaires ou de devenir coloniaux, avec une énorme incidence sur leur longévité.

Éloge de la plante

Pour les animaux, ce choix a une incidence supplémentaire : seule la forme unitaire est compatible avec la mobilité active et le prix à payer pour être mobile est donc de n'avoir qu'une vie courte. Cela nous amène tout naturellement à parler de la mort et à cette constatation inattendue : les plantes et les animaux ne meurent pas de la même façon.

DEUX MANIÈRES DE MOURIR

Un animal est vivant ou mort. Il peut être délicat de déterminer s'il est l'un ou l'autre, mais on n'envisage pas qu'il puisse être les deux à la fois. Au cours de sa vie, la plupart des cellules qui le constituent meurent et sont remplacées par des cellules neuves, mais ce turnover est de niveau cellulaire et même s'il prend la forme d'une mue ou d'une métamorphose, cela n'altère pas le fait que l'animal est soit mort, soit vivant.

Les plantes n'ont pas de turnover cellulaire; on se souvient que leurs cellules sont fixes et ne peuvent donc être remplacées. Si l'on excepte quelques espèces très spécialisées, annuelles ou bisarmuelles, elles savent par contre se débarrasser d'organes qui ne leur servent plus; la chute des feuilles, l'élagage de branches basses sont des mécanismes qui n'ont pas de véritable équivalent chez l'animal. Les desquamations épidermiques, les changements saisonniers de pelage, la chute des piquants du porc-épic sont des phénomènes d'ampleur plus limitée que l'élagage, compte tenu du caractère spécialisé des tissus éliminés par l'animal. Tout se passe comme si une mort continue d'organes usés remplaçait la mort de la plante elle-même, cette dernière ayant acquis l'immortalité en accédant à la colonialité.

Un malentendu fréquent doit être évité. Les feuilles mortes, les branches élaguées ne sont jamais remplacées à proprement parler, car leurs places restent vides; mais la morphogenèse indéfinie pennet à la plante d'en élaborer d'autres qui succèdent aux précédentes et remplissent leurs fonctions.

Contrairement à Panimal, la plupart des plantes sont capables de « mourir par un bout », tout en continuant à s'accroître en d'autres points de leurs structures. On voit se comporter ainsi les plantes clonales — fougère aigle, dattier, muguet ou bouton—d'or —, ainsi que les

126

Fig. 43. Deux manières de mourir. La possibilité qu'ont les plantes coloniales d'être à la fois mortes et vivantes est illustrée ici par un chêne-liège, dessiné un an après un incendie (Roger Prodon, communication personnelle). Transposé à Panimal, ce comportement est évidemment grotesque.

Éloge de la plante

arbres coloniaux ——— chêne ou meranti, manil, tembusu ou eucalyptus. Leur structure faiblement intégrée, la relative autonomie des réitérats les uns par rapport aux autres donnent à ces plantes la capacité de mourir et de continuer à vivre simultanément (figure 43) sans même que nous prêtions attention à un comportement si éloigné du nôtre. Transposons à un brave chien le comportement d'un chêne vert, et le grotesque du résultat montre que la différence dans la manière de mourir est à la fois spectaculaire et masquée par l'habitude.

Revenons à la vie. Le vaste domaine des comportements (chapitre 4) témoigne des différences multiples et fondamentales entre plantes et animaux. Mais il faut au préalable faire un détour par le niveau de la cellule (chapitre 3), indispensable à prendre en compte pour qui veut comprendre le fonctionnement des êtres vivants. Cellule végétale et cellule animale vont nous révéler leurs différences.

3. La cellule

Je me cantonnerai au monde végétal, parce que les cellules, pourvues de parois rigides, y ont des allures de pierres de taille mises en place par un architecte—maçon.

Au cours de l'édification des animaux, les cellules flasques pullulent et migrent en constituant des couches qui se replient en gouttières, tubes, vésicules, nodules : il en dérive des organes précis, mais cela n'a pas la simplicité classique d'une embryogenèse végétale.

Michel Favre-Duchanre, Unions créatrices, 1997.

À cause de mes fonctions d'irritabilité peu développées et de mes corrélations nerveuses réduites, l'homme prétend rien de moins que je suis, malgré mes grands airs, un ensemble de cellules plutôt qu'un individu véritable. Merci du compliment. Si, pour constituer un être à ses yeux, le prix à payer est d'avoir un cerveau, des nerfs et du sang, qu'il les garde, je n'en veux pas, je n'en ai jamais voulu.

Michel Luneau, Paroles d'arbre, 1994.

Ligne télégraphique

Vous voyez cette ligne télégraphique au fond de la vallée et dont le tracé rectiligne coupe la forêt sur la montagne d'en face.

Tous les poteaux en sont de fer.

Quand on l'a installée, les poteaux étaient en bois.

Au bout de trois mois il leur poussait des branches.

On les a alors arrachés, retournés et replantés la tête en bas, les racines en l'air.

Au bout de trois mois il leur repoussait de nouvelles branches, ils reprenaient racine et recommençaient à vivre ;

Il fallut tout arracher et pour rétablir une nouvelle ligne faire venir à grands frais des poteaux de fer de Pittsburgh.

Blaise Cendrars, *Au cœur du monde*, 1924.

129

Éloge de la plante

Fig. 44. Les constantes «je la cellule eucaryote. À gauche, une cellule animale, d'un diamètre de 10 nm. À droite, une cellule végétale, de 100 11m de longueur. Les structures et les organites indiqués sont communs aux

deux cellules; mp = membrane plasmique, c = filaments et tubules du cytosquelette, cy = cytoplasme, r = réticulum endoplasmique, N = noyau, contenant les chromosomes, n = nucléole,

formé de ribosomes, l, p = lysosomes et peroxysomes, m = mitochondries. Explications dans le texte.

130

La cellule

Le mot évoque la prison. L'étude en est assez austère, du fait que l'échelle concernée nous prive de toute expérience pratique directe, mais c'est un domaine clé, sur lequel repose tout le reste. C'est aussi, on va le voir, un domaine plein de surprises, du fait que les cellules préfigurent les organismes dont elles font partie.

Les cellules ont déjà été si bien décrites, pour les spécialistes [56] comme pour le grand public [106], que je n'entrerai pas dans le détail des structures cellulaires, ni de leur fonctionnement. L'accent sera mis sur les différences qui séparent les cellules des plantes de celles des animaux, mais pour que ces différences apparaissent bien, je voudrais d'abord indiquer les constantes.

LES CONSTANTES DE LA CELLULE EUCARYOTE

Le fait est là, plantes et animaux sont constitués, les unes comme les autres, de cellules pourvues d'un noyau et qui, pour cette raison, sont appelées cellules eucaryotes. Fougère ou limace, lilas, écureuil volant ou être humain, les membres de ces deux grands groupes vivants sont de vastes agrégats de cellules dont chacune contient un noyau. Il s'agit là du fait le plus unificateur qui relie les animaux et les plantes ; ce n'est certes pas un hasard si la cellule eucaryote a permis l'émergence de toutes les formes de vie complexes. Les cellules sans noyau, ou procaryotes — celles des bactéries par exemple —, semblent avoir été incapables d'assurer cette émergence; en réalité, elles ont joué un rôle effacé, mais décisif, comme on le verra plus loin.

La cellule eucaryote est-elle apparue une seule fois au cours de l'évolution ? Si toutes les cellules eucaryotes avaient une origine commune, cela rendrait compte des très nombreuses similitudes qui réunissent les cellules animales et végétales.

Sur la figure 44 qui compare deux cellules types, l'une animale et l'autre végétale, on constatera qu'elles ont en commun bon nombre de dispositifs structuraux et d'organites. Ils ne sont ni végétaux ni animaux, mais peuvent être regardés comme des constantes de la cellule eucaryote. J'en citerai une dizaine, parmi les plus importantes, en rappelant brièvement leurs fonctions.

L'organite le plus remarquable, celui qui fonde la nature même de la cellule eucaryote, est le noyau, unique, sphérique, de 5 à 10 μm de

diamètre, limité par une double membrane percée de pores. Il contient les chromosomes, avec le fameux acide désoxyribonucléique (ADN) et les protéines qui les constituent. Il contient aussi le nucléole, amas sphérique de granules d'acide ribonucléique (ARN), les ribosomes.

Centre organisateur de la cellule, le noyau contient, sous la forme de ses deux acides nucléiques, le plan nécessaire à la synthèse de tous les composés chimiques qui constituent l'organisme, animal ou végétal (chapitres 4 et 5). En relation avec le noyau, le réticulum endoplasmique est un vaste réseau de feuillettes, de sacs et de tunnels membranaires, qui joue un rôle central dans la synthèse des protéines et des lipides dont la cellule a besoin.

L'appareil de Golgi est un empilement de sacs plats, émettant de nombreuses petites vésicules mobiles. Il assure le tri, l'emballage, le transport par les vésicules et la livraison des macromolécules destinées à toutes les structures et à toutes les fonctions de la cellule.

Les mitochondries, petites et nombreuses, ont les dimensions et l'aspect des bactéries. Elles assurent la respiration de l'organisme entier; elles brûlent du glucose en présence d'oxygène en libérant de l'eau, du gaz carbonique et une importante quantité d'énergie, sous forme d'adénosine triphosphate (ATP), disponible pour toutes les fonctions de l'organisme. J'aurai l'occasion d'y revenir lorsqu'il sera question des prouesses biochimiques réalisées par les plantes (chapitre 4).

Dans la cellule eucaryote, les mitochondries ont une signification très spéciale : ce sont véritablement des bactéries ! À partir de cellules primitives, incapables de respirer l'oxygène, l'intégration de bactéries qui en sont capables aurait permis l'émergence de cellules eucaryotes aptes à survivre dans un monde devenu riche en oxygène.

Plutôt que de digérer ces bactéries aérobies, elles les ont nourries et maintenues en symbiose, utilisant leur capacité à consommer de l'oxygène et à produire de l'énergie, « comme nous élevons des vaches pour leur capacité à consommer de l'herbe et à produire du lait » [56]. On comprend ainsi pourquoi les mitochondries possèdent leur propre ADN et leur autonomie, au moins partielle, de division.

Les lysosomes sont de minuscules vésicules (0,5 μ m de diamètre) contenant des enzymes impliquées dans les digestions cellulaires. Chez les végétaux, cette fonction de lyse est assurée par les jeunes vacuoles, ou phytolysosomes. Les produits de la digestion s'échappent en traversant la membrane du lysosome et sont réutilisés par la cellule.

132

La cellule

Les peroxysomes ont une fonction de détoxification; ce sont des vésicules de mêmes dimensions que les précédentes, contenant des enzymes oxydatives qui dégradent le dangereux peroxyde d'hydrogène, ou eau oxygénée. Le cytosquelette est un réseau de filaments et de tubules protéiques qui procurent à la cellule sa forme, lui permettent de transporter ses organites d'un endroit à l'autre et lui donnent sa capacité de se mouvoir, s'il s'agit d'une cellule mobile.

Tous les organites et les structures mentionnés ci-dessus sont englobés dans une gelée fluide et transparente, le cytoplasme, entouré par une membrane qui assure l'individualité de la cellule et qui, sans l'en isoler, la sépare du monde extérieur.

Ces constantes de la cellule eucaryote sont extraordinairement anciennes; elles sont certainement antérieures à la séparation entre les plantes et les animaux, il y a 700 millions d'années [3]. Il est ironique de penser qu'elles ont été découvertes, pour la plupart d'entre elles, il y a moins d'un siècle : Aristote ne connaissait pas la cellule, Lavoisier n'avait jamais entendu parler du noyau, Claude Bernard et Pasteur ignoraient tout des mitochondries et de l'ADN, même s'ils en ont pressenti l'existence.

Une curieuse similitude entre les plantes et les animaux apparaît ici. On le sait, ces organismes sont prodigieusement variables; entre les plus petits et les plus gros, on constate une variation d'un facteur 10³ en longueur et 10² en masse. Vogel, à qui j'emprunte ces chiffres, fait remarquer que dans ces conditions n'importe quoi, à leur sujet, dont les dimensions ne varient pas, va immédiatement nous sauter aux yeux. Précisément, les dimensions des cellules (figure 45) ne varient guère d'un organisme à l'autre; elles sont en moyenne de 10 µm dans une puce comme dans une baleine, et de 100 µm dans un baobab comme dans une lentille d'eau [27].

Plantes et animaux ne sont pas les seuls êtres vivants constitués de cellules eucaryotes; c'est aussi le cas des champignons et des protistes, mais pas celui des bactéries, comme on l'a dit. Quant aux virus, qui ne sont même pas des cellules, ils ne sont généralement pas considérés comme des êtres vivants à part entière, mais plutôt comme des acides nucléiques qui se seraient échappés de leurs cellules d'origine, enfermés dans une capsule protéique [3]. Alternativement, on peut les considérer, avec les prions, comme des êtres « vivants » qui auraient inventé une solution originale au problème majeur qui se pose à tout être vivant : se reproduire (François Bonhomme, communication personnelle).

133

Éloge de la plante

Fig. 45. Les différences entre la cellule animale (à gauche, 10 nm de diamètre) et la cellule végétale (à droite, 100 nm de longueur). Les organites propres à la cellule animale sont : vp = vésicules de phagocytose, et C = centrioles. Sont propres à la cellule végétale: v = vacuole, pc = paroi cellulosique, pl = plasmodesmes, cy = cyclose, chl = chloroplastes et m = méats. L'ensemble des méats constitue le Papoplasme (a),

tandis que le symplasme (s) est le cytoplasme commun à toute la plante, communiquant d'une cellule à l'autre par les plasmodesmes.

134

La cellule

Le domaine cellulaire que les biologistes considèrent, à juste titre, comme le moins marqué par la divergence évolutive qui a séparé les plantes des animaux, révèle pourtant bon nombre de différences significatives.

LES DIFFÉRENCES DE STRUCTURE

Le fait, pour les plantes et les animaux, d'être tous constitués de cellules eucaryotes ne signifie pas que leurs cellules soient identiques. Elles le sont au niveau des mécanismes moléculaires fondamentaux, dont je ne dirai rien ici ——— autoreproduction de l'ADN, synthèse des protéines, production d'ATP mitochondrial, cycle de Krebs, structuration des membranes, etc. —, mais à des niveaux d'intégration plus élevés, ceux qui concernent les structures et les fonctions de la cellule dans son ensemble, des différences remarquables apparaissent entre la cellule animale et la cellule végétale (figure 45). Pour un biologiste, même débutant, aucune confusion n'est possible entre ces deux cellules.

Une première différence porte sur la présence ou l'absence d'une paroi. Animale, la cellule en est dépourvue, elle est nue et molle, uniquement limitée par sa membrane. Végétale, elle est entourée d'une paroi dont la forme est celle d'une boîte rigide, faite d'un matériau typiquement végétal, la cellulose.

La molécule de cellulose est, de ce fait, la plus fréquente des molécules organiques à la surface du globe; elle représente, à elle seule, plus de la moitié de la biomasse terrestre [107] et même le livre que vous avez entre les mains est fait de fibres de cellulose.

Animale, la cellule est petite, nue et potentiellement mobile, au moins pendant la phase embryonnaire; végétale, elle est beaucoup plus grosse, et elle est immobile, du fait que sa biologie est dominée par la présence de la paroi cellulosique.

Il y a cependant des exceptions dans les deux sens. Certaines plantes — algues, mousses, fougères, ginkgo — ont des gamètes nageurs qui sont des cellules nues. Certaines cellules animales ont, à l'extérieur de leur membrane plasmique, un revêtement, le manteau cellulaire, qui permet la reconnaissance de cellules du même type. Nous verrons d'autres exemples de cette polyvalence de nos deux règnes; même si

135

Éloge de la plante

les solutions, animale et végétale, sont différentes, voire opposées, chacun des deux groupes est capable de faire pratiquement tout ce que sait faire l'autre.

Souple lorsque la cellule est jeune et encore petite, la paroi cellulosique accompagne la croissance cellulaire, puis elle perd sa souplesse et enferme la cellule adulte dans un véritable squelette externe qui lui donne sa solidité, mais lui interdit toute migration au sein de l'organisme végétal. Les cancers végétaux ne présentent pas de métastases; au contraire, la migration cellulaire est l'un des phénomènes majeurs de l'embryologie animale.

Une eau contenant des substances dissoutes attire l'eau pure, et c'est une force d'une extraordinaire puissance qui amène ainsi l'eau pure à venir diluer une eau qui ne l'est pas. Cette force, appelée osmose, fait qu'une cellule animale éclate si elle est placée dans l'eau pure. Quant à la cellule végétale, sa paroi cellulosique lui confère un statut osmotique très différent de celui de sa consœur animale. Placée dans l'eau pure, une cellule de plante contrôle l'entrée d'eau par la pression que cette dernière exerce sur la paroi : elle n'éclate pas puisqu'elle est physiquement contenue dans une paroi rigide (figure 45) contre laquelle elle exerce une pression : elle manifeste alors sa pleine turgescence en se trouvant portée à son niveau d'hydratation maximale [108].

Cette pleine turgescence a une fonction vitale pour la plante : elle constitue la principale force responsable de la rigidité mécanique des tissus végétaux jeunes. On n'arrive pas à tenir à l'horizontale une chambre à air vide, mais si on la gonfle, il n'y a plus de problème.

Les cellules végétales ne sont pas aussi isolées les unes des autres que la présence des parois cellulosiques pourrait le laisser croire ; chacune communique avec ses voisines par des tunnels ou plasmodesmes (1 000 à 10 000 par cellule) qui permettent un passage du cytoplasme d'une cellule à l'autre (figure 45). C'est plus qu'une communication : on peut dire que, dans une plante, le cytoplasme ainsi que la membrane plasmique sont communs à toutes les cellules de l'organisme. La notion de symplasme, qui recouvre l'ensemble du cytoplasme d'un organisme entier, est presque exclusivement végétale.

Malgré les plasmodesmes, la paroi est un obstacle ; sa porosité très restreinte limite les échanges entre les cellules végétales et leur environnement : elles devront vivre en se nourrissant de petites molécules et, de la même façon, les molécules des signaux intercellulaires

La cellule

— auxines, cytokinines, gibbérellines, éthylène - ont des dimensions nécessairement modestes. Lourdes ou grosses, elles ne seraient pas capables de traverser la paroi.

Toutefois, la paroi qui entoure la cellule végétale est aussi un atout pour la plante, car elle lui confère des propriétés mécaniques qui rendent possible la réalisation d'organismes de très grandes dimensions et, surtout, à très vastes surfaces, capables de s'approprier l'espace en dépit du manque de mobilité active; une très grande surface par rapport à un modeste volume, c'est là une des caractéristiques essentielles des plantes, et l'une de leurs différences majeures par rapport aux animaux.

La vacuole, énorme, qui occupe plus de 90 % du volume de la cellule végétale, et qui correspond à une poche d'eau, limitée par une membrane, n'a pas d'équivalent dans la cellule animale.

Les vacuoles naissent dans les cellules jeunes, fraîchement issues de la mitose, où elles sont d'abord impliquées dans les digestions, ou lyses; on les nomme alors des phytolysosomes. Par la suite, en absorbant l'eau et en créant un état de turgescence, les vacuoles deviennent directement responsables de la croissance cellulaire (figure 45), rendue possible par le fait que la cellule jeune a une paroi encore souple.

La croissance de la cellule végétale est spectaculaire; alors que sa collègue animale mesure en moyenne de 10 à 20 μm de diamètre, et qu'elle est donc imperceptible sans moyens optiques, la cellule végétale adulte, de 100 μm de long, est aisément visible à l'œil nu; les dimensions indiquées ici sont des dimensions moyennes, des cellules de quelques millimètres, quelques centimètres ou davantage, existant chez les plantes comme chez les animaux.

Qu'il s'agisse d'aliments, d'enzymes ou de messages, la diffusion des molécules est aisée et rapide dans la petite cellule animale dont le cytoplasme est traversé en quelques fractions de seconde. Au contraire,

dans la vaste cellule végétale cette diffusion en phase liquide serait trop lente pour être efficace : elle dispose de courants cytoplasmiques, ou cyclose, qui font circuler les matériaux sur toute la longueur, dans la mince couche cytoplasmique qui sépare la vacuole de la paroi. La cellule animale ne présente apparemment pas de cyclose.

La vacuole de la cellule végétale lui permet donc de grandir, avec un coût énergétique réduit, peu de synthèses et un simple appel d'eau. Mais ce n'est pas là sa seule fonction; elle sert aussi au stockage de réserves utiles ou de déchets toxiques. Alors que la cellule

137

Éloge de la plante

animale se débarrasse de ses déchets, la végétale les stocke, pour la plupart; peu à peu les vacuoles se trouvent remplies de composés chimiques divers, oxalate de calcium, anthocyanes, flavonoïdes, composés cyanogènes, etc. « La cellule végétale vit dangereusement » [109], un peu comme une ville qui remplirait de fûts de dioxine ses stations de métro inutilisées ou ses égouts abandonnés. Les vacuoles végétales sont en fait des « bombes » accumulées contre les agresseurs, en vue d'une « guerre chimique » (Jean—Claude Roland, communication personnelle).

Outre le stockage, la fonction essentielle de la vacuole demeure son rôle dans la croissance de la cellule végétale et, partant, de la plante entière.

Les plastes sont des organites limités aux cellules des plantes et de quelques protistes — euglènes, péridiniens, diatomées ou Volvox. Celles des champignons en sont dépourvues, comme celles des animaux. La présence de plastes constitue donc, avec la vacuole ou la paroi, l'un des principaux caractères qui différencient les cellules végétale et animale.

UNE CELLULE DANS UNE AUTRE!

Si étrange que puisse paraître cette idée, c'est pourtant ainsi qu'il faut considérer les plastes : de petites cellules dépourvues de véritable noyau, parfois chlorophylliennes et, dans ce cas, semblables à des cyanobactéries intégrées à la cellule végétale dont elles sont devenues les plastes.

Ce mécanisme d'intégration d'une petite cellule dans une grande avait déjà permis la mise en place des mitochondries ; l'animal en est resté à ce stade. Dans le végétal, aux mitochondries sont venues s'ajouter, au cours d'une ingestion séparée, des cyanobactéries transformées en plastes; ils ont, comme les mitochondries, leur propre ADN et leur semi-autonomie de division. Cette symbiose entre cellules emboîtées a été récemment reconnue comme générale par

* Il y a cependant des déchets dont la cellule végétale se débarrasse. La lignine en est un exemple. Il en sera question plus longuement au chapitre 4.

138

La cellule

Margulis et Fester [110], qui en ont dévoilé l'importance. Sans bactéries, disent-ils, il n'existerait donc ni mitochondries, ni plastes, ni par conséquent cellules eucaryotes ; les plantes et les animaux n'existeraient pas non plus puisqu'ils doivent leur existence même à leurs bactéries symbiotes. Cela

conduit à l'idée révolutionnaire défendue par Gould [111] : les bactéries ont toujours été, sont et resteront le groupe dominant sur notre planète.

Essentiellement souterraines, vivant de l'énergie chimique contenue dans les roches, elles ont pourtant suscité, dans le milieu aérien, par le biais de la symbiose intracellulaire, deux « superstructures mineures », les plantes et les animaux. Dans cette vision de l'évolution, l'être humain lui-même ne serait qu'une sorte d'efflorescence d'origine bactérienne !

Mais revenons prosaïquement aux plastes. On en connaît trois sortes. Les plus importants sont les chloroplastes, chargés en chlorophylle et donc responsables de la couleur verte des plantes. En utilisant cette chlorophylle, le CO₂ atmosphérique, l'eau et l'énergie solaire, les chloroplastes assurent la synthèse des glucides, qui est, en quelque sorte, l'inverse de la respiration; pour ce faire, ils consomment du gaz carbonique, transforment l'énergie solaire en glucose; enfin, ils dégagent l'oxygène qui nous permet de respirer.

La cellule végétale contient aussi des amyloplast, qui stockent l'amidon, et des chromoplastes, bourrés de pigments qui donnent leurs couleurs vives aux fleurs et aux fruits. Ainsi sont attirés les animaux pollinisateurs de fleurs ou consommateurs de fruits (chapitre 4).

Pour résumer les différences de structure cellulaire entre les plantes et les animaux, le tableau 2 comporte une colonne centrale qui groupe ce qui est commun à toutes les cellules, animales ou végétales; les colonnes latérales montrent ce qui est propre aux animaux, à droite, et aux plantes, à gauche.

La paroi cellulosique, le symplasme, la vacuole et les plastes constituent les quatre structures principales qui distinguent les cellules des plantes de celles des animaux. Peut-être faut-il y ajouter leur degré de complexité générale? Je me rallie à l'idée de Trewavas [112], pour qui la cellule végétale est « probablement plus complexe » que celle des animaux ; de fait, elle réalise la quasi-totalité des fonctions de la cellule animale en y ajoutant la synthèse de la chlorophylle, la photosynthèse et la production de métabolites secondaires spécifiquement végétaux — flavonoïdes,

phytochrome, caroté- noïdes, coumarine, lignine, anthocyanes, alcaloïdes, etc. -, beaucoup

139

Éloge de la plante

PLANTES EN COMMUN ANIMAUX

PAROI CELLULOSIQUE Membrane plasmique Manteau cellulaire
Cytoplasme (marginal) SYMPLASME Noyau Cytosquelette Mitochondries
Lysosomes

Peroxisomes

Appareil de Golgi VACUOLE Réticulum endoplasmique PLASTES =
APPAREIL CINÉTIQUE = Chloroplastes Chromosomes Centrioles
Amyloplastes Nucléoles Aster Chromoplastes Ribosomes

Tableau 2. Ce que les cellules animales et végétales ont en commun et ce qui les distingue.

plus nombreux et diversifiés que les métabolites secondaires d'origine animale (chapitre 4).

Mais les différences ne sont pas seulement structurales, elles portent aussi sur les comportements. Entre les cellules végétales et animales on constate cinq différences dont l'importance apparaîtra au premier coup d'œil; elles concernent la mobilité de la cellule, son alimentation, sa division, sa différenciation et son éventuelle totipotence.

LES DIFFÉRENCES DE COMPORTEMENT

La mobilité cellulaire nous a déjà montré un bel exemple de différence de comportement : la cellule animale est souvent mobile, particulièrement lorsqu'elle participe à la constitution d'un embryon. La cellule végétale, enfermée derrière un mur de cellulose, ne l'est jamais. Quelques exceptions existent, mentionnées ci—dessus.

Les deux cellules ne s'alimentent pas de la même façon. L'animale

140

La cellule

est souvent capable, comme le fait une amibe, de se nourrir en ingérant des particules relativement grosses, fragments alimentaires, micro-organismes, débris cellulaires, etc. Cette ingestion, la phagocytose, se fait par la mise en place d'une Vésicule qui se referme sur la proie et la digère (figure 46). La cellule végétale, enfermée derrière une paroi rigide contre laquelle elle est plaquée par la pression de turgescence, est bien incapable de pratiquer la phagocytose; elle se nourrit de façon différente, essentiellement grâce à la photosynthèse :

Fig. 46. Comment les cellules se nourrissent et comment elles se débarrassent de leurs déchets. En haut, un mécanisme cellulaire typiquement animal, la phagocytose. La cellule est capable de se nourrir en ingérant des particules alimentaires à l'aide d'une vésicule de phagocytose. En bas, un mécanisme commun aux deux règnes, l'exocytose, qui permet aux cellules de se débarrasser de leurs déchets et, dans le cas des plantes, de fabriquer la paroi cellulosique ; m = membrane plasmique.

141

Éloge de la plante

Fig. 47

Fig. 47. La division cellulaire chez l'animal (en haut) et chez la plante (en bas). L'aster (a) et les centrioles (c) sont typiques de la mitose animale. Un anneau contractile clive la cellule en deux cellules filles qui sont complètement séparées. Dans la cellule végétale en cours de mitose, une paroi cellulosique se met en place,

percée de plasmodesmes par lesquels les cytoplasmes communiquent; les cellules filles ne sont donc jamais complètement séparées [13].

142

La cellule

par l'intermédiaire des chloroplastes, avec l'énergie du Soleil, le CO₂ atmosphérique et des solutions minérales qui montent du sol, elle crée son alimentation à l'intérieur d'elle-même.

En dernière analyse, les cellules des plantes et des animaux se nourrissent des mêmes atomes (C, N, S, O, H, P, etc.), qui proviennent de l'environnement inerte dans le cas des plantes et d'organismes préexistants dans le cas des animaux.

Ces deux cellules se débarrassent de leurs déchets par une sorte de défécation, l'exocytose (figure 46). La paroi cellulosique est formée, grâce à elle, par la cellule qu'elle contient et protège; une défécation constructive dont les plantes nous montreront d'autres exemples.

Sur la figure 47, on constatera que les banales divisions cellulaires, ou mitoses, sont différentes selon que la cellule est animale ou végétale; l'animale est étranglée par un anneau contractile qui la clive en deux cellules filles, tandis que dans la végétale en cours de mitose une paroi cellulosique se met en place, percée de plasmodesmes, par lesquels les cytoplasmes communiquent, et les cellules filles ne sont donc jamais complètement séparées. Cela a de profondes implications.

Dans la théorie cellulaire classique, du milieu du XIX^e siècle, la cellule est l'élément de base, dont l'aggrégation conduit à la forme finale de la plante, de la même façon qu'on construit un mur en accumulant des briques.

Kaplan et Hagemann [1 14] développent une conception différente, puissamment novatrice, dans laquelle la cellule ne serait pas l'élément de base de la morphogenèse; elle n'en serait que le marqueur. Dans cette hypothèse, l'élément de base serait la forme même de l'organisme, et ce dernier se subdiviserait secondairement — et d'ailleurs, imparfaitement — en cellules. La plante serait alors comparable à une maison que l'on peut

subdiviser intérieurement en pièces, sans que cela ait d'influence sur son architecture extérieure. À l'appui de ce qu'ils appellent la théorie organismique, les auteurs utilisent les observations de Haber et al. [115] : on connaît des mutants de blé qui ne sont pas formés de cellules, la mutation correspondant au blocage de la synthèse d'ADN, donc à la disparition du mécanisme même de la mitose. Le fait que ces mutants soient semblables aux blés sauvages — mais un peu malingres tout de même! — montre que la forme d'une plante ne dépend pas de ses cellules. Kaplan et Hagemann rappellent également que la forme, très sophistiquée, des algues *Bryopsis* et *Caulerpa* ne dépend pas des divisions cellulaires puisque ces plantes ne sont pas constituées de

143

Éloge de la plante

cellules (figure 48); elles sont faites d'un cytoplasme commun, contenant de nombreux noyaux, et ont même été considérées comme des cellules uniques, de dimensions géantes [1 14].

Kaplan [1 13] suggère que la théorie cellulaire s'applique aux animaux, tandis que la théorie organismique serait mieux adaptée aux plantes ; un domaine d'une importance aussi fondamentale mérite de nouvelles recherches.

Une quatrième différence entre les cellules végétale et animale réside dans leurs inégales capacités de différenciation, mécanisme cellulaire essentiel, et d'ailleurs fort mal connu, qu'il est utile de situer brièvement.

Dans un très jeune embryon animal, peu après les segmentations initiales de l'œuf, les cellules sont toutes identiques, mais cette équivalence ne dure pas; à un stade un peu plus avancé de son développement, les cellules de

l'embryon se différencie. Au début, cette différenciation est faible, portant principalement sur les dimensions de la cellule ou sur la quantité de réserves qu'elle contient; il n'empêche, le processus est engagé, et il conduira à la gamme de catégories cellulaires très différentes que l'on trouve chez l'animal adulte.

Comment se fait cette différenciation qui aboutit à des cellules aussi profondément dissemblables à tout point de vue qu'un globule rouge et un neurone, un grain de pollen et une fibre de bois ? Il faut reconnaître que le mécanisme réel est encore mal compris; nous sommes devant la différenciation dans la position de Claude Bernard devant la respiration. Presque tout reste à faire, et la difficulté vient de ce paradoxe que la constitution finale de la cellule différenciée et ses fonctions semblent dépendre bien peu de l'information génétique et beaucoup de la répression ou de l'activation de certains gènes, en fonction, par exemple, de la place qu'occupe la cellule dans l'organisme. C'est cette régulation sélective de l'expression des gènes qui reste à élucider. Je n'en dis pas plus sur la différenciation qui demeure un grand mystère; les biologistes admettent que le décryptage de ses mécanismes sera leur tâche majeure au xxI^o siècle.

Mon but reste ici la comparaison : la différenciation cellulaire des plantes est-elle identique à celle des animaux ? Peut-être l'est-elle au niveau des mécanismes, mais les deux différenciations sont profondément dissemblables quant à l'amplitude de leur résultat final : une plante à fleurs n'est faite que d'une trentaine de catégories cellulaires, alors qu'un vertébré en compte au minimum deux cents (pour l'être humain, deux cent dix).

Fig. 48. Bryopsis et caulerpes : une morphogénèse qui ne dépend pas des divisions cellulaires. A. *Bryopsis plumosa*. B. *Bryopsis muscosa*. C. *Caulerpa sermlarioides*. D. *Caulerpa prolifera*. E. *Caulerpa verticillata*. F. *Caulerpa racemosa*. Chez ces algues vertes, des « tiges » rampantes, des «

racines » et des « feuilles » de formes très variées sont réalisées sans qu'aucun rôle morphogénétique puisse

être rempli par les divisions cellulaires puisque ces plantes ne sont pas constituées de cellules (G) [114].

145

Éloge de la plante

Une différence plus importante encore que le nombre de catégories cellulaires mises en place réside dans le caractère réversible ou irréversible de la différenciation. Du côté animal, rares sont les cas où la différenciation cellulaire est réversible : chez les éponges et quelques vers [17], des fragments ou même des cellules isolées peuvent redonner un organisme complet, par embryogenèse somatique. En

Fig. 49. Le bouturage du manioc. La bouture est placée, en position inclinée, sur un sol sableux (A). Des racines apparaissent (B). Des bourgeons de la partie supérieure se mettent à grossir (C). L'un des bourgeons, mieux situé que les autres, produit une tige feuillée (D). La plante entière se reconstitue en quatre à six mois (E). Tout cela est rendu possible par la réversibilité de la différenciation cellulaire.

146

La cellule

règle générale, la cellule animale ne peut réaliser une telle performance; même si les tissus peuvent être mis en culture, ou si une différenciation partielle se manifeste, la cellule animale reste incapable de reprogrammer un développement. C'est le cas, notamment, chez tous les vertébrés, et les malheurs de la pauvre Dolly, dont on ne sait même plus l'âge qu'elle a (mai 1999), montrent les difficultés du clonage animal.

Bien entendu, nul ne peut affirmer que cette situation n'évoluera pas; les progrès de la biologie cellulaire amèneront peut-être à modifier ce point de vue ou à l'abandonner, mais, sur la base des connaissances actuelles, on peut dire que la cellule animale perd sa totipotence au cours du processus de différenciation cellulaire, et que les seules cellules animales totipotentes sont, par ordre d'entrée en scène, le gamète femelle, l'œuf fécondé et les premières cellules qui résultent de la segmentation de cet œuf.

où L'HORTICULTEUR PRÉCÈDE LE BIOLOGISTE

Du côté végétal, la situation est profondément différente. Le banal bouturage, pratiqué à l'échelle industrielle pour multiplier des plantes utiles comme le peuplier ou le manioc, montre que la réversibilité de la différenciation cellulaire est possible, totale et souvent aisée. La bouture mise en terre (figure 49), des cellules situées à proximité des deux surfaces de section reprennent une activité mitotique et donnent naissance à des ébauches de racines et de tiges, tandis que des cellules sous-jacentes se redifférencient en vaisseaux, et alimentent ainsi les organes néo-formés; une plante entière est vite reconstituée.

Les techniques de culture de tissus ont permis de rendre encore plus évidente la totipotence des cellules végétales. À partir de cellules en culture, des modifications du milieu portant sur la nature et la composition de

Atmosphère, la teneur en minéraux du substrat ou les régulateurs de croissance, déclenchent l'apparition de racines et de tiges, qui régénèrent la plante. Des centaines d'espèces végétales — gymnospermes, monocotylédones ou dicotylédones — sont maintenant multipliées de cette façon.

En 1902, le physiologiste allemand Haberlandt déclarait: « La mise en culture de cellules végétatives de plantes supérieures dans un

147

Éloge de la plante

milieu nutritif simple devrait être riche d'enseignements sur les capacités que la cellule possède comme organisme élémentaire » [18]. Il a fallu un demi-siècle pour que cette prédiction soit vérifiée expérimentalement, puis que les techniques actuelles démontrent la réalité de la totipotence ; mises en présence de doses précises de régulateurs de croissance, des cellules végétales isolées, donc soustraites à toutes les corrélations qui s'exercent au sein de la plante, s'avèrent capables d'une dédifférenciation totale qui leur fait perdre intégralement la « mémoire » de leur état antérieur et les ramène à l'état d'œufs. Ces cellules se développent comme le font des œufs, en reproduisant la plante d'origine. Cette embryogenèse somatique ayant été réalisée à partir d'organes divers, provenant de plantes aussi variées que des pins, du ginseng, des orchidées, des caféiers ou du tabac, il est maintenant acquis que les cellules végétales sont totipotentes [77].

On connaît pourtant quelques exemples de cellules végétales refusant de se dédifférencier: certaines cellules sécrétrices, cellules de garde des stomates, cellules compagnes des tubes criblés, cellules de la moelle ou de la racine (Nicole Ferrière et Paul Bamola, communications personnelles). Il est possible que ce soit une simple question de progrès technique et il me

semble que ces exceptions ne remettent pas en cause le principe de la totipotence de la cellule végétale.

UNE PRÉFIGURATION AU NIVEAU CELLULAIRE

Le bilan de cette comparaison entre cellules végétales et animales peut se réduire, au prix d'une réelle schématisation, mais sans dénaturer les faits, à quelques idées simples, dont la première est que ces cellules sont profondément différentes les unes des autres.

Les cellules végétales sont grandes, immobiles et autosuffisantes en ce qui concerne la satisfaction de leurs besoins énergétiques, grâce à la chlorophylle qui leur permet d'utiliser l'énergie solaire. Elles ne peuvent ingérer que de petites molécules, et elles ne libèrent pas d'excréments, mais les stockent dans des sites internes ou les recyclent. Les cellules végétales, peu spécialisées, sont capables, si les conditions s'y prêtent, de perdre, puis d'oublier totalement leur état de différenciation et d'exprimer leur totipotence en redonnant un organisme entier.

148

La cellule

Les cellules animales sont petites, souvent mobiles, incapables, faute de plastides, d'utiliser l'énergie solaire; elles doivent se nourrir de proies qu'elles ingèrent par phagocytose et libèrent des excréments dans le milieu. Elles se spécialisent de façon stable et irréversible; il n'est pas possible, du moins pour l'instant, de leur rendre la totipotence de la cellule-œuf.

Le lecteur l'a compris déjà, les cellules végétales ressemblent à des plantes, et les cellules animales à des animaux. Cette constatation a un sens précis, elle signifie que nos deux types cellulaires imposent leur personnalité propre aux édifices complexes — plantes et animaux — auxquels leur association donne naissance.

Mais, comme toujours, le tout ne se limite pas à la somme des parties. De ces associations cellulaires complexes émergent des propriétés nouvelles, que la connaissance des cellules ne permettrait pas de prévoir. La suite va montrer à quel point ces propriétés émergentes diffèrent entre les deux règnes.

4. Tout dire sans un mot : la biochimie des plantes

Il est des parfums frais comme des chairs d'enfants,
Doux comme les hautbois, verts comme les prairies,
Et d'autres, corrompus, riches et triomphants,

Ayant l'expansion des choses infinies,
Comme l'ambre, le musc, le benjoin
et l'encens, Qui chantent les transports de l'esprit et des sens.

Charles Baudelaire, Correspondances, dans Les Fleurs du mal, 1861.

La flore magique est si vaste qu'il suffit de pousser la barrière du jardin pour rencontrer des offres simples, presque claires, en tout cas honnêtes, aussi bien que des propositions à faire rougir ou à faire peur.

Pierre Lieutaghi, La Plante compagne, 1998.

Les plantes n'ont-elles pas asservi l'homme depuis longtemps comme elles l'ont fait avec l'insecte ? Est-ce la plante qui est au service du jardinier ou le jardinier au service de la plante ?

Claude Gudin, Nique ta botanique, 1996.

As plants evolved they were faced with problems of waste disposal and it is thought that many secondary plant metabolites may have been formed as part of a sort of chemical waste disposal system [...]; lignin formation may be the result of mutations which brought about the polymerization reactions of phenolic waste materials and the deposition of this material in the cell wall matrix. This in turn conferred greater structural rigidity which was advantageous for the development of large terrestrial plants. Thus a secondary metabolite became a vital part of the plant and no longer just an inconvenient waste product.

J .R.L. Walker, The Biology of Plant Phenolics, 1975.

Mai 1997. On voit affiché sur les murs de la ville un portrait de Juliette Binoche pour le parfum Poème de Lancôme. D'habitude les pubs sont débiles mais celle-ci a un côté profondément végétal qui me touche : le visage radieux de Juliette, une petite fiole dorée et, entre les deux, « Tout dire sans un mot. . . ». Beauté, silence, parfum; comment mieux exprimer, outre la poésie des plantes, leur véritable style de fonctionnement par rapport aux animaux ? Tout dire sans un mot et, ajouterais-je, tout faire sans un geste, voilà une digne introduction à la biochimie des plantes.

Avant d'entrer dans le vif du sujet, je tiens à dire à quel point j'ai tiré profit de la lecture du remarquable ouvrage de John King, physiologiste à l'université du Saskatchewan (Canada) : *Reaching for the Sun. How Plants Work* [29].

Comme on pouvait s'y attendre, la biochimie des plantes et celle des animaux sont marquées par de larges différences. Dans certains domaines ces différences sont moins grandes qu'on pourrait le penser, tandis qu'ailleurs elles sont beaucoup plus profondes qu'on le croit généralement. Essayons d'y voir clair.

Au niveau des matériaux de base qui constituent la matière vivante, destinée à dire l'eau, les protéines, les graisses et les sucres, les différences sont peu importantes, ou plutôt elles sont seulement quantitatives. Si les ressemblances, à ce niveau, prennent le pas sur les différences, c'est vraisemblablement parce que les animaux se nourrissent de plantes — sauf s'ils se nourrissent d'autres animaux qui, eux, se nourrissent de plantes. Que le mangeur adopte la chimie de base du mangé n'est pas pour surprendre, d'autant qu'ils s'abreuvent de la même eau et respirent le même air. Pourtant, déjà à ce niveau très élémentaire, les différences quantitatives méritent d'être observées.

LA SILHOUETTE, CELLULOSE OU PROTÉINES

Les plantes photosynthétisent d'énormes quantités de sucres — ou hydrates de carbone. La cellulose est l'un d'entre eux ; ce constituant majeur de la paroi des cellules végétales est la plus fréquente de toutes les molécules organiques et représente à elle seule plus de la moitié de la biomasse terrestre (chapitres 1 et 3). Globalement, 1a

152

Tout dire sans un mot : la biochimie des plantes

silhouette d'une plante est due à la cellulose qui enveloppe les cellules et à l'eau qui les remplit.

Par contre, les plantes ont beaucoup de difficultés à s'approprier l'azote dont elles ont besoin pour fabriquer leurs protéines, non pas que l'azote soit rare — il représente 80 % de notre atmosphère et il en existe d'énormes réserves souterraines — mais parce que les plantes ne peuvent utiliser que sous la forme de nitrates, fabriqués par les bactéries du sol et rapidement lessivés par l'eau de pluie. Pour s'assurer un approvisionnement suffisant en azote, des plantes comme les Cycas, les arachides ou les casuarines [119] doivent passer par de complexes symbioses bactériennes au niveau de leurs racines; d'autres comme les utriculaires, les Nepenthes ou les dionées sont devenues carnivores.

Alors qu'elles accèdent si aisément au carbone, l'appropriation de l'azote reste un problème constant pour les plantes, et c'est la raison pour laquelle elles sont pauvres en protéines et riches en hydrates de carbone.

La situation est inverse chez les animaux, relativement pauvres en sucres, mais très riches en protéines, qu'ils se procurent en mangeant des plantes, ou d'autres animaux dont la nourriture est végétale, ce qui revient au même. Il semble paradoxal qu'un animal puisse devenir très riche en protéines en

mangeant des plantes dans lesquelles ces substances sont rares : c'est que les quantités consommées sont énormes. Ce sont les protéines qui donnent à l'animal sa forme globale, elles qui s'associent à la chitine dans l'exosquelette d'un insecte, elles qui constituent les tissus épidermiques et musculaires d'un Vertébré. Tout cela n'est pas sans présenter des conséquences pratiques dont certaines sont franchement déplaisantes. Avez-vous remarqué à quel point les animaux peuvent - de notre point de vue, au moins — sentir mauvais ? D'abord ils produisent des excréments; je ne leur en veux pas ; je constate. « Que fait le tigre, demande Paul Valéry, de la vitesse et de l'élégance de l'antilope ? Il la réduit en tigre et en excrément » [120]. La plupart des animaux éliminent leurs excréments par des organes topographiquement proches de ceux de la sexualité, quand ce n'est pas le même organe qui assure les deux fonctions. Faute de goût, affirme Olivier Pascal (communication personnelle) ; je ne sais quoi lui rétorquer, j'ai peur qu'il n'ait un peu raison.

Il n'y a en tout cas rien de tel chez les plantes. Ont-elles des excréments ? La question n'est pas simple. Elles semblent n'en pas produire ; pourtant, a priori, toute machine, biologique ou non, doit produire des déchets. On a suggéré que l'excrément végétal pouvait être repré-

153

Éloge de la plante

Fig. 50. Solutions au problème des excréments. Un animal qui stockerait ses excréments serait lui aussi capable de monter très haut.

154

Tout dire sans un mot : la biochimie des plantes

senté par les feuilles mortes, par les rameaux élagués ou même par Poxygène que libère la photosynthèse. Il semble que ce soit du côté de la biochimie que la question puisse trouver sa réponse la plus satisfaisante. Les excréments végétaux seraient représentés, selon Neish, par des composés phénoliques [121]. Sous forme libre, ces composés seraient toxiques et les plantes s'en débarrasseraient en les stockant sur les parois de leurs vaisseaux, par polymérisation sous une forme inerte, celle de la lignine. Les cellules vasculaires étant mortes, ce stockage a le double avantage d'être inoffensif (Charles Héban, communication personnelle) et de conférer aux plantes une résistance mécanique qui leur permet d'atteindre de grandes dimensions.

Un animal qui stockerait ses excréments serait, lui aussi, capable de monter très haut (figure 50). Si l'hypothèse de Neish et de Héban se vérifie, admirons que les plantes soient capables de recycler un déchet toxique pour en faire l'une des clés de leur succès. Dans cette hypothèse, les déchets seraient remplacés par des inchets, selon un astucieux néologisme de Rumelhart [122], et les excréments animaux par des incréments, assurant la croissance en diamètre (Vincent Savolainen, communication personnelle). Une certitude : la solution végétale au problème des excréments a le mérite d'être inodore.

UN REGRETTABLE MANQUE D'ÉLÉGANCE

Nous avons beau être plutôt du côté des animaux, il faut reconnaître que leurs odeurs nous paraissent fréquemment repoussantes; hélas, celles des humains ne valent pas mieux : odeurs de la crasse, de la sueur, de l'urine et des vomissures, « des rots, des borborygmes, des vents, des coliques, des

diarrhées fétides » [123]. Mais c'est lors- qu'ils sont morts et que leurs cadavres se décomposent que les ani- maux dégagent vraiment des odeurs atroces, celles de la putréfac- tion. Impossible d'imaginer un spectacle plus exclusivement animal, ni plus totalement immonde, qu'une charogne qui grouille de vers; impossible non plus d'imaginer pire odeur que celle d'un charnier.

Tout cela est dû à la haute teneur des animaux en protéines, dont la décomposition libère des composés azotés et soufrés aux noms évocateurs et à l'odeur infecte : putrescine, cadavérine, etc. Infecte pour nous, pas pour les mouches, ce qui nous montre que nous

155

Éloge de la plante

sommes là dans le subjectif : aucune odeur n'est bonne ni mauvaise en elle-même. Allons plus loin z aucune émission volatile n'a d'odeur en soi; il faut un odorat pour qu'elle acquière cette caractéristique. Point de vue humain — et plus généralement animal —, la crainte des odeurs d'excréments ou de cadavre a sa valeur adaptative; le danger d'infection est réel, mieux vaut s'éloigner.

Les plantes sont, dans l'ensemble, nettement plus distinguées; alors que les maladies animales ou humaines peuvent entraîner des visions et des odeurs répugnantes, les plantes, elles, réagissent à diverses agressions par une morphogénèse : elles mettent en place des organes parfois très jolis de formes et de couleurs (galles, cécidies, broussins, bédégards, etc.) ; en outre, il n'y a pratiquement n'en chez elles qui soit malodorant. Même lorsqu'elles sont mortes et décom- posées, les parfums qu'elles dégagent sont plus mélancoliques qu'agressifs et il est parfaitement possible de s'attacher à l'odeur de la mort des plantes, odeur des chantiers d'abattage

ou des scieries, odeur des charpentes ou des coques de vieux bateaux, odeurs de feuilles mortes, de bois pourri, d'humus ou de sous-bois. L'explication, là aussi, est biochimique. La décomposition des hydrates de carbone, notamment de la cellulose, ne génère aucun produit malodorant.

Des exceptions existent, faciles à interpréter: quelques légumes riches en protéines — choux, aubergines, haricots, soja, pois, etc. — sentent très mauvais. lorsqu'ils se décomposent. Il y a aussi des fleurs, dont je parlerai plus loin, qui sont pour nous puantes mais dont les mouches raffolent.

Incontestablement, c'est du côté des odeurs agréables que les plantes déploient tous leurs talents: odeur d'un champ d'algues à marée basse, odeur fraîche qui règne dans une pinède, parfum du foin que l'on vient de couper, odeur du riz mûr sur les terrasses des campagnes asiatiques, arôme d'un bon café fraîchement percolé, odeur d'un vieux jardin sous les premières gouttes de la pluie d'été. Même Buffon est sous le charme : « Un air léger dont je sentis la fraîcheur m'apporta des parfums qui me causèrent un épanouissement intime et me donnèrent un sentiment d'amour pour moi-même » [124].

Bien sûr, il ne s'agit plus là de chimie de base car, dans ces odeurs radieuses ou magiques, ce ne sont plus seulement les protéines, les graisses ou les sucres qui sont concernés. C'est que les plantes, au-dessus de ce niveau « primaire » qu'elles partagent avec les animaux, ont un deuxième niveau dans leur activité biochimique, dans lequel les composés « secondaires » qu'elles produisent se comptent

par milliers. Elles offrent à ce niveau un prodigieux éventail de mécanismes biochimiques dont les animaux ne montrent pas l'équivalent, tout simplement parce qu'ils n'en ont pas besoin — les plantes, virtuoses de la biochimie...

Pourquoi cette inventivité démesurée dans la biochimie des plantes ? Pourquoi éprouvent-elles le besoin de fabriquer ces innombrables substances secondaires dont les animaux se passent fort bien ? Pourquoi parle-t-on si souvent de plantes médicinales, alors que les animaux médicinaux — cantharides, sangsues — semblent presque inexistants ? La réponse réside tout entière dans ce choix : être mobile ou être fixé.

Un animal, s'il est attaqué par un prédateur, cherche son salut dans la fuite ; s'il convoite une proie, il la poursuit ; s'il désire un partenaire sexuel, il s'en approche ; s'il fait trop froid à son goût, il s'enterre ou émigre ; s'il fait trop chaud, il lui suffit de chercher l'ombre ; bref, l'animal résout par la mobilité la plus grande partie de ses problèmes.

Puisqu'elle ne peut se mouvoir en direction de ce qui lui est nécessaire, ni fuir ce qui est susceptible de lui faire du tort, la plante doit impérativement trouver des mécanismes compensatoires à sa fixité. Roman Kaiser compare sa situation à celle d'un paralytique, obligé de développer des capacités extrêmes de sociabilité et d'innovation faute de pouvoir bouger (communication personnelle). Pour la plupart, ces innovations des plantes sont biochimiques ; elles sont en outre reliées à la respiration, ce qui m'amène à rappeler d'abord ce qu'est ce phénomène et donner quelques détails supplémentaires par rapport à ce qui en a été dit plus haut.

Nous savons, depuis Claude Bernard, que la respiration est un phénomène commun aux plantes et aux animaux [8]. Elle pourrait se résumer ainsi : les mitochondries brûlent du glucose en présence d'oxygène, en libérant de l'eau, du gaz carbonique et une quantité importante d'énergie, sous forme de molécules d'ATP (adénosine triphosphate) directement utilisable par l'organisme.

Pour simplifiée qu'elle soit, cette formulation comporte l'essentiel de ce qu'en tant qu'animaux nous ressentons lorsque se déroule en nous le phénomène respiratoire. Fatigués par un effort physique, il nous faut

quelques instants de respiration profonde — forte inspiration d'O₂, forte expiration de CO₂ — pour retrouver notre énergie. Nous savons aussi que si l'effort doit continuer, une alimentation en sucre nous sera immédiatement profitable. On peut déjà imaginer que les plantes doivent respirer d'une manière un peu différente de la nôtre, ne serait-ce que parce qu'elles ignorent ce qu'est un effort physique !

157

Éloge de la plante

UNE VISION SIMPLE DU CYCLE DE KREBS

Parce qu'elle doit se faire à la température ordinaire, sous peine de léser la cellule, la combustion du glucose est une opération complexe qui s'effectue en plusieurs dizaines d'étapes, dont chacune correspond à la mise en place de composés intermédiaires, avant de conduire à l'étape suivante, jusqu'à ce que toute l'énergie du sucre soit libérée. C'est là qu'apparaissent quelques différences notables entre la respiration des animaux et celle des plantes.

Outre qu'ils brûlent des sucres pour se fournir en énergie, les animaux peuvent aussi, dans les cas graves, brûler des protéines et des graisses; c'est ce qui fait maigrir les grévistes de la faim chez nous, ou les paysans sans terre dans le tiers-monde.

En ce qui concerne les plantes, dit John King [29], outre le fait qu'elles savent respirer sans poumons, elles savent aussi tirer parti des quelque cinquante étapes que compte la chaîne respiratoire. À chacune d'entre elles, elles savent détourner une partie des composés intermédiaires qui viennent d'apparaître, les utiliser temporairement dans une activité biochimique

«latérale », qui n'a plus rien à voir avec la respiration, puis les renvoyer après usage dans la chaîne respiratoire, « de la même façon que nous pouvons prélever de l'eau dans une rivière, l'utiliser à diverses fins, puis la renvoyer à la rivière, où elle reprend sa course jusqu'à l'océan. Ces produits tirés des étapes de la respiration sont utilisés par les plantes pour assurer la formation de milliers de composés chimiques nouveaux. » C'est là, par les manifestations d'une incontestable virtuosité biochimique, que les plantes vont trouver les mécanismes qui leur sont nécessaires pour compenser leur fixité.

Pour donner une idée de l'extrême diversité des composés secondaires qu'elles élaborent et de la complexité des fonctions qu'ils assurent, je les répartirai en quatre catégories.

La première regroupe les substances dont nous ignorons la fonction; cela peut sembler paradoxal mais cette catégorie est largement majoritaire. En forêt équatoriale, lorsqu'on essaie d'identifier les arbres, ce sont des gestes habituels que de sentir des feuilles fraîchement froissées, de pratiquer une entaille à la base du tronc ou sur les racines à l'aide d'une machette, de flairer les tissus blessés et d'observer les éventuels écoulements.

158

Tout dire sans un mot: la biochimie des plantes

Certes, on se procure ainsi des moyens fiables de nommer les arbres, mais dans le même temps on est pris de vertige devant l'abîme de notre collective ignorance. À quoi servent, dans le tronc de ces arbres tropicaux, les composés chimiques volatils responsables de ces odeurs si bizarres qu'il faut un effort d'imagination pour les décrire ? Celui-là sent l'ail, celui-ci la carotte râpée, le petit-beurre, le vomit ou le saucisson sec. Trouver les comparaisons adéquates demande parfois une certaine recherche, que la

chaleur humide ne facilite pas : l'intérieur d'une vieille maison fraîchement repeinte, les coussins d'une voiture neuve, ou encore votre urine le lendemain d'un repas d'asperges ; quant aux tissus racinaires des Philodendron, ils sentent la marmelade d'orange que servent au petit déjeuner les hôtels luxueux. À quoi bon tous ces parfums qui ne se dégagent qu'en cas de blessure ?

À quoi sert l'exsudation rouge, à aspect de sang, qui indique la famille des muscadiers (Myristicaceae) ? et la colle jaune soufre qui permet d'identifier les Clusiaceae (mangoustans, Platanus, Allantodia) ? À quoi sert le latex blanc, abondant comme du lait, qui désigne les Moraceae, les Apocynaceae, les Sapotaceae, et bon nombre d'Euphorbiaceae, dont le fameux hévéa ? Hevea brasiliensis, l'arbre à caoutchouc, est cultivé dans toute la ceinture tropicale, où il fait vivre près de cinquante millions de personnes; malgré les six millions de tonnes de caoutchouc naturel produites chaque année, nous ne savons toujours pas à quoi lui sert son latex blanc. Est-il envisageable qu'il ne remplisse aucune fonction dans la plante qui le contient ? Certainement pas puisqu'un hévéa que l'on vide de son latex meurt inéluctablement.

Une deuxième catégorie regroupe les composés secondaires qui permettent, dans les conditions de la vie quotidienne, le fonctionnement normal de la plante.

UNE BIOCHIMIE POUR LA VIE QUOTIDIENNE

Pour ne pas m'éloigner du but de cet ouvrage, et parce que beaucoup d'autres ont décrit tout cela beaucoup mieux que je ne saurais le faire, je serai bref sur la biochimie du fonctionnement normal d'une plante vivant dans de bonnes conditions. Je mentionnerai

Éloge de la plante

toutefois la plus importante des molécules végétales, la chlorophylle, ce pigment vert capable de capter la lumière, d'absorber les radiations bleues et rouges et d'assurer la photosynthèse. Au fond, plantes et animaux partagent une commune sensibilité à la lumière mais Pexpriment selon des directions différentes : celle de la vision chez les uns et chez les autres celle de la photosynthèse (Bamola, communication personnelle). Ce prestigieux phénomène, dont dépend la vie sur notre planète, se présente, d'après Pexpression de King, comme « le plus décisif de tous les processus de la biologie ».

Si la photosynthèse est d'une telle importance, pourquoi les animaux ne la pratiquent-ils pas ? Pourquoi la synthèse de la molécule de chlorophylle est-elle l'apanage des plantes et d'une partie des protistes ? Bien qu'elle n'ait pas encore trouvé de réponse, cette question apparaît légitime et importante, si j'en juge par la notoriété des scientifiques qui l'ont discutée. « Pour quelles raisons, se demande Grassé, l'évolution n'a-t-elle pas engendré des êtres mi-végétaux, mi-animaux ? On voit fort bien un ver portant sur le dos un long cordon fait de cellules transparentes bourrées de chloroplastes fabriquant les sucres, les protéines, à partir d'aliments très simples: eau, CO₂, nitrates, nitrites, oxygène... Un poisson nanti de houppes filamenteuses bourrées de chloroplastes et capables d'absorber les nitrates dissous dans les eaux superficielles où pénètre la lumière n'aurait nul besoin d'un tube digestif. Mobile et sensible, il s'alimenterait comme une algue. Mais cet être mixte, logiquement concevable, ne réunirait-il pas deux qualités inconciliables ? On est en droit de se le demander. La mobilité exige une quantité considérable d'énergie, disponible à tout instant, et la photosynthèse, pour fournir des aliments à un organisme tant soit peu volumineux, doit s'exercer sur de grandes surfaces que la lumière frappe directement [...]. Un tel appareil chlorophyllien, par sa masse, par son encombrement, rend malaisés, sinon impossibles, les mouvements rapides et coordonnés » [125].

Pour Grassé, la mobilité excluait la présence de chlorophylle. Ce serait, semble-t-il, l'inverse pour Gould : la présence de chlorophylle excluait la mobilité, pour des raisons de contingence évolutive: « Je ne peux m'empêcher de penser que certaines plantes pourraient se débrouiller encore un peu mieux si elles pouvaient se déplacer de l'ombre vers la lumière, mais que des contraintes structurelles héritées n'ont jamais permis de faire l'essai de cette option fasci- nante » [126].

160

Tout dire sans un mot : la biochimie des plantes

Fig. 51. Quelques tentatives pour réconcilier l' être humain avec la photosynthèse. En haut, deux scènes tirées de L'Histoire de Fhomme-goémon (texte et dessins d'André Dauchez [127]). On y voit le capitaine Mateur et son équipage décou- vrant, sur une côte déserte, un homme couvert de goémon qui se révélera, plus tard, être... le diable ! En bas à gauche, l'homme vert d'un chapiteau conservé au musée d'Archéologie d'Istanbul, art chrétien du VI^e siècle. Les hommes verts, symboles de notre unité avec la nature, tiennent une place importante dans la mythologie européenne. En bas à droite, fauteur vu par Richard Palomino.

161

Éloge de la plante

Le lecteur voudra bien pardonner mon intrusion dans un débat lancé par d'aussi illustres zoologistes; si je m'imagine doté d'oreilles chlorophylliennes (figure 51), c'est pour indiquer que, en dépit des arguments de mes prédécesseurs, la question de l'absence de toute photosynthèse chez les animaux ne me semble pas avoir trouvé de réponse définitive. Après tout, si un Voilier est capable de porter des capteurs solaires, pourquoi aucun animal ne peut-il en faire autant? On trouvera dans la figure 51 quelques tentatives pour réconcilier l'homme et la photosynthèse.

Après la chlorophylle, je tiens à mentionner le phytochrome, un deuxième pigment exclusivement végétal, de couleur bleue et capable d'absorber les radiations rouges et infrarouges. Repéré seulement dans les années 1960, beaucoup plus récemment que la chlorophylle, il est cependant d'une importance presque égale, puisque pratiquement toutes les plantes, des plus archaïques aux plus sophistiquées, le possèdent. C'est la lumière qui contrôle la vie des plantes, et c'est le phytochrome qui permet à ces dernières de rester en contact permanent avec leur environnement lumineux, jusque dans ses moindres détails. Typiquement sous la dépendance des conditions lumineuses, « la germination des graines, la croissance des plantules et la formation des fleurs, trois événements majeurs de la vie végétale, sont contrôlés par le phytochrome » [29]. C'est lui qui oriente les jeunes tiges en croissance vers la lumière et qui permet à beaucoup de plantes de replier leurs feuilles lorsque la nuit tombe ; c'est lui aussi qui, en plein mois d'août, informe les arbres de l'allongement des nuits, leur permettant de comprendre que l'hiver approche et qu'il est temps de mettre en place des bourgeons protecteurs, bien que la température soit toujours estivale. Chlorophylle et phytochrome : cette paire de complices permet l'exploitation totale de l'univers lumineux qui est celui de la plante.

Parmi les composés secondaires dont les plantes font usage dans les conditions normales de leur vie quotidienne, il faut ajouter les régulateurs de croissance, qui ont d'abord été assimilés aux hormones animales (chapitre 2). On sait maintenant que ce ne sont pas des hormones et qu'il en existe plusieurs centaines. Tous les organes, de toutes les plantes, semblent contenir ces substances et la croissance ne pourrait pas se faire sans elles. L'auxine est la plus connue; elle permet la courbure des tiges

vers la lumière, stimule la croissance des racines et inhibe la croissance des branches basses des jeunes arbres, ce qui donne à ces derniers leur forme en sucette, pointe en

162

Tout dire sans un mot : la biochimie des plantes

haut. Les gibbérellines stimulent la germination des graines, ainsi que l'allongement des tiges. Les cytokinines stimulent la production de nouvelles cellules. L'acide abscissique est capable de ralentir la croissance des tiges, et l'éthylène accélère la maturation de bon nombre de fruits.

Toutefois, ce ne sont là que les fonctions assurées lorsque les conditions sont normales, mais nous devons considérer maintenant une troisième catégorie de composés secondaires qui permettent à la plante de résister à des conditions difficiles ou de dissuader ses prédateurs, à défaut de pouvoir s'enfuir.

UNE BIOCHIMIE PALLIANT L'IMPOSSIBILITÉ DE FUIR

Revenons à l'été, lorsque le phytochrome informe la plante de l'allongement des nuits. Bien qu'il fasse encore très chaud — c'est le mois d'août dans l'hémisphère Nord —, la plante prend déjà ses dispositions pour l'hiver qui vient; ne pouvant s'enfuir à la poursuite du Soleil, comme le ferait un martinet ou une cigogne, elle se prépare à passer l'hiver sur place, en faisant appel à ses ressources biochimiques.

C'est l'acide abscissique qui se charge de cette préparation à l'hiver ; il ralentit la croissance, contrôle la mise en place de bourgeons écaillés destinés à protéger les cellules les plus importantes, qui sont aussi les plus fragiles, les cellules embryonnaires qui constituent les méristèmes. Un peu plus tard, vers octobre, la plante recueille tout ce qui peut encore servir dans ses feuilles, dont la chlorophylle, puis l'acide abscissique intervient à nouveau, pour faire tomber les fruits et les feuilles mortes. La chute des feuilles interrompt la circulation des sèves : la plante, chêne, mélèze, lilas ou pommier, est prête pour l'hiver.

Un autre domaine où la fixation au sol est un handicap — de mon point de vue au moins, qui est un point de vue animal —, c'est la dissuasion des compétiteurs. Là encore, alors que l'animal attaque ou s'enfuit, les plantes révèlent leurs possibilités biochimiques.

On sait depuis très longtemps que le noyer empêche la croissance des plantes voisines dans un rayon de plusieurs mètres autour de sa

163

Éloge de la plante

base, jusqu'à 25 mètres dans le cas d'un gros arbre. Ses feuilles et ses rameaux fabriquent une toxine (juglone) qui est lessivée par la pluie, arrive au sol et bloque la germination des graines qui s'y trouvent, laissant au noyer la jouissance exclusive des ressources du site. On sait maintenant que de nombreuses plantes éliminent leurs compétiteurs comme le fait le noyer; c'est ce que l'on appelle Allelopathie. Mise au service du mouvement chez l'animal, l'énergie est plutôt investie par la plante dans la synthèse de composés secondaires dissuasifs et sophistiqués.

Uallélopathie, c'est, en plus feutré, l'équivalent des luttes qui opposent deux singes mâles convoitant la même guenon, deux hyènes qui se disputent une charogne ou Poutsider en action contre le tenant du titre, de boxe ou de ping—pong. Remarquons que les politiciens réinventent Pallélopathie lorsqu'ils n'investissent plus leur énergie dans Faction en faveur de leurs concitoyens, préférant la calomnie venimeuse ou Finsinuation fatale à l'encontre de leurs adversaires.

C'est dans la dissuasion des prédateurs que les plantes en appellent le plus aux ressources de leur biochimie, et c'est là aussi qu'on voit le mieux les différences de stratégies défensives entre les animaux et les plantes. Que fait un animal lorsqu'il est agressé par un prédateur ? Il se défend, fait le mort, se roule en boule, s'enfuit ou attaque. Il peut aussi, s'il appartient à une espèce dont la stratégie s'est située au niveau évolutif, éviter d'être agressé en mimant un objet non comestible, ou encore en mimant un autre animal, toxique ou dangereux, et qui sera identifié comme tel.

Rien dans tout cela — et je le montrerai par quelques exemples — n'entre dans les possibilités de la plante en cas d'attaque par un prédateur. Ce dernier, est-il besoin de le préciser, est toujours un animal; les plantes ne pratiquent pas la prédation sur d'autres plantes, même si certaines sont des parasites — gui, Raflesia, orobanche, cuscute ou figuier étrangleur.

La résistance, à la fois farouche et empreinte d'altruisme, qu'opposent les acacias aux koudous (*Tragelaphus strepsiceros*) a été admirablement décrite par Van Hoven, de l'université de Pretoria [128]. Les koudous sont de robustes gazelles qui se nourrissent des feuilles de l'*Acacia caffra*, un arbre des savanes d'Afrique du Sud.

Lorsqu'un koudou affamé s'approche d'un acacia A et commence à en brouter les feuilles, tout va bien pour lui au début ; il mange pendant quelques minutes, puis, bien avant d'être rassasié, il se détourne

Tout dire sans un mot: la biochimie des plantes

de l'acacia A, se dirige vers un acacia B appartenant à la même espèce et continue à s'alimenter au détriment de B.

Pourquoi s'est-il détourné de A, alors qu'il avait encore faim ? Van Hoven a montré que les feuilles de A, en quelques minutes, étaient devenues astringentes et cessaient d'être comestibles pour les koudous. L'analyse des feuilles de A à cet instant révèle qu'elles sont chargées en tannins, des composés phénoliques au goût astringent.

Van Hoven fait une autre observation extrêmement curieuse : l'acacia B n'est pas dans une situation quelconque par rapport à l'acacia A. Pour aller de A vers B, le koudou doit remonter le vent. L'analyse confirme que sous le vent de A, tous les acacias sont devenus astringents sans avoir été eux-mêmes attaqués; et le koudou le sait. Il faut se rendre à l'évidence, l'arbre A a prévenu de l'arrivée du koudou tous les arbres situés sous son vent. Van Hoven montre que le message des acacias circule sous la forme d'éthylène, un gaz que les plantes produisent lorsqu'elles sont blessées et qui peut aussi jouer le rôle de substance de croissance. On comprend pourquoi les acacias situés au vent de A, faute d'avoir été prévenus, restent comestibles, au moins un temps, pour les koudous.

À ce stade, deux remarques s'imposent. La première est que les tannins ne sont pas un constituant chimique permanent des feuilles d'Acacia cafrica; il s'agit d'une défense induite par le prédateur lui-même. D'ailleurs, ces tannins vont lentement disparaître après le départ du koudou et, au bout de quelques jours, l'arbre redeviendra comestible.

UN ARBRE ALTRUISTE

On doit remarquer aussi que les koudous peuvent, sans inconvénient, adopter les acacias comme nourriture; la seule contrainte est de devoir, de temps à autre, changer d'arbre. La plante, et c'est là qu'apparaît son côté « altruiste », accepte d'être l'objet d'une prédation légère. On comprend que le niveau de prédation dépende de la densité des koudous; Van Hoven indique que si les koudous ne sont pas plus nombreux que trois pour 100 hectares, les deux partenaires coexistent et, comme le dirait Kipling, « les choses peuvent continuer longtemps en paix, Mieux Aimée, dans les savanes d'Afrique du Sud ».

165

Éloge de la plante

Hélas, c'est compter sans les fermiers, qui ont découpé dans ces savanes des ranchs de dimensions variées, clôturés avec du barbelé. Les premiers koudous décédés ont été signalés à partir de 1980. Leur état semblait inexplicable : ils étaient excessivement maigres et visiblement morts de faim, mais l'autopsie révélait qu'ils avaient la panse pleine de feuilles d'acacia.

Van Hoven donne de cet apparent paradoxe une explication lumineuse. Ne pouvant remonter le vent à cause des barbelés, les koudous piégés dans un ranch doivent se contenter de feuilles astringentes, car les trop rares acacias du ranch n'ont plus le temps de redevenir comestibles entre deux prédatons. Se bourrer la panse de feuilles ne nourrit plus les koudous car les tannins ont la propriété d'empêcher la digestion. Ils meurent de faim, le ventre plein, tués par les acacias dont l'altruisme a laissé place à la férocité; car s'ils tolèrent une prédation légère, ces arbres savent se débarrasser définitivement des prédateurs trop exigeants.

Que se passe-t-il ensuite ? Les koudous continuent à mourir jusqu'à ce que se rétablisse leur densité normale de trois pour 100 hectares, qui est celle que l'on constate à l'extérieur des ranchs. Le plus étonnant, demande Van Hoven, n'est-il pas que les acacias servent à la survie des koudous qui semblent ne leur être d'aucune utilité ? Étonnant, en effet. Mais c'est habituel chez les plantes de rendre service à ceux qui leur font du tort. Gautama Bouddha s'étonnait lui aussi que la forêt, « à la gentillesse et à la bienveillance illimitées, offre son ombre même aux bûcherons qui la détruisent ».

L'exemple des passiflores et des *Heliconius* mérite d'être rappelé ici car, malgré le fait que les prédateurs parviennent à tourner les défenses chimiques des plantes, ces dernières conservent tout de même l'avantage. Ces observations étonnantes ont été faites à partir de 1975 par Lawrence E. Gilbert, de l'université du Texas à Austin [129].

Des lianes d'Amérique tropicale, les passiflores, servent de ressource alimentaire aux chenilles des papillons *Heliconius* (figure 52). Du fait que leurs feuilles contiennent des alcaloïdes et des glycosides cyanogénétiques, ces lianes sont toxiques pour la plupart des prédateurs, mais les chenilles d'*Heliconius* ont trouvé le moyen de se nourrir de feuilles que les autres prédateurs évitent. Un point intéressant est que ces chenilles, nourries de tissus contenant des composés secondaires toxiques, deviennent elles-mêmes toxiques. Par la suite, elles vont se métamorphoser en papillons qui seront également toxiques; comme les *Heliconius* sont brillamment colorés, les

Fig. 52. Heliconius et passiflores. A. *Heliconius numata*, Heliconiidae : un superbe papillon sud-américain à la coloration rouge brique, noir et blanc. Il est toxique et les oiseaux évitent de le manger. B. *Melinaea ludovica*, Ithomiidae : mimétique du précédent, vivant aux mêmes endroits mais non toxique, ce papillon bénéficie de sa ressemblance avec *Heliconius* : les oiseaux l'évitent. Le reste de la figure est occupé par des feuilles de passiflores. *Passiflora* est considéré comme le genre ayant la plus grande diversité de formes foliaires de toutes les angiospermes.

167

Éloge de la plante

oiseaux les reconnaissent et les évitent, et c'est ainsi que des composés secondaires toxiques destinés à la protection d'une plante protègent en réalité un papillon !

UN PAPIILLON QUI MÉMORISE LES FORMES

Lawrence Gilbert a démontré expérimentalement que les *Heliconius* étaient capables de reconnaître et de mémoriser des formes. C'est à la forme de sa feuille qu'ils reconnaissent l'espèce de passiflore sur laquelle ils doivent pondre. Avec le temps, il s'est établi une sorte d'équilibre dans lequel chaque espèce d'*Heliconius* adopte, pour nourrir ses chenilles, une espèce de passiflore, et une seule.

Pour reprendre une formule consacrée, « tout se passe comme si » les passiflores étaient conscientes de l'aptitude des *Heliconius* à reconnaître la forme de leurs feuilles et qu'elles tendaient, par conséquent, à modifier

cette forme autant que possible, ce qui leur permettrait d'atténuer, voire d'éviter, la prédation par les chenilles, et donc d'accéder à la sexualité ; Gilbert [130] a montré en effet qu'une prédation trop lourde sur les feuilles d'une passiflore se traduisait par l'impossibilité de fleurir.

Une passiflore génétiquement déviante, dont la feuille diverge de la forme normale de l'espèce à laquelle elle appartient, aura une chance d'éviter la prédation, donc de se reproduire. Plus la dissémination des formes sera profonde, plus la sécurité de la plante sera complète. On peut interpréter de cette façon l'exceptionnelle variabilité des formes foliaires des passiflores (figure 52). La diversification foliaire s'accompagne, à terme, d'une spéciation; les espèces de passiflores se diversifient sous l'influence des papillons, de la même façon que ces derniers évoluent sous l'influence de la biochimie des passiflores, comme il a été dit précédemment.

Finalement, C'est de façon simple que les passiflores se défendent, grâce à des composés secondaires toxiques qu'elles accumulent dans leurs tissus, mais la biochimie végétale autorise des modes de défense beaucoup plus subtils [29].

Des substances mimétiques des hormones qu'on trouve dans les insectes existent, à doses massives, dans les tissus de certaines plantes, fougères, conifères ou joncs. Consommées par des insectes phytophages, ces pseudo-hormones les rendent stériles, ce qui a pour

168

Tout dire sans un mot de la biochimie des plantes

effet de réduire la population d'insectes, donc de réduire la prédation. D'autres végétaux ont trouvé un moyen original de se défendre contre les chenilles; ils émettent des terpènes ayant une action hormonale sur ces

dernières qui deviennent incapables de se métamorphoser, donc de se reproduire. Là aussi, la prédation s'atténue.

Certaines plantes utilisent des moyens de dissuasion plus sophistiqués encore. On connaît des pucerons qui émettent, lorsqu'ils sont attaqués par un prédateur, un signal chimique sous forme de gaz; cette « phéromone d'alarme » alerte les autres pucerons et donne le signal de la fuite. Une plante de la famille des pommes de terre produit, dans ses feuilles, cette même « phéromone d'alarme ». Une attaque de pucerons déclenche une émission de gaz, qui les met en fuite. « La plante repousse de dangereux prédateurs, les pucerons, en imitant la phéromone d'alarme de ces derniers ; c'est une méthode de dissuasion parfaite » [29]. Pour fixées qu'elles soient, les plantes disposent de nombreux moyens de tenir en respect leurs prédateurs ; pourtant, elles déploient vraiment les trésors de leur arsenal biochimique non pas pour dissuader les animaux qu'elles craignent, mais pour attirer ceux dont elles ont besoin, et dont, comme nous allons le voir, elles empruntent la mobilité afin d'accomplir leur sexualité ou disséminer leur descendance. Voyons comment se présente cette quatrième et dernière catégorie de composés secondaires.

UNE BIOCHIMIE POUR EMPRUNTER LA MOBILITÉ DES ANIMAUX

Beaucoup de plantes — les algues, mousses, fougères, lycopodes ou pins — n'ont nul besoin des animaux et n'entretiennent avec eux que des rapports conflictuels — herbivorie, prédation, ripostes biochimiques, etc. C'est le vent, ou les courants marins dans le cas des algues, qui emporte les spores, les gamètes ou le pollen, et c'est aussi le vent qui dissémine les graines ailées des pins.

Les plantes qui appartiennent à des groupes anciens — algues, bryophytes, ptéridophytes, spermatophytes archaïques et gymnospermes — peuvent en général se passer des animaux; pour être plus précis : elles n'ont pas besoin de la mobilité animale.

Pourtant, même chez ces plantes anciennes, on constate que les animaux commencent parfois à jouer un rôle utile. On connaît un

169

Éloge de la plante

charançon de Nouvelle-Guinée qui participe à la dispersion des lichens en les transportant sur ses élytres, un charançon de Floride qui pollinise le zamia, des rongeurs qui disséminent les ovules du ginkgo, des insectes qui pollinisent les fleurs des bennettiales [13 1], des reptiles volants, les ptérodactyles, qui mangent les ovules des cycas et en assurent probablement la dispersion, des oiseaux qui dispersent les graines des ifs, des pins en Europe ou des araucarias en Australie, des paresseux dont le pelage rêche abrite des algues.

Mais c'est peu de chose; cette coopération entre les plantes anciennes et les animaux n'est qu'à l'état d'ébauche. Dans leur ensemble, elles n'ont pas su tirer parti de la mobilité animale, du fait qu'elles n'ont pas grand-chose à offrir à d'éventuels partenaires. Chez ces plantes-là, il n'y a pas de limite nette entre la pure et simple prédation par les animaux et des fonctions plus positives que ces derniers peuvent assurer, comme la pollinisation ou la dispersion des graines — même si tout cela est encore bien aléatoire lorsque s'achève le Jurassique.

La situation change complètement au début du Crétacé, avec l'apparition des angiospermes ou plantes à fruits — vigne et olivier, baobab et pois de senteur. On voit se développer des relations d'écroite coopération entre les plantes et les animaux, les premières apportant les ressources de leur biochimie et les seconds leur mobilité. La plante offre à l'animal un parfum qui le séduit, des couleurs et des formes qui l'attirent, des aliments sucrés dont il se nourrit; en retour, un premier groupe d'animaux — abeille

ou colibri, papillon ou chauve-souris ——— transporte le pollen, ce qui permet à la plante d'assurer sa sexualité, et un deuxième groupe d'animaux — fourmi ou étoumeau, tamarin ou chauve-souris — disperse les graines, ce qui correspond, pour la plante, à une extension de son territoire. À partir du Crétacé, la coopération plantes—animaux se développe avec vigueur, au point que l'avènement de ces relations d'entraide se confond avec celui des angiospermes elles-mêmes, dont la suprématie actuelle démontre le succès de cette mise en commun des compétences.

Pour autant, les relations conflictuelles de prédation et d'herbivorie ne cessent pas, mais ce sont souvent des groupes zoologiques distincts qui assurent la prédation et l'entraide : des chenilles broutent les feuilles, des abeilles pollinisent les fleurs et des oiseaux, en mangeant les fruits, disséminent la plante.

À vrai dire, prédation et entraide ne sont pas des mécanismes aussi distincts qu'on pourrait le croire; il faut le regard extérieur du

170

Tout dire sans un mot: la biochimie des plantes

biologiste pour les différencier car, pour l'animal concerné, tout est prédation. Il rend à la plante des services essentiels, mais il le fait à son insu : il se nourrit du nectar et du pollen et, ce faisant, il pollinise, il se nourrit d'un fruit sucré et, de ce fait, il disperse les graines.

L'ANIMAL EST-IL MANIPULÉ PAR LA PLANTE ?

L'animal sait ce qu'il prend mais ignore ce qu'il donne, et la subtilité de la plante apparaît dans cette possibilité qu'elle a de manipuler l'animal, en jouant de quelques composés secondaires, toxiques, colorés ou volatils. Mettons de côté notre sentiment inné de condescendance vis-à-vis de nos vertes cousines, et observons cette manipulation de l'animal par la plante. Des défenses biochimiques

adaptées, des boutons floraux verts qui ne se distinguent pas du.

feuillage, suffisent à le tenir à l'écart lorsque sa présence n'est pas souhaitée. Mais la plante sait aussi l'attirer lorsqu'elle a besoin de lui, par une corolle brillamment colorée, parfois assortie d'un parfum délicieux, promesse d'un repas de nectar.

Pour laisser aux graines le temps de mûrir, il faut ensuite l'écarter à nouveau, donc supprimer ce qui l'attirait : la corolle tombe, il ne reste que des fruits verts, inodores, hermétiquement clos, souvent couverts d'épines et éventuellement toxiques (Yves Gillon, communication personnelle), à l'intérieur desquels les graines s'arrondissent doucement.

Pauvre animal, son rôle n'est pas fini : on va encore avoir besoin de lui pour disperser les graines et satisfaire ainsi les ambitions géographiques de la plante. Les fruits acquièrent une coloration appétissante, ou bien ils s'ouvrent en affichant des couleurs de pizza ou de chausson aux pommes, tandis que des arômes apéritifs se répandent dans le secteur, comme l'odeur d'une pâtisserie de poulets dans une rue commerçante; et l'animal, bien entendu, se précipite; il se croit victorieux, il ne sait pas qu'il se contente de faire ce qu'on attendait de lui. Cela m'évoque une duchesse dans son grand fauteuil, sonnait son laquais pour se faire servir du thé et des scones, le congédiant d'un geste pour les savourer tranquillement, le rappelant pour desservir et enlever les miettes, avant de l'envoyer en ville faire les courses. L'astuce est de changer l'animal en associé sans même qu'il s'en

Éloge de la plante

aperçoive; il se croit prédateur et agit comme tel, alors qu'il est déjà devenu un aide, presque un larbin, parfois un gigolo comme dans le cas des Ophrys dont je parlerai plus loin.

« L'animal est essentiellement constitué par la présence de l'estomac et il est fort bien défini comme un organe digestif animé. » Émis par Estienne, en 1828, lors d'une séance de l'érudite Société polymathique du Morbihan, à Vannes, ce point de vue est assez désobligeant pour les animaux, mais il n'est pas faux.

Dans toute cette histoire d'entraide entre plantes et animaux, l'animal n'a pratiquement qu'une chose en tête : manger, manger vite et manger beaucoup; c'est pour lui une question de vie ou de mort. Aussi est-il aisé, exploitant cette idée fixe, de le gouverner par le ventre. La plante n'a pas d'aussi graves problèmes pour s'alimenter, puisque sa nourriture est ubiquiste. Malgré la suprématie qu'est censé lui assurer son système nerveux, le perpétuel affamé est pris en main par un autre être vivant plus lent, plus discret et qui vit sur un tempo plus paisible. L'animal, rendu fébrile par la recherche de sa nourriture, est manipulé par la plante, dont tout est de disposer du temps.

Le terme manipulation est-il excessif? N'en jugeons pas trop vite, voyons d'abord les effets qu'exercent sur les animaux les prouesses biochimiques des plantes. Donnons la parole à Corner, un botaniste britannique exerçant en Malaisie à l'époque où ce pays était encore bien vert :

« Dans la forêt [de Malaisie], les arbres à durians poussent souvent en groupes. À la saison de la maturité des fruits, l'odeur attire les éléphants qui se rassemblent et s'arrogent le droit de faire le premier choix, puis viennent les tigres, les sangliers, les daims, les tapirs, les rhinocéros, les

singes, les écureuils, et ainsi de suite jusqu'aux coléoptères et aux fourmis qui nettoient les derniers restes. Les habitants de la forêt construisent des abris dans les arbres, d'où ils peuvent descendre au sol lorsqu'un fruit tombe et où ils remontent ensuite se mettre à l'abri. Sous les grands arbres, des jeunes pousses brisées, des écorces arrachées, des buissons piétinés sur un sol labouré témoignent de la suprématie éléphanterresque » [132].

Comment mieux rendre compte de l'attraction qu'exerce l'odeur d'un fruit sur la faune d'une forêt? Il est vrai que l'odeur du durian ne risque ni de passer inaperçue, ni d'être oubliée de ceux qui ont éprouvé son indescriptible et puissante fragrance, parfum et arôme à la fois, additionnés de notes inattendues, fécales et sexuelles, qui suscitaient chez les colons britanniques des commentaires parfois

172

Tout dire sans un mot : la biochimie des plantes

choqués et parfois enthousiastes (Wallace), mais qui déclenchent chez les Malais une irrésistible envie de partager ce fruit entre amis, en rigolant, un peu comme chez nous on déguste le melon, un soir d'été, sous la tonnelle. L'odeur du durian proviendrait d'un mélange d'au moins vingt-six composés secondaires volatils, dont les deux principaux sont le propanethiol et l'éthyl-alpha-méthylbutyrate [133].

L'attraction qu'exercent les fruits sur les animaux n'est pas toujours olfactive; elle peut être aussi visuelle, voire les deux simultanément lorsque des pigments colorés s'ajoutent aux composés volatils. Avons-nous envie de mordre dans une pêche ou de grimper dans un cerisier ? Nous ne faisons que nous plier à ce que l'arbre attend de nous, que nous dispersions ses graines, et sa biochimie est adaptée à ce but, orientée vers cette fin.

Les fruits tropicaux atteignent des sommets dans la mise en œuvre des stimuli visuels. *Ingonia digitata*, un petit arbre africain appartenant à la famille du cacaoyer (Sterculiaceae), expose à maturité ses graines noires, sur lesquelles le Soleil se reflète sous forme de points brillants; ces graines, de la taille des olives, se détachent sur le velours rouge d'un somptueux péricarpe déployé (figure 53). Impossible de s'y tromper, ce fruit ressemble à une pizza à la tomate, et la faune forestière le traite comme on peut s'y attendre !

Mais les véritables virtuoses de l'attraction des animaux ne sont pas les fruits, ce sont les fleurs. Les fleurs! Nous touchons là à l'un des sommets de la beauté du monde et elles méritent bien un coup de chapeau. Que serait la gare de Sète sans ses massifs de géraniums et de bégonias? Que seraient Montpellier sans les cistes, Bonnes sans mimosas, Sènanque sans lavandes et Grasse sans œillets, Singapour sans orchidées, Pont-Fabbé sans hortensias, Mexico sans Tagetes, le Japon sans cerisiers en fleur, les Alpes sans gentianes, Valence sans orangers, l'Angleterre sans rhododendrons, l'Andalousie sans bougainvillées et les Pays-Bas sans tulipes ?

L'UN DES SOMMETS DE LA BEAUTÉ DU MONDE

Elles existent — pour la lutte d'entre elles au moins — dans le but principal .

précis d'attirer les animaux, de faire en sorte que ceux qui viennent reçoivent une récompense — encore qu'avec certains d'entre eux

Fig. 53. Des fruits qui ouvrent l'appétit. A. Le durian (*Durio zibethinus*, Bombacaceae), un grand arbre des forêts humides d'Asie tropicale. L'arille jaune crémeux qui entoure les graines attire les prédateurs par son odeur indescriptible [132]. Longueur du fruit : 20 cm. B. *Ingonia digitata*, un petit arbre des forêts humides d'Afrique tropicale, a des fruits volumineux — diamètre : 25 cm — qui, lorsqu'ils sont mûrs, exposent des graines noires brillantes sur un péricarpe rouge. L'aspect est celui d'une pizza à la tomate, avec des olives noires. C. *Siparumz guianensis*, Monimiaceae : ce petit arbre amazonien dispose d'un type de fruits inconnu en Europe, une baie déhiscente. Ouvert à maturité, ce fruit ressemble à une pâtisserie aux pignons. Diamètre : 2 cm.

174

Tout dire sans un mot : la biochimie des plantes

l'espoir d'une récompense suffise amplement. Il faut ensuite les couvrir de grains de pollen, puis les diriger vers d'autres fleurs à la recherche de la même récompense — ou du même espoir — pour qu'ils abandonnent les gamètes mâles sur des structures réceptrices femelles prévues à cet effet. Il s'ensuit pour l'animal la mémorisation d'une récompense — ou d'un espoir — qui va l'inciter à recommencer dès que possible, et pour la plante une fécondation croisée qui lui est génétiquement favorable.

Et l'homme ? Si nous trouvons que les fleurs sont belles, est-ce parce que nous élevons au rang de valeur culturelle des caractères — visibilité, formes, couleurs — qui n'ont pour les animaux qu'une valeur adaptative ? Ce point de vue est anthropocentrique : la beauté des fleurs a aussi, à notre égard, une valeur adaptative. Une fleur nous plaît-elle ? Nous avons vite fait de mettre quelques graines dans notre poche, et c'est ainsi que nos

jardins sont peuplés de belles étrangères : le lilas vient d'Iran, la glycine et le forsythia, de Chine, le seringat et les Gaura nous arrivent des États-Unis, les calcéolaires des Andes du Pérou et les géraniums d'Afrique du Sud. Ceux qui, pour la première fois, ont récolté ces plantes dans la nature, avaient—ils conscience de faire ce qu'elles attendaient d'eux : disperser leurs graines de par le monde ?

Quoi qu'il en soit, à ce problème d'attraction des animaux la biochimie fournit, là encore, les bonnes réponses. Des anthocyanes donnent aux pétales les teintes qu'il faut pour attirer les abeilles, blanc, rose ou bleu; si ce sont les oiseaux qu'il s'agit d'attirer, les caroténoïdes donneront des couleurs de carottes, jaune orangé ou rouge. Dans la petite famille des Polemoniaceae, celle des phlox et des cobées, les pigments floraux varient le long d'une ligne nord-sud qui couvre les deux Amériques, en fonction du pollinisateur le plus actif. Les Polemoniaceae tropicales ont des fleurs rouge feu qui attirent les colibris, celles des latitudes tempérées ont des fleurs pourpres pollinisées par les papillons; enfin, au nord, elles ont des fleurs bleues et attirent les abeilles [29].

Les couleurs se conjuguent aux formes. Chez beaucoup de fleurs qui admettent un seul plan de symétrie et qui ressemblent à des visages — pélargonium, commeline, orchis, sauge ou pensée — des bandes colorées ou des lignes de points balisent le trajet du pollinisateur vers les étamines et les glandes à nectar; cela évoque les marques lumineuses qui guident, dans les aéroports, les atterrissages nocturnes.

175

Éloge de la plante

Mais les couleurs et les formes se conjuguent aux parfums, et c'est là sans doute que se situe l'apothéose. Personne mieux que Senancour n'a su

exprimer ce vertigineux pouvoir de l'odorat mis à la disposition des individus doués d'une sensibilité affinée. « Une jonquille était fleurie sur un mur d'appui. C'est la plus forte expression du désir : c'était le premier parfum de l'année. Je sentis tout le bonheur destiné à l'homme » [dans 123].

Senancour est inégalable. Pour ma part, je me limiterai à présenter quelques plantes dont les parfums particulièrement somptueux me sont restés en mémoire après beaucoup d'années de recherche en forêt tropicale. Outre les tubéreuses, les caféiers et les jasmins, je citerai des espèces beaucoup moins connues, qui n'ont pas de nom en français usuel, mais qui font partie des trésors olfactifs des tropiques : une grande liane de Côte d'Ivoire, nommée *Leptactina densiflora* (Rubiaceae), avec de belles fleurs blanches en étoiles; une herbe robuste cultivée autour des villages malgaches, *Hedychium coronarium* (Zingiberaceae), elle aussi dotée de grandes fleurs blanches en épis terminaux; un modeste arbuste du Yunnan chinois, *Osmanthus fragrans* (Oleaceae) ; enfin, et particulièrement inoubliable, un arbre amazonien dont les fleurs roses sortent de la base du tronc, *Couroupita guianensis* (Lecythidaceae). Un contact, même rapide, avec ces sommets de la suavité olfactive vous laisse en tête un étourdissement de bonheur, une ivresse de légèreté et de confiance en l'avenir. Je prétends que se familiariser avec ces parfums est susceptible de modifier durablement et votre personnalité et votre vision du monde. Mais je ferais mieux de ne parler que pour moi-même car ce sont là des sentiments indescriptibles et une incommunicable exaltation.

Sur le plan biochimique, c'est également très complexe. Les substances odorantes fournies par la nature sont toujours des mélanges de centaines de molécules différentes : 228 composés dans l'odeur de la pomme, 275 dans celle de la rose. Jaubert, à qui j'emprunte ces chiffres, estime entre 25 000 et 30 000 le nombre des molécules odorantes actuellement recensées chez les plantes [134]. S'il s'agit dans l'ensemble d'odeurs agréables, on en trouve aussi qui sont d'un tout autre style.

Tout dire sans un mot: la biochimie des plantes

DES FLEURS QUI RENARDENT

Booz ne savait point qu'une femme était là,

Et Ruth ne savait point ce que Dieu voulait d'elle. Un frais parfum sortait des touffes d'asphodèle; Les souffles de la nuit flottaient sur Galgala.

Hugo a—t-il vraiment apprécié cette odeur discutable ou ses asphodèles ne sont-elles là que pour la rime ? Quoi qu'il en soit, un petit nombre de fleurs sentent franchement mauvais; certaines aristoloques, certains arums, la plupart des Stapelia et d'autres genres voisins de ces Asclepiadaceae cactiformes, enfin les formidables fleurs de Rafflesia proposent une gamme olfactive assez riche, allant du roquefort avarié à la fosse d'aisance bouchée, parfois à des remugles encore plus atroces, de barbaque pourrissante ou de sépulture violée. Chose étrange, un réel mimétisme visuel accompagne le mimétisme olfactif et lorsqu'elles répandent ce genre de « parfums », les fleurs d'aristoloque, de Stapelia et de Rafflesia sont charnues, sombres, d'un rouge brunâtre veiné ou marbré de noir; les mouches affluent, comme on peut s'y attendre, et cela démontre que nos sens et ceux de la mouche conduisent à des perceptions similaires, même si elles entraînent des comportements opposés. Le point important a été mis en lumière par Aline Raynal, professeur au Muséum de Paris. Les mauvaises odeurs florales, dit-elle, « se rattachent, dans notre mémoire olfactive, le plus souvent à des puanteurs animales » [135]. C'est clair, lorsque les plantes se mettent à puer, C'est qu'elles imitent les animaux.

Non contentes de gouverner les animaux par le ventre, elles en arrivent à les gouverner par le bas-ventre ! Connue de tous les naturalistes, le cas du

genre *Ophrys* a sa place ici. Les labelles de ces ravissantes orchidées originaires du bassin méditerranéen ressemblent à des abeilles ; il s'agit d'un mimétisme poussé, qui porte sur la couleur, la forme, la texture, la pilosité et même l'odeur: ces leurres émettent des substances volatiles identiques aux phéromones qu'émettent les abeilles femelles, mélanges complexes de composés aliphatiques — alcools, hydrocarbures, etc. — et de terpénoïdes — famésyl, géranyl, etc.; au total, plus de cent composés volatils! Le mâle de l'abeille

177

Fig. 54. *Ophrys* et abeilles. A. Les substances volatiles émises par la fleur d'*Ophrys* se distinguent par leur rayon d'action et leur effet sur les abeilles mâles. La zone 1 a plus de 100 m de long dans le sens du vent. L'insecte s'y guide uniquement à l'odorat. Dans la zone 2, de 1 m de diamètre,

la vision s'ajoute à l'odorat. La zone 3 n'a que 1 cm de diamètre; un stimulus tactile prend le relais de la vision [136]. B. Une fleur d'*Ophrys* abeille, *Ophrys apifera*, vue de face. Hauteur : 2 cm.

C. Tentative d'accouplement de l'abeille *Eucera longicornis* mâle avec le labelle de l'*Ophrys* abeille [136].

D. L'abeille *Argogorytes campestris* mâle portant sur sa tête plusieurs pollinies, témoignant

de la visite de plusieurs fleurs d'orchidées.

Tout dire sans un mot: la biochimie des plantes

attiré par une fleur d'Ophrys ne recherche pas une récompense alimentaire, mais un partenaire sexuel. Bertil Kullenberg, écologue à l'université d'Uppsala, a étudié la séquence d'événements conduisant à un fait unique, qui semble « contre nature », l'accouplement entre un animal et une plante (figure 54).

À plus de 100 mètres sous le vent, l'insecte détecte les premières substances volatiles et utilise son odorat pour s'orienter vers l'Ophrys. À 1 mètre de distance, il voit le labelle, le confond avec une abeille femelle et le guidage devient visuel. Posé sur la fleur, il prend la position d'accouplement [136] (figure 54). Bertil Kullenberg a filmé la scène.

UACCOUPLEMENT D'UNE PLANTE AVEC UN ANIMAL

Il s'agit d'un accouplement réel — au moins en ce qui concerne l'insecte. Ce dernier est nettement plus excité que pour un accouplement « nonnal » et il reste jusqu'à vingt minutes dans la fleur, période pendant laquelle sa tête entre nécessairement en contact avec une poche de glu, le rostellum, qui est la clé du dispositif de libération des gamètes mâles de l'orchidée. Lorsque l'abeille se retire, elle emporte nécessairement les pollinies, faites de millions de grains de pollen agglomérés. Après quelques minutes de vol, un nouvel accouplement avec un autre labelle d'Ophrys plaque les pollinies sur les stigmates et la fécondation a lieu — au moins en ce qui concerne la plante.

Étrange affaire, qui ne concerne que l'Ophrys et quelques autres orchidées, cet accouplement n'est réel que pour l'insecte, mais il est suivi d'une fécondation qui n'est réelle que pour la plante; tandis qu'à son insu l'insecte achemine les gamètes mâles de la plante, il gaspille les siens en pure perte. Comment y voir autre chose qu'une manipulation de l'abeille par l'Ophrys ? Bien sûr, cet accouplement plante-animal est stérile, mais je ne peux m'empêcher de rêver à ce que pourrait être le résultat, s'il n'en était pas ! Nonnan McLaren et Edward Lear ont eu, semble-t-il, à peu près le même rêve (figure 55).

Voilà au moins une manière imagée — à défaut d’être très sérieuse — d’en arriver aux problèmes de la génétique et de l’évolution.

179

Éloge de la plante

Fig. 55. Un vieux phantasme : le mélange de la plante avec l’animal ou l’être humain. A. Le ginseng, « dans l’incertitude d’une nature mi-végétale. mi- humaine », Chine, 1552-1578 [5]. B. L’arbre aux agneaux de Sir John de Mandeville, 1633 [5]. C. La poulette grise de Norman McLaren [137]. D à G. Nonsense Botany d’Edward Lear. D. Cockatooca superba. E. Fishia marina. F. Piggiawigia pyramidalis. G. Manypeeplia upsidownia [138]. H. Le saule qui produit à la fois des anatises et des canards, d’après Aldrovande (XVI^e siècle) [170].

5 . L’évolution

Le grand tort de la nature est de n’avoir pas su se berner à un seul règne. À côté du végétal, tout paraît inopportun, mais est venu. Le soleil aurait dû boudier à l’apparition du premier insecte, et démissionner à l’irruption du chimpanzé.

Émile Michel Cioran, De l’inconvénient d’être né, 1973.

J 'avais envie [. . .] d'aller habiter là-haut, tant sont convaincantes la force et la certitude que cet arbre met à être un arbre.

Italo Calvino, *Le Baron perché*, 1960.

À vous, pour qui un trou dans la tene est une tombe, comment expliquer qu'il m'a été un berceau '.7

Michel Luneau, *Paroles d'arbre*, 1994.

L'évolution biologique est un fait auquel tous les êtres vivants sont soumis et qu'aucun biologiste sérieux ne songe plus à remettre en

question. Des différences apparaissent d'une génération à l'autre, elles se renforcent d'une époque géologique à la suivante, les espèces

se modifient, divergent, essaient, se clivent en espèces distinctes, selon les mécanismes darwiniens classiques.

Le fait que l'évolution soit indissociable de la vie elle-même n'implique pas que tous les êtres vivants évoluent nécessairement de façon identique. Aussi est-il légitime de poser cette question : les plantes et les animaux évoluent-ils de la même façon ?

Éloge de la plante

Une réponse positive est-elle a priori vraisemblable ? Il me semble que non; je ne vois pas pourquoi les plantes et les animaux évolueraient de façon identique puisque, face à tant d'autres problèmes fondamentaux, ils adoptent des solutions différentes ou mêmes opposées.

Pour leur alimentation, les plantes sont autonomes au lieu de dépendre d'autres êtres vivants; elles déploient de vastes surfaces fixes au lieu de se concentrer en de petits volumes doués de mobilité active, de sorte qu'elles peuvent être comparées à des animaux qui auraient été retournés comme des gants; elles sont coloniales et douées d'une potentielle immortalité, au lieu d'être unitaires et à vie brève; elles n'ont pas les mêmes symétries, elles occupent une interface au lieu d'occuper un milieu unique, elles ont des gestions différentes du temps et de l'espace. Dans ces conditions, comment pourrait-on s'attendre à ce qu'elles évoluent comme les animaux ?

PLANTES ET ANIMAUX ÉVOLUENT-ILS DE LA MÊME FAÇON?

Cette question est rarement posée. Elle l'a été en 1976 par Van Steenis [16], puis en 1986 par Sutherland et Watkinson [139], et la réponse était déjà négative; depuis ont été mises au jour d'autres différences séparant les mécanismes évolutifs à l'œuvre dans les deux règnes.

On peut s'étonner d'avoir à constater des différences entre les plantes et les animaux dans le domaine de l'évolution, mais ne conviendrait-il pas de s'étonner plutôt que des équivalences fondamentales se soient maintenues entre deux groupes aussi différents ?

L'information génétique véhiculée par l'ADN et soumise à la mutation, la sexualité avec son inséparable binôme méiose-fécondation, la sélection, la spéciation, la phylogenèse, etc., il n'y a rien dans tout cela qui soit spécifiquement animal ni végétal. Les divergences sont-elles minoritaires ou dépassent-elles les analogies? Voyons d'abord les faits.

Les différences en question sont nombreuses, elles apparaissent dans des domaines variés et c'est avec un peu d'arbitraire que je commencerai par évoquer celles qui concernent les phases.

182

L' évolution

Fig. 56. Une phase au deux phases. Chez la plante, en haut, les spores (à droite) donnent naissance à un gamétophyte qui constitue une deuxième phase. L'arrivée d'un spermatozoïde (gamète mâle) permet le retour à la phase d'origine. Une plante = deux phases. Chez l'animal (en bas), la séquence d'événements est beaucoup plus simple. Supposons que ce poisson soit une femelle : il produit des ovules, et l'arrivée d'un spermatozoïde permet l'apparition d'un nouveau poisson. Un animal = une phase.

183

Éloge de la plante

Qu'appelle-t-on une phase ? Si vous prenez le temps de regarder cette jolie fougère très commune en Europe, appelée polypode (figure 56), ce que vous avez devant les yeux, la fougère elle-même, représente une première phase. Les noyaux des cellules de cette fougère contiennent des chromosomes dont chacun se trouve en deux exemplaires homologues, ce qui implique qu'ils soient nécessairement en nombre pair, en l'occurrence soixante-quatorze.

Sur le plan génétique, ce polypode contient donc une information double, chacun de ses gènes se trouvant sous deux formes, qualifiées d'allèles ; quant au polypode lui-même, on dit qu'il constitue la phase diploïde. Lorsqu'une plante est à l'état diploïde, elle peut contenir un gène qui ne s'exprime pas, tandis que sur le chromosome homologue la forme allèle du même gène s'exprime; de la même façon, lorsqu'un camion a des pneus jumelés, une crevaison ne l'empêche pas de rouler. L'allèle qui s'exprime est dit dominant, et l'autre récessif. Pour muets qu'ils soient, les allèles récessifs n'en contribuent pas moins à enrichir le génome; c'est le matériau sur lequel l'évolution travaille.

À la face inférieure de ses feuilles, le polypode présente des sporanges, petits organes à peine visibles à l'œil nu et dans lesquels une division cellulaire spéciale, réservée à la sexualité, la méiose, donne naissance à des cellules dans lesquelles l'information génétique est unique, les chromosomes n'y figurant qu'en un exemplaire; ces cellules sont qualifiées d'haploïdes. Pour être tout à fait précis, appelons—les spores haploïdes et qualifions de plante à spores, ou sporophyte, la fougère qui les produit. Ces spores sont dispersées par le vent; tombant dans un site ombragé et humide la spore haploïde germe et donne naissance à une deuxième plante (figure 56) bien différente du polypode ; petite lame verte peu visible, fugace et haploïde, elle n'évoque nullement une fougère car elle n'évoque rien — sauf pour le botaniste averti. Elle produit des gamètes mâles et femelles, c'est une plante à gamètes, ou gamétophyte, et elle représente donc la phase haploïde de la fougère.

Cette deuxième plante, que les jardiniers et les serristes appellent communément prothalle, est biologiquement aussi importante que l'autre, et la phase « visible », celle que tout le monde peut connaître et manipuler, n'a

aucune possibilité d'existence ni de survie sans la phase « discrète », qui en est l'indispensable complément.

Étudiant, j'ai longtemps cru que ces deux phases n'étaient que des façons de parler, des artifices pédagogiques, permettant, dans les

184

L'évolution

petits matins d'hiver au Quartier latin, de nous donner accès de façon imagée à une réalité dont nous pressentions la complexité. Plus tard, devenu botaniste, j'ai dû admettre l'existence de ces deux phases, ce qui était une vraie révolution intellectuelle, car cela revenait à admettre aussi que toute espèce végétale impliquait non pas un organisme comme chez les animaux, mais deux, la plante à spores et la plante à gamètes. Autrement dit, pour qu'existe une plante, il en faut nécessairement deux, qui sont les deux phases; qu'il s'agisse d'une fougère arborescente, d'une ulve, d'un lilas ou d'un Séquoia, il faut toujours deux plantes pour en faire une.

UNE PLANTE, DEUX PHASES

Ces deux phases ne doivent pas être confondues avec les deux sexes ; dans l'exemple du polypode, chacune des deux phases est à la fois mâle et femelle. À quoi ressemblent-elles ? Il arrive qu'elles soient identiques, au point d'être indistinguables à l'œil nu ; c'est un cas rare dans la nature actuelle, mais dont on trouve quelques exemples chez les algues *Ulva* et *Dictyota* (figure 57).

Le cas le plus fréquent, c'est que la phase haploïde (gamétophyte) et la phase diploïde (sporophyte) ne se ressemblent pas. Seule la plus visible des deux correspond, comme chez le polypode, à l'idée que l'on se fait de l'espèce botanique considérée. Le polypode se définit par son sporophyte.

La situation se diversifie du fait que la phase visible et permanente n'est pas toujours la phase diploïde, bien qu'existe une tendance indiscutable à ce qu'il en soit ainsi : la phase diploïde, avec ses deux séries de chromosomes homologues, est génétiquement moins vulnérable que l'autre, mais le cas inverse existe aussi.

Les sporophytes d'une mousse sont représentés par chacune des minuscules soies qui surmontent la plante de quelques millimètres, à certaines époques de l'année; mais la mousse elle-même, qui tapisse les troncs des chênes et les vieux murs humides, est un gamétophyte. C'est elle pourtant qui reste visible en permanence, hiver comme été ; elle qui répond au concept populaire de « mousse »; constituée de tiges, de feuilles et de minuscules « racines », c'est elle dont de très nombreuses espèces, collectionnées et cultivées par les moines avec

185

Éloge de la plante

Fig. 57. Les gamétophytes. Chez l'algue *Ulva* (A), le sporophyte et le gamétophyte sont indistinguables à l'œil nu et atteignent plusieurs dizaines de centimètres de longueur. Chez une mousse (B), le sporophyte est parasite du gamétophyte. Ce dernier atteint plusieurs centimètres de hauteur et il est structuré en tige feuillée. Chez une fougère (C), le gamétophyte est une petite lame verte de moins de 3 cm de longueur. Chez le ginkgo (D), le gamétophyte est parasite du sporophyte, représenté par la plante feuillée elle-même. Ce gamétophyte ne mesure plus que quelques

mil- limètres de longueur. Enfin, chez les plantes à fleurs (E), le gamétophyte est réduit à un sac embryonnaire microscopique, situé au centre de l'ovule.

186

L'évolution

un soin infini, forment l'un des attraits de la charmante ville de Kyoto, le jardin botanique de mousses du temple de Kokedera.

Les deux phases complémentaires — le gamétophyte, symbolisé par N, et le sporophyte, par 2N —, dont la collaboration donne à l'espèce végétale sa réalité, entretiennent l'une avec l'autre des rapports variés. Les fougères et les ulves, les prêles ou les entéromorphes pratiquent la coexistence dans une totale indépendance : les deux phases poussent côte à côte ou se partagent des environnements un peu différents, mais elles n'ont l'une avec l'autre aucun lien organique. Les fougères et leurs alliées ont un gamétophyte — souvent appelé prothalle — petit et fugace, qui passe sa brève existence dans un coin sombre et humide, occupé à produire des gamètes et, si la fécondation a lieu, à porter le tout jeune sporophyte. Il disparaît alors, après avoir donné naissance à la fougère, celle qui nous est familière.

Cependant, l'indépendance des deux phases n'est pas la situation la plus fréquemment observée et, chez la plupart des plantes, sporophyte et gamétophyte sont organiquement liés l'un à l'autre ; la nature de ces liens est surprenante : il s'agit de liens parasitaires. C'est au moins ce qu'affirmaient les enseignants de biologie végétale de la Sorbonne, et là encore, en tant qu'étudiant, j'avais le plus grand mal à admettre cette apparente absurdité : une plante parasite d'elle-même ! Il m'a ensuite fallu me rendre à Pévidence : elles ont essayé et réussi — même si les succès

sont quelque peu inégaux — les deux dispositions envisageables dans la relation parasitaire entre les phases, le sporophyte parasite du gamétophyte et l'inverse. L'important ne serait pas tant le sens de la relation parasitaire que le fait que les deux phases restent associées dans l'espace, un peu comme ces poissons des grands fonds marins dont le mâle, nain, se fixe en parasite sur la femelle, ce qui garantit aux deux sexes de ne pas se perdre dans la nuit totale et permanente des abysses ou, plus simplement, comme un embryon dans le ventre de sa mère.

Les mousses et les hépatiques — polytric, funaires, *Marchantia*, etc. — ont essayé la solution du sporophyte parasite du gamétophyte. La soie, qui représente la phase diploïde, est dépourvue d'autonomie, privée de chlorophylle et alimentée en permanence par la mousse elle-même, qui est la phase haploïde du cycle; la soie est donc bien parasite de la mousse, et si elle est petite, c'est qu'elle a subi, comme une sacculine ou une orobanche, une véritable régression parasitaire. On sait que chez tous les parasites, animaux ou végétaux, le soma régresse au profit des organes de la sexualité, lesquels deviennent hyperactifs.

187

Éloge de la plante

Est-il bien légitime de considérer la soie comme un parasite de la mousse simplement parce qu'elle est fixée sur cette dernière pendant toute sa vie et qu'elle en reçoit la totalité de son alimentation ? Après tout, personne ne considère qu'une aile soit parasite de l'oiseau qui la porte. Mais cette comparaison est fallacieuse pour au moins deux raisons :

— L'aile et l'oiseau ont le même génome, alors que la soie est génétiquement différente de la mousse qui la porte ; d'ailleurs, leurs fonctions biologiques sont également différentes.

— Dans d'autres groupes végétaux, l'évolution a fait de la soie une plante autonome, verte et enracinée dans le sol; c'est le cas des fougères, par exemple. Mais on n'imagine pas une aile autonome qui volerait, loin de l'oiseau, pour son propre compte!

LA RÉGRESSION PARASITAIRE DE LA PHASE HAPLOÏDE

Les Cèdres, les sapins, les mélèzes et les araucarias — autrement dit les gymnospermes —, ainsi que le maïs, les orchidées, le tilleul et le pissenlit — les angiospermes — ont préféré la solution que leur gamétophyte soit parasite du sporophyte. Gymnospermes et angiospermes, contrairement aux mousses et aux fougères, possèdent des ovules, et ce sont des organes qui méritent notre attention à double titre : d'abord, ce sont de remarquables produits de l'évolution des plantes. Organe creux produit par la phase $2N$ et enfermant la phase N , l'ovule, en quelque sorte, institutionnalisait le fait que le gamétophyte est parasite du sporophyte. La partie centrale de l'ovule, qu'il s'agisse du lourd prothalle chlorophyllien du ginkgo ou de la minuscule goutte cytoplasmique translucide du « sac embryonnaire », dans l'ovule de chêne ou de lis, représente le gamétophyte — toujours lui! Protégé par les tissus diploïdes qui l'entourent, complètement à l'abri de la lumière, entièrement nourri par le sporophyte, son mode de vie parasitaire ne fait aucun doute. Ensuite, le mot ovule mérite qu'on s'y arrête pour une autre raison, celle-là pas très glorieuse. Les botanistes et les zoologistes n'ont jamais réussi à s'entendre pour donner le même sens à ce terme. En biologie animale ou humaine, l'ovule est le gamète femelle; on parle d'ovulation chez la femme

lorsque le gamète femelle devient accessible aux spermatozoïdes, donc fécondable. En tant qu'enseignant, je regrette que les étudiants de biologie doivent retenir une acception ou une autre selon l'amphithéâtre où ils se trouvent et je me sens un peu honteux de l'absence de communication entre les disciplines biologiques que cela met en évidence — et dont nous allons Voir beaucoup d'autres exemples dans la suite (figure 58).

Revenons à notre gamétophyte; là aussi, la régression parasitaire est manifeste, et elle a été d'autant plus efficace qu'elle a travaillé sur un tissu haploïde, génétiquement vulnérable. Tout cela conduit à la spectaculaire déchéance du gamétophyte femelle des plantes à ovules (gymnospermes et angiospermes), dont les étapes sont les suivantes :

Fig. 58. L'ovule au sens zoologique ou médical (à gauche) est un gamète femelle. L'ovule au sens botanique (à droite) est plus complexe : il comporte un gamétophyte femelle (comportant à son tour un gamète femelle) entouré de tissus du sporophyte, avec lequel le gamétophyte entretient une relation parasitaire. La similitude de forme et de dimensions est à l'origine de cet usage du même terme pour désigner des réalités différentes. Toutefois, en anglais, cette confusion dans les termes n'existe pas; on dit ovule pour les plantes et ovum pour les animaux.

Éloge de la plante

Devenu parasite chez les gymnospermes archaïques — Cycas, ginkgo —, il perd, avec son autonomie, tous ses organes z plus de tige, de feuille ni de

racine. Mais il reste volumineux (3 cm), chloro-phyllien et, compte tenu du fait qu'il ne voit jamais la lumière, cette chlorophylle peut être comprise comme un souvenir de l'époque ancestrale où il pouvait s'étaler au Soleil.

Chez les gymnospermes plus récentes — pin, if, séquoia —, il perd sa chlorophylle et n'a plus que quelques centaines de microns de longueur. Enfin, chez les angiospermes — peuplier, Campanule ou iroko —, le gamétophyte femelle perd jusqu'à sa structure cellulaire et n'a plus que quelques microns de longueur. La figure 57 résume la régression du gamétophyte.

Bien sûr, comme chez tous les parasites, cette déchéance somatique ne s'accompagne pas d'une réduction de l'activité sexuelle ; au contraire, les organes sexuels, ou archégonies, maintiennent leur activité et finissent par prendre toute la place, dans un gamétophyte femelle dont le soma régresse. Le sac embryonnaire des plantes à fleurs est pratiquement réduit à une paire d'archégonies. En parallèle à cette déchéance du gamétophyte femelle, le gamétophyte mâle subit une régression tout aussi spectaculaire, mais beaucoup plus rapide, puisque chez les gymnospermes anciennes il est déjà réduit au contenu d'un microscopique grain de pollen.

Quoi qu'il en soit de cette régression, il reste que toutes les plantes possèdent deux phases génétiquement différentes, l'une haploïde, l'autre diploïde. Et les animaux ? Ils sont, sur ce point, beaucoup plus simples que les plantes puisqu'ils n'ont qu'une seule phase.

UN ANIMAL, UNE PHASE

Un gardon, un tyrannosaure ou une mante religieuse sont des organismes diploïdes qui, à eux seuls, suffisent à défmir les espèces zoologiques correspondantes. Comme tous les animaux pluricellulaires, ils n'ont qu'une phase; on ne les connaît que sous forme diploïde. Lorsqu'ils se reproduisent, ils élaborent dans des organes sexuels spécialisés des gamètes haploïdes mâles ou femelles; ces gamètes sont des cellules isolées, à vie

brève, qui d'aucune façon ne constituent un organisme haploïde. Les animaux n'ont pas de phase

190

Uévolution

haploïde', et l'alternance de phases N et 2N n'a aucun sens chez eux (figure 56).

Pour se rendre compte combien les plantes diffèrent des animaux sur ce point, il suffit de constater que toute transposition prend des heures de grotesque cauchemar. Imaginons que pour décrire le mode de vie du martinet noir (*Apus apus*), il faille considérer, outre le martinet lui-même qui représente la phase diploïde, un deuxième animal, parasite, haploïde et minuscule, une espèce de tique qui vivrait aux dépens du premier. Le martinet l'emporterait dans son vol jusqu'en Afrique et il serait impossible de reconnaître à ce charmant oiseau une plus grande importance qu'à son ignominieux parasite puisqu'ils seraient aussi nécessaires l'un que l'autre à l'existence même de l'espèce *Apus apus*. Assez déliré! Mais ne perdons pas de vue que c'est ainsi que font les plantes.

Au fait, ne faut-il pas une chenille, une Chrysalide et un adulte pour faire un papillon, comme il faut un sporophyte et un prothalle pour faire un polypode? Cette comparaison-là non plus ne vaut rien, parce que le même génome contrôle le développement de la chenille et du papillon, et parce que seul ce dernier pratique la sexualité. La chenille et le papillon ne sont pas des individus distincts, ce sont des stades dans le développement du même individu.

En définitive, puisque, à de rares exceptions près, toute plante requiert deux phases, l'une haploïde et l'autre diploïde, tandis que l'animal est toujours

diploïde, nous sommes là devant une vraie différence séparant les deux règnes.

Ces faits sont admis par tous les biologistes; mais il reste une question importante, rarement posée, et sur laquelle l'unanimité ne s'est pas encore faite : pourquoi les plantes ont-elles besoin de deux phases alors que les animaux s'en sortent fort bien avec une seule ? S'agit-il d'une simple contingence, d'un phénomène apparu par hasard et stabilisé par inertie ? À mon sens, la réponse réside plutôt dans les mécanismes évolutifs qui différencient les animaux des plantes, et

* La biologie n'est pas le refuge de l'uniformité, c'est en cela que réside le charme du vivant. Les fucus, ces grandes algues marines des côtes bretonnes, produisent directement leurs gamètes à partir de leurs tissus diploïdes et n'ont donc pas de gamétophyte. À l'inverse, les foraminifères, animaux unicellulaires du plancton marin, ont deux sortes d'individus dans chaque espèce. Il ne s'agit pas des deux sexes. On sait maintenant qu'il s'agit de deux phases, l'une haploïde, l'autre diploïde, « particularité jusqu'à présent unique dans le règne animal mais fréquente chez les végétaux » [37].

191

Éloge de la plante

c'est donc vers la discussion de ces mécanismes que je voudrais maintenant entraîner le lecteur, en commençant par la distinction entre le soma et le gène.

LE SOMA ET LE GERMEN

En 1892, le biologiste allemand August Weismann fit une découverte qui allait devenir la base de la génétique moderne et l'un des fondements même de la notion d'individu [141].

Beaucoup d'animaux, dont l'homme, possèdent dans la structure de leurs corps deux lignées cellulaires qui se distinguent autant par la place qu'elles occupent dans cette structure que par leurs fonctions biologiques.

La lignée somatique — le soma —, quantitativement la plus importante, est celle qui est responsable de l'édification du corps lui-même, avec ses organes des sens, ses systèmes d'intégration, ses membres et ses viscères. Lorsque nous voyons un animal ou un être humain, ce que nous avons sous les yeux est sa lignée somatique, son soma. La lignée germinale — le germen — est tout aussi importante que la précédente mais elle est beaucoup plus discrète, d'abord parce qu'elle est quantitativement beaucoup plus modeste, ensuite parce qu'elle n'est pas accessible à l'observation directe ; elle est en effet « séquestrée » à l'intérieur des organes sexuels, mâles et femelles. L'unique fonction de la lignée germinale est de produire des gamètes.

Un point essentiel est qu'aucun échange de cellule ne peut advenir entre les deux lignées, bien que le génome nucléaire soit le même pour les deux types de cellules.

Qu'il s'agisse d'une sangsue, d'un porc ou d'un rouge-gorge, la séparation entre les deux lignées cellulaires s'effectue à un stade extrêmement précoce de la vie embryonnaire de l'animal. L'œuf fécondé est la seule cellule qui ne soit ni germinale, ni somatique, puisqu'elle est à la fois les deux. Chez l'ascaris par exemple, dès la première division de l'œuf, les deux cellules qui résultent de cette mitose initiale sont déjà différentes : l'une donnera le soma, l'autre le germen; et avant même cette première division, la cellule-œuf, sphérique, comportait un hémisphère somatique et un autre germinatif, différents par des caractères physico-chimiques de leur cytoplasme.

L' évolution

L' ascaris ne constitue nullement un cas particulier; chez la plu- part des animaux — mais pas tous, on verra les exceptions au cha- pitre 6 —, le développement embryonnaire comporte la précoce migration d'une série de cellules qui se regroupent à l'intérieur des organes sexuels. Ainsi séquestrées, constituant la lignée germinale, elles entrent dans une période de totale inactivité, qui ne cessera qu'à l'âge de la reproduction. Ce sont elles, et elles seules, qui vont pro- duire les gamètes.

Les biologistes du début du XX^e siècle ont été fortement impres- sionnés par le fait que les deux lignées avaient des destinées contraires; le soma, condamné à disparaître, n'est qu'un « vaisseau mortel», alors que le gennen est doué d'une immortalité au moins potentielle.

Weismann ayant montré que l'hérédité était le domaine réservé de la lignée germinale et que le soma, voué à la mort, était dépourvu de toute signification évolutive, ses idées ont balayé celles de Lamarck sur l'« hérédité des caractères acquis », toujours en vigueur à la fin du XIX^e siècle. Les caractères acquis sous l'influence de l'environnement ne concernaient que le soma; leur hérédité était donc impossible, et toute la vision lamarckienne de l'évolution devait être abandonnée.

Ainsi, les idées d'August Weismann, grandies par cette victoire sur les derniers lamarckiens, appuyées par les embryologistes qui constataient la précoce séquestration du germen chez tous les Verté- brés, soutenues par les généticiens qui découvraient l'universalité des lois de Mendel, sont devenues un dogme central de la biologie jusqu'au milieu du XX^e siècle.

Dans les années 1950, les biologistes se sont souvenus — grâce à John Harper notamment — que leur discipline ne se limitait pas aux animaux, encore moins aux seuls vertébrés. En réalité, on avait oublié les plantes, qui refusent obstinément de se conformer aux idées de Weismann !

À vrai dire, les botanistes savaient cela depuis longtemps et, quelques années seulement après la parution de son livre majeur, *Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung*, les idées du célèbre biologiste avaient déjà été soumises à critiques [142], dans la mesure où il était question de les généraliser aux plantes.

Voyons comment se présente la situation chez ces dernières dans le domaine de la production des gamètes, et en quoi elles diffèrent des animaux [143, 144].

193

Éloge de la plante

LES PLANTES ONT-ELLES UN GERMEN?

Bien que bon nombre de biologistes n'hésitent pas à résumer les choses de cette manière, je trouve exagéré de dire que les plantes n'ont pas de germen. Disons plutôt que ce qui les différencie des animaux, c'est qu'elles n'ont pas une lignée germinale distincte d'une lignée somatique. Les plantes, en d'autres termes, ont un soma et un germen que rien ne sépare, de sorte qu'entre les deux existent de constants échanges cellulaires.

À première vue, cette différence paraît plutôt modeste; elle est pourtant de toute première importance et, pour le comprendre, il faut observer depuis le début le développement de la plante.

Dans la cellule-œuf d'une plante — la première cellule, celle qui résulte immédiatement de la fécondation — il n'existe pas d'hémi-sphère spécialisé dans la production ultérieure de gamètes. Ni Embryon végétal, ni même la jeune plante en croissance ne possèdent de cellules dont la vocation soit, à terme, de produire des gamètes; il n'existe donc pas, chez la plante, de lignée germinale.

Les organes sexuels — sporanges, cônes, fleurs — sont des organes « périphériques », mis en place tardivement par la plante à l'issue d'un travail méristématique et d'une morphogenèse qui peuvent être de longue durée. Chez beaucoup d'arbres, il est inutile de chercher les fleurs avant dix ans, voire vingt ou même quarante pour certaines essences; contrairement à ce qui se passe chez l'animal, il n'y a rien de précoce dans cette mise en place des cellules qui vont produire les gamètes. Finalement, après une longue phase stérile, quelques cellules du soma végétal se changent en cellules de germe et la plante est alors capable d'exprimer sa sexualité. Pour reprendre une jolie comparaison due à Virginia Walbot [144], la situation, chez les plantes, est comparable à celle d'un animal qui produirait ses gamètes à partir des cellules de sa peau !

Pourquoi les plantes n'ont-elles pas de lignée germinale alors que les animaux en ont une ? Est-ce du domaine de la contingence ? Une explication fonctionnelle semble plus vraisemblable. Chez l'animal, les gamètes qui sont nécessaires à la sexualité d'une vie entière peuvent être fournis par un seul petit groupe de cellules germinales ; mais c'est que les animaux n'ont qu'une durée de vie courte. Chez un arbre

ou un clone herbacé vivace dont la vie et la sexualité s'étendent sur plusieurs siècles, voire plusieurs millénaires, un groupe de cellules, unique et de taille réduite, serait incapable de fournir tous les gamètes nécessaires [145].

Au cours de la très longue durée de vie de la plupart des plantes, c'est à de nombreuses reprises et en de nombreux points de leur structure que de petits groupes de cellules somatiques, se trouvant enfermées dans des organes sexuels — sporanges, ovules ou étamines —, acquièrent un comportement de cellules germinales et fabriquent, de façon plus ou moins directe, les gamètes. Pendant toute la vie d'une plante, son soma donne naissance à de très nombreux germes transitoires; cela ne vaut pas seulement pour une plante pérenne, la situation décrite ici étant également valable pour les plantes à vie brève, annuelles et bisannuelles, d'ailleurs minoritaires et sans doute d'apparition tardive à l'échelle de l'évolution.

Ne peut-on trouver, chez la plante, un véritable équivalent de la lignée germinale de l'animal ? Ne peut-on, par exemple, rechercher une analogie entre le germe animal et le gamétophyte des végétaux ?

Cette analogie a quelques arguments en sa faveur (Savolainen, communication personnelle). Il s'agit, dans un cas comme dans l'autre, d'un tissu quantitativement minoritaire, au moins chez la plupart des espèces, séquestré dans un organe sexuel et ayant pour fonction de produire des gamètes. Cet organe sexuel est l'ovule, pour les gymnospermes et les angiospermes (figure 58).

Mais les différences sont énormes : il n'y a pas de continuité d'une génération à la suivante, dans le cas du gamétophyte; le soma et le germe d'un animal ont le même génome et le même degré de ploïdie, alors que le gamétophyte haploïde s'oppose à un sporophyte diploïde.

La différence essentielle est que l'on ne peut concevoir un germe animal menant une vie autonome, alors que le gamétophyte est, au moins chez les plantes anciennes — mousses, fougères, etc. —, un végétal indépendant, pratiquant une photosynthèse normale et menant, de ce fait, une vie complètement autonome.

Dans ces conditions, il ne semble pas que le gamétophyte et le ger- men animal soient homologues en quoi que ce soit; il serait artificiel de les réunir.

Pourquoi les plantes ont-elles besoin de deux phases successives, alors que les animaux s'en sortent fort bien avec une seule? Pour résoudre cette question, un détour est nécessaire par la plasticité.

195

Éloge de la plante

Fig. 59. Un exemple de plasticité animale. Le papillon géométride *Nemoria ari- zonaria*, d'Arizona, a des chenilles dont la forme diffère selon Période de l'année. Les chenilles apparues au printemps se nourrissent de fleurs mâles de diverses espèces de chênes, et elles ont l'aspect des chatons mâles. Les chenilles apparues en été, après la chute des chatons, imitent les jeunes rameaux de chêne [148].

196

L' évolution

LA PLASTICITÉ DE L'ORGANISME

Elle se mesure, chez les plantes comme chez les animaux, à la part de variabilité qu'impose l'environnement à la structure de l'organisme [146, 147].

Des plantes ou des animaux, lesquels sont les plus plastiques ? La question a été abondamment discutée par les biologistes depuis une vingtaine d'années, et je voudrais donner une idée de ces discussions, souvent âpres, chacun prétendant que les organismes qu'il étudie détiennent le record de plasticité.

Les exemples spectaculaires de plasticité de l'organisme sont nombreux chez les animaux, et tous les groupes zoologiques sont concernés. Les chenilles du papillon *Nemoria arizonaria* se nourrissent aux dépens du chêne et adoptent deux formes distinctes selon la saison (figure 59). Au printemps, avant les feuilles, elles se nourrissent de chatons floraux — pauvres en tannins — et ressemblent à ces chatons; en été, elles se nourrissent de feuilles — riches en tannins — et prennent l'allure de rameaux [148]. La concentration en tannins contrôle le passage d'une forme à l'autre; c'est un facteur extérieur à l'animal et nous sommes bien devant un cas de plasticité de l'organisme.

Les poissons *Cichlasoma managuense* ont de petites dents rondes si on les nourrit avec des aliments artificiels broyés, et de grandes dents pointues s'ils ne trouvent que des proies vivantes et capables de fuite rapide, en l'occurrence les crustacés *Artemia*. Un changement de nourriture se traduit par une modification prévisible de la denture [149].

Les éleveurs de tortues savent produire à volonté des mâles ou des femelles en enfouissant plus ou moins profondément les œufs dans le sol; le facteur externe déterminant est la température d'incubation.

Le lièvre timide des hautes Alpes (*Lepus timidus*), dont le pelage est brun-roux en été, devient blanc lorsque son habitat se couvre de neige — sauf le bout des oreilles qui reste noir. Au Canada, le lièvre polaire (*Lepus arcticus*) fait de même.

Et moi-même, pauvre humain, je sais bien à quel point mon organisme est plastique ; deux mois sans faire de sport, adieu les muscles et bonjour la

bedaine ! C'est réversible. . . en théorie.

197

Éloge de la plante

Des milliers d'exemples pourraient être cités, qui vont tous dans le même sens : Forganisme animal est indiscutablement doué de plas- ticité. Est-il pour autant très plastique ? Il me semble qu'il n'a dans ce domaine que des réactions limitées, circonscrites et en quelque sorte prévisibles. Voyons ce que savent faire les plantes.

La navigation sur les fleuves équatoriaux offre au biologiste le spectacle de la lutte farouche que doivent mener les arbres, contre les crues, contre d'autres plantes, contre le courant, contre les effondre- ments des berges, et tout cela dans un environnement favorable à la vie puisque ni l'eau, ni la chaleur, ni la lumière ne font défaut. Heure après heure, la pirogue avance sur l'eau brune; des hirondelles boi- vent en frôlant la surface, le silence est interrompu par le cri des rapaces, par le plongeon des iguanes qui se laissent tomber des hautes branches, par les blagues de l'équipage dans une langue que je ne comprends pas. Une rapide averse calme la lourde chaleur, puis le Soleil revenu fait fumer la forêt voisine. Le temps ne manque pas pour observer et tenter de percer le mystère qui entoure la nature pro- fonde des plantes.

Pour la plupart des arbres de la forêt, se trouver brutalement le pied dans l'eau signifie une mort rapide par asphyxie des racines. En quinze jours, sans aucune blessure apparente, un grand arbre peut ainsi mourir. Mais les arbres des berges sont adaptés à la crue : sur- vient—elle ? Ils perdent leurs feuilles, entrent en vie ralentie et atten- dent ainsi, des mois s'il le faut, que l'eau baisse. Ils sortent alors de leur repos, recommencent à croître et remettent en place de nouveaux feuillages.

Continuons la remontée du fleuve. Voici un arbre enfoui sous un réseau de lianes à croissance rapide. C'est une terrible difficulté pour l'arbre [150], qui risque de mourir, faute de lumière cette fois. Là aussi, la patience paie : peut-être la liane sera-t-elle tuée par la crue, qui deviendra alors l'alliée de l'arbre; peut-être, puisqu'elle a poussé vite, la liane va-t-elle mourir précocement; peut-être l'arbre arrivera-t-il à lancer, au travers du réseau qui l'étouffe et le prive de lumière, un vigoureux rejet qui lui sauvera la vie.

Le lecteur se souviendra sans doute de ce qu'est la répétition (chapitre 2), cette propriété qu'ont les arbres, contrairement aux animaux, de répéter plusieurs fois — un nombre illimité de fois, en réalité — leur programme de développement. Concrètement, si un arbre est installé sur une berge qui bascule, sapée par le courant, il se retrouve à l'horizontale, les branches dans l'eau. Si la berge forme une petite

L' évolution

Fig. 60. La plasticité de l' organisme végétal. Un jeune arbre vigoureux, en période de repos hivernal (A), est retourné de façon que ses racines soient en Pair et ses branches dans le sol (B). Lors de la période de croissance suivante, l' arbre reüouve sa silhouette normale (C) [15 l]. Un arbre basculé dans un fleuve est capable, avant de disparaître, de produire des réitérats qui vont le remplacer (D, E).

199

Fig. 61. La plasticité de l' organisme végétal (suite). A. En forêt tropicale, un grand arbre va être abattu par le vent. B. Au fond du chablis ouven par la chute de Farbre, des réitérats se mettent en place le long du tronc tombé. C. Quelques années plus tard, le tronc de l' arbre tombé a disparu et il persiste un alignement de jeunes arbres contemporains et identiques [152]. D. Un arbre croissant dans des conditions favorables: E. Un arbre de la même espèce poussant dans une crevasse, sur une falaise verticale [153]. F. En forêt tro- picale, un réitérat apparaissant sur un tronc incliné présente fréquemment un système de racines latérales clairement visibles.

L' évolution

falaise de 20 ou 30 mètres de hauteur, ce qui est fréquent le long des fleuves tropicaux, l' arbre peut se retrouver « la tête en bas ».

Un arbre ayant perdu Porientation verticale ascendante qui lui est naturelle, il arrive qu' il meure, si ses racines sont brisées ou si son feuillage se trouve

immergé dans le fleuve. Mais si racines et houp- pier ne sont pas trop endommagés, l'arbre basculé réitère, C'est-à- dire qu'il produit de vigoureux rejets verticaux. Si ces rejets, ou réité- rats, poussent librement pendant un temps suffisant, ils vont former autant de petits arbres, issus de l'arbre d'origine, qui vont progressi- vement le remplacer (figure 60).

En 1758, Duhamel du Monceau [151], retournant un arbre « la tête en bas », avait constaté la croissance de racines sur les branches enterrées et de rameaux feuillés sur les racines mises à l'air.

Le grand botaniste anglais Richards [152], explorant la forêt du Nigeria, remarque d'étranges alignements d'arbres, tous de même espèce et bien rectilignes. Sont-ce de facétieux indigènes qui auraient installé, en pleine forêt primaire, des lignes d'arbres semblables à celles qui bordent les mes des villages du Kent? Richards comprend qu'il s'agit bien d'un phénomène naturel, la réitération d'arbres bas- culés par le vent, comme on le verra sur la figure 61.

Larson [153], un biologiste travaillant au Canada, montre l'in— croyable différence physiologique qui sépare les arbres poussant sur des sols horizontaux de ceux de la même espèce qui poussent dans les crevasses de falaises verticales (figure 61).

Nul besoin de voyage au long cours pour observer la plasticité des plantes et notre banal pissenlit détient une sorte de record dans ce domaine : il est capable de pousser et de fleurir presque n'importe quand, et même sous le pâle soleil d'hiver. Malgré cette croissance quasiment pérenne, il ne dépasse jamais la surface du sol, ses racines le tirant vers le bas, et par cette étrange « décroissance » il se soustrait à la condition aérienne. S ' agripper à l'interface sol/air lui per- met de bénéficier de conditions plus faciles que les plantes dressées; ainsi il a pu envahir tous les continents et, affrontant tous les climats à l'exception des plus chauds, le pissenlit est devenu cosmopolite.

C'est lorsqu'on essaie de le détruire qu'il révèle sa combativité. Que pouvez-vous faire pour vous débarrasser d'un pissenlit? Le couper au ras du sol ? Il repoussera. Uarracher ? Vous laisserez nécessairement en terre de fines racines qui vont régénérer l'adver— saire. L'enfouir sous une épaisse

couche de terre ? Une longue tige grêle le ramène au niveau du sol et il refait surface au même endroit.

201

Éloge de la plante

Labourer pour qu'il se trouve réduit en tronçons '.7 C'est mal le connaître : chaque morceau de tige ou de racine va régénérer un pis- senlit, et là où vous n'en aviez qu'un, attendez-vous à le voir revenir accompagné de ses copains.

Ces quelques exemples pennettent de se faire une idée de Fampleur que peut atteindre la plasticité de l'organisme végétal, et de sa valeur adaptative en ce qui conceme sa survie. Mises dans des conditions franchement défavorables, les plantes peuvent évidemment mourir; mais si vivre reste possible, elles surmontent les difficultés avec une opiniâtreté qui force Fadmiration. Si j'osais cette métaphore animale, je parlerais de leur « courage » ; elles ne se contentent pas de survivre, elles reprennent leur place dans la végétation d'origine et, si les conditions redeviennent favorables, elles parviennent à effacer toute trace des périodes difficiles, aidées en cela par leur autonomie, par le fait qu'elles n'éprouvent aucune difficulté à changer de forme et par la manière qu'elles ont de disposer du temps.

A QUI LA PALME DE LA PLASTICITÉ?

Sans que je puisse en apporter de preuve contraignante, il me semble que la plasticité de l'animal est d'ampleur plus limitée que celle de la plante. Dans

sa version animale, la plasticité se présente comme une sorte de prolongation du développement; des conditions extérieures favorables amènent certains gènes à s'exprimer, et si elles deviennent défavorables, d'autres gènes s'expriment à leur tour, l'organisme ajustant son fonctionnement à ces nouvelles conditions.

La plasticité végétale est d'un style différent; ce qu'elle réalise ne se limite pas au domaine de l'ajustement et atteint souvent les dimensions d'un véritable bouleversement. Prenez l'arbre de Duhamel du Monceau, qui arrive à vivre malgré ses branches enterrées et ses racines à l'air, et trouvez-moi un animal qui soit capable, sous la pression de contraintes externes, de se nourrir par l'anus et de déféquer par la bouche !

À supposer que l'on se borne à comparer ce qui est comparable, un consensus s'est établi sur cette manière de voir: un organisme est plus plastique s'il est végétal que s'il est animal. On en soupçonne

202

L' évolution

d'ailleurs la raison : chez les plantes, la plasticité de l'organisme serait un substitut à la mobilité [154].

Affrontés à des prédateurs, alléchés par des proies ou gênés par un changement des conditions écologiques, c'est précisément dans la mobilité que les animaux trouvent la solution à ces problèmes : la fuite qui décourage les poursuivants, la recherche de l'environnement optimal, la chasse qui permet d'assouvir la faim. On conçoit que des animaux mobiles n'aient pas besoin de développer une grande plasticité, précisément parce qu'ils sont mobiles. Au contraire, la plante doit s'adapter sur place pour

survivre et sa plasticité lui fournit les réponses adaptatives aux variations du milieu.

Mais il existe aussi, plus fondamentale sans doute, une plasticité du génome. Là encore, la situation observée chez les animaux est très différente de ce qu'elle est chez les plantes.

LA PLASTICITÉ DU GÉNOME

Chez les animaux libres et mobiles, et chez l'homme lui-même, l'homogénéité et la stabilité de l'individu sont des faits majeurs [92]. De la pointe de nos oreilles jusqu'à la prostate, de la lèvre aux neurones, toutes nos cellules ou presque ont les mêmes chromosomes, le même état diploïde, la même distribution des gènes, bref le même génome. Cela, qui est vrai à l'instant t , le reste au cours du temps : les cellules de l'enfant que j'étais avaient le même génome que les cellules de l'adulte que je suis ou celles du vieillard que je serai.

En biologie, les généralisations sont imprudentes, aussi convient-il de laisser une place aux cas particuliers, mutations somatiques bénignes, éléments transposables (ou « gènes sauteurs »), chromosomes géants des diptères, mâles haploïdes des hyménoptères, cellules hépatiques polyploïdes ou cellules responsables de la surveillance immunitaire. Mais il faut comprendre que ce sont précisément des cas particuliers, et il reste vrai que l'homogénéité et la stabilité génétiques de l'individu — homogénéité dans l'espace, stabilité dans le temps — ont valeur de dogme en zoologie et en médecine.

Pour l'animal ou l'être humain, c'est beaucoup plus qu'un caractère parmi d'autres : c'est là qu'il faut chercher les fondements même de la notion d'individu. Les animaux sont incapables de tirer parti

Éloge de la plante

d'une modification quelconque du génome de leurs cellules somatiques, et même, dans bien des cas, incapables de supporter cette modification.

Chez l'homme, des anomalies géniques ou chromosomiques plus ou moins profondes seraient responsables de 50 % des avortements spontanés ; il suffit que le chromosome 21 soit en trois exemplaires au lieu de deux pour que l'individu concerné soit atteint de « mongolisme ». L'apparition d'une mutation qui donne à la cellule un caractère cancéreux peut, à terme, conduire à la mort. Il suffit que certains gènes subissent une mutation pour que l'individu concerné souffre d'affections aussi graves que Falbinisme, Phémophilie, le nanisme achondroplasique, l'achromatopsie, la luxation congénitale de la hanche, la myopathie, la mucoviscidose, la cécité héréditaire ou la chorée de Huntington. Des mutations bénignes existent aussi, comme celles qui donnent naissance aux taches de rousseur ou aux grains de beauté, mais elles sont minoritaires. J'ai pris l'exemple humain parce que notre génétique, qui nous intéresse directement, est relativement bien connue. Mais tout cela peut être généralisé à l'ensemble des animaux : ils supportent mal, ou ne supportent pas, les modifications accidentelles de leur génome, ce dernier étant dépourvu de plasticité.

De cette absence de plasticité du génome animal d'autres preuves existent : par exemple, la quasi-impossibilité de croiser des espèces animales, même proches, et d'obtenir une descendance viable et fertile. Le système immunitaire, qui fait disparaître toute cellule non conforme, témoigne de l'intolérance animale vis-à-vis des variations génétiques, d'où qu'elles viennent.

Les ouvrages de génétique moléculaire sont prolixes sur les mécanismes sophistiqués d'autoréparation de l'ADN que présentent les cellules animales ; j'ai été particulièrement impressionné par les performances du

gène T53, contrôlant la synthèse d'une protéine P53 qui bloque les mitoses des cellules dont l'ADN est anormal. Du fait des espoirs qu'elle soulève dans la lutte contre le cancer, P53 a gagné son surnom de « gardienne du génome » et a été nommée « molécule de l'année » par la revue Science en 1993.

N'existerait-il pas une relation entre le mode de vie des animaux libres et leur absence de plasticité génomique ? Est-ce que l'un n'expliquerait pas l'autre ? Pourquoi les animaux mobiles auraient-ils besoin de génomes plastiques ?

Un animal dont l'environnement — au sens large — change dans un sens qui lui est défavorable trouve parfois la solution dans un

204

Uévolution

changement réversible de sa physiologie et de son comportement : lorsque vient le jour, les chauves-souris s'endorment sous les tuiles du toit; en hiver, le hérisson hiberné; en saison sèche, le dipneuste s'enfouit dans la vase du fond de la mare et entre en vie ralentie. Plus souvent encore, c'est par la mobilité, ou la fuite, que l'animal résout le problème du maintien d'un environnement adéquat : à la fin de l'été, les martinets quittent les régions tempérées pour se rendre sous les tropiques ; en saison sèche, les lions de l'Est africain se regroupent autour des points d'eau; poursuivi par un thon, l'exocet bondit hors de l'eau et vole sur plusieurs dizaines de mètres.

Qu'il s'agisse de la fuite ou d'une modification provisoire de la physiologie, il n'y a rien dans tout cela qui oblige l'animal à changer de nature, d'identité, et rien par conséquent qui rende nécessaire un changement génétique. Chez les animaux, l'absence ou la limitation de la

plasticité du génome est compensée par une ample plasticité des comportements, qui leur permet de résister aux changements du milieu — et d'acquérir une liberté de plus en plus grande vis-à-vis des contraintes écologiques.

Et les plantes ? Elles s'opposent sur tous les points à ce qui vient d'être dit des animaux ou de l'être humain.

Leurs génomes sont variables d'une espèce à l'autre; chez les plantes à fleurs, le poids du génome varie dans des proportions considérables : de 0,2 picogramme chez *Arabidopsis thaliana*, à 127,4 chez *Fritillaria assyriaca* [155]. Comparons avec les mammifères : ils ont tous des génomes qui pèsent à peu près le même poids (2,1 pg), et cela est d'autant plus curieux que les mammifères sont apparus il y a 300 millions d'années, alors que les plantes à fleurs ont une histoire qui se limite à 150 millions d'années [156]. Même en tenant compte du fait qu'elles sont cinquante fois plus nombreuses que les mammifères, on peut supposer que l'évolution du génome a été plus rapide chez elles, ce qui plaide en faveur d'une moins grande stabilité génétique.

Les premiers indices de la plasticité du génome des plantes sont dus aux travaux de Barbara McClintock sur le maïs dans les années 1940. Un demi-siècle a passé et nous avons maintenant une vision améliorée — quoique encore incomplète — de cette plasticité, au niveau des chromosomes comme à celui des gènes et de leur expression.

Les plantes sont beaucoup plus tolérantes que les animaux aux modifications chromosomiques. Il apparaît de temps à autre dans les cultures un pied de maïs haploïde; mis à part le fait qu'il est un peu

Fig. 62. Les deux formes du lierre (*Hedera helix*, Araliaceae). A. La plantule, qui adopte rapidement un port rampant. B. La forme juvénile, rampante, accrochée au support par ses racines adventives et à feuilles lobées. C. La phyllotaxie distique de la forme juvénile apparaît sur une coupe transversale du bourgeon terminal. D. La forme adulte, dressée, à feuilles plus simples et portant la sexualité. E. La phyllotaxie spiralée de la forme adulte. F. Uarchitecture qu'adopte la forme juvénile lorsqu'elle est accrochée à un support vertical. G. À partir d'un axe horizontal, on voit apparaître Parchitecture caractéristique du lierre adulte. La forme juvénile est diploïde, la forme adulte est tétraploïde [158].

L' évolution

chétif, rien d'essentiel ne le distingue des maïs normaux, diploïdes, qui l'entourent [157].

Chez le lierre [158], la même plante est diploïde quand elle est jeune et tétraploïde lorsqu'elle est adulte (figure 62). Plus généralement, on peut dire que des changements dans le nombre des chromosomes n'influent pas sur les performances; des plantes haploïdes, diploïdes ou tétraploïdes sont viables et fertiles, ou elles deviennent aisément fertiles après régularisation du nombre chromosomique. Il en va de même pour des plantes trisomiques ou monosomiques [143], alors que ces mêmes anomalies sont le plus

souvent mortelles chez les animaux; on se souvient que la trisomie 21 conduit, chez l'être humain, au « mongolisme » et à la stérilité.

Au niveau génique, plantes et animaux se distinguent profondément par leur différence de sensibilité aux mutations somatiques, que les animaux n'utilisent pas, voire ne supportent pas, alors que les plantes les tolèrent en général fort bien parce qu'elles savent les utiliser; mieux, elles ont mis en place d'astucieux mécanismes qui augmentent la fréquence de ces mutations somatiques, qui favorisent la survie et la dispersion de celles qui sont neutres ou favorables, tout en assurant l'élimination de celles qui sont défavorables. Voyons d'abord les mécanismes responsables de la mise en place des mutations; le tri des mutants sera envisagé ensuite.

Walbot et Cullis [143] désignent par l'expression très forte de « générateurs de diversité » les mécanismes par lesquels les plantes favorisent les mutations somatiques.

LES GÉNÉRATEURS DE LA DIVERSITÉ GÉNÉTIQUE

La croissance méristématique, parce qu'elle est caractéristique des plantes et qu'elle conditionne leur mode de vie, est à considérer en premier lieu. Le méristème, ce groupe de cellules qui gardent en permanence leurs caractères embryonnaires, a un rôle bien connu dans la différenciation des tissus qui constituent la plante et dans leur mise en forme ou morphogenèse. Mais il a aussi un rôle, moins connu, de production de cellules mutantes dont la plante a besoin pour faire face aux vicissitudes de son environnement.

Éloge de la plante

Fig. 63. Les dimensions des méristèmes. A. Ualgue *Ulothrix* s'accroît de manière diffuse par la division de n'importe laquelle de ses cellules. B. L'algue *Sphacelaria* a une cellule apicale, responsable de sa croissance strictement apicale [159]. C. Le centre du méristème de la fougère *Pteris cretica* est occupé par une grande cellule apicale, en forme de pyramide, pointe en bas [160]. Lors de la croissance d'une plante à graines, gymnosperme ou angiosperme, le méristème peut multiplier sa surface par 20, entre l'embryon (D) et la jeune plante (E) [163]. E. Dans un méristème compris comme un ensemble à trois strates, seule la strate médiane fournirait des gamètes, et seule une mutation dans cette strate 2 pourrait donc être transmise à la descendance [161]. Les zones grises (C, D, E) sont les zones d'activité mitochondriale maximale ; c'est là qu'apparaissent les feuilles.

208

L' évolution

Plusieurs auteurs ont récemment attiré l'attention sur cette fonction du méristème comme source de cellules mutantes [156, 161, 162].

La figure 63 montre les deux types de méristèmes connus : celui des algues, des fougères et de leurs alliées qui ont une grosse cellule apicale unique, aisément identifiable, et celui, plus perfectionné, des plantes à graines; les méristèmes de ces plantes-là sont constitués de nombreuses cellules embryonnaires.

Toute division cellulaire étant une occasion de mutation par erreur de copie lors de la réplication de l'information génétique, et les méristèmes étant les sites où se déroulent ces divisions, ils sont donc aussi les sites de production de cellules mutantes.

On se souvient de l'immobilité de la cellule végétale; elle met les plantes à l'abri des métastases et il en résulte que si une mutation est mortelle, elle peut tuer la cellule concernée mais pas la plante qui lui a donné naissance [157]. Contrairement à l'animal, la plante vit donc avec la plupart de ses cellules mutantes. Après l'apparition de l'une de ces cellules, la suite des événements va dépendre des dimensions du méristème.

Dans les plus petits méristèmes — algues, fougères, etc. (figure 63) — une mutation de l'apicale unique est transmise à toutes les cellules qui constituent la descendance de cette apicale, c'est donc tout le sommet de l'axe qui est envahi par la mutation. Les méristèmes de dimensions moyennes, formés d'un petit groupe de cellules embryonnaires, se laissent plus rapidement envahir par les mutantes que les gros [163].

Dans un gros méristème comportant plusieurs dizaines de cellules embryonnaires, si une mutation prend place dans l'une d'entre elles, les descendantes de la cellule mutante vont former une lignée mutante, mais cette dernière sera entourée de nombreuses autres lignées cellulaires non mutées, et le méristème deviendra alors, sur le plan génétique, une chimère*.

La suite dépend de la qualité de la mutation, c'est-à-dire de l'effet qu'elle a sur les performances de la cellule, notamment sur la fré-

* Bien qu'il soit consacré par l'usage, ce terme, entaché de mocrisme, ne me plaît guère. La chimère est un monstre, mentionné déjà par Homère dans l'Illiade. qui avait le devant d'un lion, le milieu d'une chèvre et l'arrière-train d'un serpent; le tout crachait du feu. C'est devenu le symbole de l'incohérence, de l'idée fautive, de la vaine imagination [164]. Le lecteur constatera que, lorsqu'elle ne se plie pas aux règles animales et qu'elle suit sa propre logique, la plante est conçue comme incohérente et baptisée d'un terme qui évoque l'absurdité, voire la monstruosité. En revanche, le terme « chimère » s'appliquerait très bien aux organismes transgéniques, ou OGM.

Éloge de la plante

(D

j C

B

fl —————-> —æ

E ———->

C9 Î)__® ÈĬC ÈËD

,9 F VIA

Ë

G

Fig. 64. Compétition au sein d'un méristème entre les cellules mutantes (en noir) et les non mutantes (en blanc). A, B, C. Élimination de la mutation [157]. D, E, F. Invasion du méristème par les cellules mutantes [157]. G. La mutation persiste,

sans envahir le méristème; une chimère génétique stable se met en place. Ce serait la situation la plus probable [165].

210

L' évolution

quence de ses divisions. Une véritable compétition prend place au sein du méristème entre les cellules mutantes et les autres [157]. Si la mutation est défavorable, les cellules modifiées, moins actives, constituent une lignée sans avenir et la mutation est perdue (figure 64). Il se peut aussi que la mutation favorise les cellules concernées, qui vont proliférer plus vite que les autres; tout le méristème devient alors mutant. Cette hégémonie et, à l'inverse, la perte de la mutation constitueraient des cas relativement rares parce que la plupart d'entre elles n'ont tout simplement pas d'effet sur les performances des cellules concernées et, en particulier, sur le rythme de leurs mitoses. Les cellules mutantes se multipliant aussi vite que les non mutantes, il apparaît alors une chimère génétique stabilisée, dont la figure 64 montre un exemple. L'existence de chimères génétiques stables a une conséquence bien connue des arboriculteurs et des horticulteurs, c'est que la même plante est capable de porter côte à côte des branches mutantes et des branches « normales ». Il arrive que la branche mutante soit, d'une façon ou d'une autre, plus intéressante que les autres pour l'arboriculteur. Celui-ci l'isole, la multiplie par bouturage ou greffage et une nouvelle variété est née. Des milliers de mutations ont ainsi été sélectionnées et conservées par

l'homme pour des raisons alimentaires, commerciales ou esthétiques; la plu- part de nos variétés de plantes cultivées ont cette origine, par exemple les bananiers nains, les pamplemoussiers à chair rose ou les pommes de terre à hauts rendements [165].

Cela donne une idée de la fréquence des mutations chez les plantes; mais la fréquence réelle est plus élevée car la plupart des mutations, n'affectant ni la forme, ni la couleur, ni le rendement, passent aisément inaperçues. Certaines, enfin, sont défavorables et la plante dispose de mécanismes destinés à les éliminer. Il en sera question plus loin, mais n'anticipons pas. Pour l'instant, je voudrais mentionner quatre autres mécanismes générateurs de diversité génétique. À la croissance méristématique s'ajoutent en effet le taux de mutation, la longévité, l'action mutagène des ultraviolets et l'effet des contraintes diverses que les plantes sont amenées à subir.

Bien que l'on sache peu de chose sur le taux moyen de mutation apparaissant en un point donné, il est intéressant de noter que chez la pomme de terre ou le maïs ce taux est respectivement de 10^{-6} et de 10^{-5} , alors que chez la drosophile il varie de 10^{-8} à 10^{-6} [165]. Toute généralisation est pour l'instant impossible; on peut simplement dire qu'un taux de mutation plus élevé chez les plantes que

211

Éloge de la plante

chez les animaux ne serait pas en contradiction avec les rares données actuelles.

La longévité est l'une des caractéristiques qui différencient les plantes des animaux. À l'exception de quelques formes spécialisées minoritaires au

niveau mondial — annuelles, bisannuelles —, les plantes n'ont pas de durée de vie définie, et beaucoup d'entre elles sont potentiellement immortelles.

Les animaux vivent, au maximum, quelques dizaines d'années, tandis que les arbres d'une durée de vie de plusieurs milliers d'années ne sont nullement exceptionnels. Toutefois, ce qui importe ici n'est pas la durée de vie en elle-même, c'est que la diversité génétique augmente avec la longévité. L'explication s'appuie sur le caractère indéfini du fonctionnement méristématique. Plus la durée de vie d'une plante augmente, dest-à-dire plus ses méristèmes fonctionnent longtemps, plus sera élevé le nombre des mitoses qui séparent l'œuf de départ des méristèmes édifiant les rameaux ultimes.

Les arbres, qui sont, dans l'ensemble, des organismes à très haute longévité, accumulent ainsi, à mesure que les années passent et que leur hauteur augmente, un nombre de plus en plus élevé de mutations somatiques [157, 166]. Les méristèmes du sommet d'un grand arbre sont donc des chimères génétiques de plus en plus riches. Faut-il parler de « fardeau génétique » comme le fait Klekowski [157] ? Les allèles mutants, s'ils deviennent de plus en plus nombreux dans un génome, risquent d'entraîner une baisse des performances de l'organisme ; le « fardeau génétique » est ainsi la mesure de la sélection qui s'exerce sur une population génétiquement variable. Cette définition, due à Crow et Kimura [167], convient mieux aux animaux qu'aux plantes. Haldane, l'auteur du concept, était zoologiste; ses idées ont été appliquées par Muller à l'être humain, pour qui ce fardeau était évidemment un lourd handicap. Plus récemment, Olivieri (communication personnelle) définit le fardeau génétique comme le prix à payer pour que les meilleurs génotypes se trouvent, à chaque génération, sélectionnés.

Ce serait céder au zoocentrisme que de parler de « fardeau génétique » à propos des plantes. Il me semble qu'il s'agit plutôt d'une réserve de variabilité dont la plante a besoin pour survivre dans un environnement fluctuant auquel elle ne peut échapper. Cette question sera discutée plus loin.

On sait que les rayons ultraviolets favorisent les mutations. La position apicale des méristèmes aériens, disposés préférentiellement dans

L' évolution

les parties les plus éclairées de la plante, les prédispose à subir l'action mutagène des UV. Faut-il voir là un caractère architectural permettant aux plantes d'accroître leur variabilité génétique ? On constate, en tout cas, que les animaux protègent leurs embryons alors que les plantes exposent leurs méristèmes à des rayonnements mutagènes.

Les canopées des forêts tropicales seraient directement concernées ; les rayonnements UV auraient, en effet, une particulière importance aux latitudes tropicales, là précisément où la flore est la plus diversifiée.

Mais les rayons UV ne sont qu'un exemple des multiples contraintes que les plantes, du fait qu'elles sont fixées, risquent d'avoir à subir. Les contraintes en question sont de nature variée [168] : il peut s'agir d'une nutrition déficiente, d'une piquûre d'insecte entraînant la formation d'une galle, de l'infestation par un virus, de [empoisonnement par des substances toxiques diverses, ou encore de la combinaison de génomes dissemblables dans une plante hybride et de la mise en culture des tissus. Concernant ces deux derniers « stress », quelques détails sont nécessaires.

LES CULTURES DE TISSUS

La culture de tissus animaux ou de cellules animales donne naissance à des « souches » stables, que l'on peut s'échanger d'un laboratoire à l'autre. Ces souches peuvent être cultivées indéfiniment et elles gardent leurs caractéristiques. Les plantes, là aussi, ont un comportement différent.

Il est très connu des praticiens que la mise en culture de tissus végétaux ou de cellules végétales a un effet profondément déstabilisant sur ces tissus ou ces cellules, et que cette déstabilisation se traduit par l'apparition de nombreuses variations, souvent difficiles à interpréter, mais dont beaucoup sont hérissables. Au début des cultures de tissus à finalité industrielle, à la fin des années 1950, l'énorme abondance de ces variations a été vue comme un handicap au clonage et à la propagation de bonnes variétés; actuellement, on la voit plutôt avec enthousiasme, comme une source de variants utiles [161, 168, 169].

Sur le plan génétique, l'important ici est cette absence de stabilité des cultures de tissus végétaux : « Les quelques cas étudiés en détail montrent que des changements hérissables apparus en culture peuvent

213

Éloge de la plante

E

Fig. 65. Hybridation interspécifique chez les plantes. À gauche, le petit dattier d'Afrique tropicale, *Phoenix reclinata*. À droite, le dattier des Canaries, *Phoenix canariensis*. Au centre, *Phybride reclinata x canariensis*, Sarasota, Floride, 1994. D. La feuille de *Philodendron goeldii*. E. La feuille de *Philodendron solimoesense*.

F. La feuille de l'hybride *goeldii x solimoesense* (Joep Moonen, Guyane française, communication personnelle).

L' évolution

concerner des caractères aussi bien qualitatifs que quantitatifs et qu'ils peuvent résulter de changements épigénétiques, de mutations sur des loci spécifiques, de réarrangements chromosomiques, ou encore de modifications génétiques mal définies » [169]. Cette question a des retombées pratiques : à Louvain, la collection mondiale de bananes installée sous forme de cultures de tissus, a perdu toute signification à cause de la diversification génétique due aux mutations somatiques (Nucé de Lamothe, communication personnelle, 2001).

LES HYBRIDATIONS ENTRE ESPÈCES DIFFÉRENTES

Dans ce domaine, les animaux sont peu doués puisque, chez eux, les croisements interspécifiques sont, en principe, exclus. Toutefois, quelques exceptions existent, quelques hybrides ont été obtenus en croisant des espèces différentes.

C'est le cas des hybrides truite >< saumon, ou ânesse >< cheval (= bardot), ou baudet >< jument (= mulet), dromadaire x lama, ou encore lion X tigresse. À l'exception du cas des poissons, aucun de ces croisements interspécifiques n'est facile ni fréquent; aucun ne se produit naturellement et, même dans les conditions de la captivité, il faut faire appel à des artifices divers car des animaux appartenant à des espèces différentes « ne se recherchent jamais spontanément » [170].

Dans tous les cas, y compris celui des poissons, les hybrides interspécifiques animaux sont peu aptes, peu fertiles ou même totalement stériles et leur survie dans le milieu naturel est hautement improbable.

Les plantes se distinguent profondément des animaux dans ce domaine; il est fréquent que des croisements soient possibles entre des plantes appartenant à deux espèces distinctes. La figure 65 montre une hybridation entre deux espèces de palmiers. Les platanes des villes du Midi résultent tous d'une hybridation entre deux espèces d'origines géographiques distinctes. L'une (*Platanus orientalis*) est un petit arbre poussant près des rivières et des points d'eau, de la Grèce à l'Afghanistan. L'autre (*Platanus occidentalis*) pousse le long du Mississippi et il est le plus grand arbre de l'Amérique du Nord. Lorsque le platane d'Orient et le platane d'Occident se sont trouvés

215

Éloge de la plante

regroupés dans un jardin botanique en Angleterre, probablement à Oxford, leur hybridation spontanée a donné naissance au platane à feuilles d'érable (*P. acerifolia*), un hybride interspécifique, d'emblée fertile et qui est devenu notre platane du Midi (André Vigouroux, communication personnelle).

Cet arbre bénéficie d'une « vigueur hybride » qui lui permet de supporter la sécheresse, l'excès d'eau, la pollution urbaine ou une maladie fatale à ses deux parents, l'anthracnose; c'est cette vigueur hybride qui permet au platane de résister à la tronçonneuse gloutonne des élagueurs, d'avaler des panneaux routiers ou de survivre si on l'arrose de mazout!

Même si la vigueur hybride n'atteint pas souvent des niveaux aussi spectaculaires, le cas du platane est généralisable à beaucoup de croi-

sements interspécifiques, ces derniers n'étant pas des événements rares dans la vie d'une plante. Soit, comme dans le cas du platane, ces croisements sont d'emblée fertiles, soit il est possible de les rendre fertiles par polyploïdisation (chapitre 6) et, dans les deux cas, on obtient une abondante descendance. Les agronomes et les horticulteurs sont d'ailleurs capables, à titre expérimental, de réaliser des hybrides entre genres différents, comme chez les conifères — *Cupressus* X *Chamaecyparis* = *Cupressocyparis* —, ou chez les céréales — *Triticum* X *Secale* = *Triticale* —, ou encore chez les orchidées — *Laelia* X *Cattleya* = *Laeliacattleya*. On objectera que les orchidées ont été exagérément divisées, en genres trop nombreux, très proches les uns des autres, ce qui explique la facilité des croisements intergénériques dans cette famille. Il y a du vrai; mais, dans le cas présent, cette objection ne tient pas puisque *Cattleya* a pu être croisée non seulement avec *Laelia*, mais aussi avec *Brassavola*, *Broughtonia*, *Diacrum* et *Epidendrum* : il est exclu que ces cinq entités puissent être confondues avec *Cattleya*.

Ces croisements interspécifiques ou intergénériques constituent, pour les génomes confrontés, une situation de stress qui favorise la diversification génétique. Les chromosomes subissent des translocations, des inversions, des déficiences, ils peuvent se fragmenter ou, au contraire, s'agréger en un nombre très réduit de mégachromosomes. Il arrive que l'un des génomes soit partiellement ou totalement éliminé ou que le génome hybride subisse des modifications qui se traduisent par l'apparition de tumeurs. Si puissante est l'influence du stress dû à la combinaison de génomes dissemblables qu'il est « indubitable que de nouvelles espèces peuvent apparaître brutalement, suite à l'hybridation accidentelle entre deux espèces appartenant à

Fig. 66. Différences génétiques intraplantes : le cas des plantes aquatiques. A. Chez la petite douve (*Ranunculus flammula*, Renonculaceae), un gène contrôlant le développement foliaire se trouve sous deux formes allèles

distinctes, l'une dans les parties submergées à feuilles filiformes, l'autre dans les parties aériennes à feuilles larges [173]. La petite douve, avec ses deux formes foliaires, représente un cas habituel chez les plantes aquatiques. Des situations comparables se rencontrent chez B, Cabomba (Cabombaceae), et C, Utricularia (Utriculariaceae). D. La sagittaire (Sagittaria sagittifolia, Alismataceae) a trois sortes de feuilles : des feuilles aquatiques rubanées, des feuilles flottantes en forme de cœur et des feuilles aériennes en pointe de flèche (Aline Raynal, communication personnelle).

Éloge de la plante

des genres différents » [168]. Nous sommes bien en face d'un mécanisme générateur de diversité génétique.

Enfin, bien qu'il ne s'agisse pas à proprement parler de la présence d'un mécanisme mais plutôt de son absence, je rappelle que les plantes ne disposent pas d'un véritable système immunitaire. Contrairement à ce qui se passe chez les animaux, des insectes aux vertébrés, aucun mécanisme visant à éliminer les cellules présentant des modifications du génome n'existe chez les plantes, ce qui est favorable au maintien de la diversité génétique au sein d'une même plante.

Après avoir passé en revue les « générateurs de la diversité génétique » — pour reprendre l'expression de Walbot et Cullis [143] —, il faut maintenant se poser la question de leur impact ou, en d'autres termes, mesurer les différences génétiques qui existent au sein d'une même plante.

Cette mesure est, malheureusement, trop rarement pratiquée de façon directe; toutefois, les quelques données dont nous disposons autorisent à penser qu'entre les diverses parties d'une même plante peuvent exister d'importantes différences en ce qui concerne le génome.

LA DIVERSITÉ GÉNÉTIQUE AU SEIN DE LA PLANTE

Ces différences peuvent se situer au niveau chromosomique — où elles sont parfois d'une ampleur étonnante. Chez un pourpier nord-américain, *Claytonia virginica*, une herbe connue localement sous le nom de « beauté du printemps », le nombre chromosomique varie, au sein d'une même plante, entre 12 et près de 200 [171, 172].

Les différences génétiques intraplantes peuvent aussi se situer au niveau allélique. La petite douve (*Ranunculus flammula*) est un bouton—d'or commun en Europe dans les endroits humides; ses feuilles aériennes sont entières, tandis que ses feuilles submergées sont réduites à leurs nervures (figure 66). On a montré qu'un gène contrôlant le développement du limbe se trouvait sous deux formes allèles distinctes entre la partie submergée et la partie aérienne [173].

Les difficultés pratiques d'échantillonnage font que la mesure de la diversité génétique intraplante est très rarement conduite sur des arbres. De ce fait, le travail de Thomson et al . [174] prend une impor-

218

L' évaluation

tance particulière et je voudrais en faire une lecture critique relativement détaillée.

Ce travail concerne des figuiers étrangleurs et un rappel s'impose, au préalable, sur ces arbres qui comptent parmi les plus étranges des flores tropicales. Un oiseau amateur de figes dépose, parmi ses excréments, les graines du figuier étrangleur dans la fourche d'une branche d'arbre. La

graine germe et, en même temps qu'il fait croître vers le haut ses tiges feuillées, le jeune figuier envoie vers le bas des racines qui atteignent le sol, s'accroissent en diamètre, se soudent les unes aux autres et forment un réseau ligneux qui enserre le tronc de l'arbre support. Ce dernier, ne pouvant plus grossir, meurt et disparaît. Le figuier passe alors du statut d'hémi-épiphyte étrangleur à celui d'arbre érigé, porté par un étrange tronc réticulé et creux, qui garde longtemps la marque du support lorsque ce dernier a disparu (figure 67).

Thomson et ses collaborateurs recherchent une éventuelle variabilité génétique intra-arbre chez les figuiers étrangleurs de l'île de Barro Colorado, au Panama; ils choisissent « de très gros arbres, dont de nombreuses branches sont accessibles par bateau ». S'agissant d'arbres qui poussent sur des berges et qui s'inclinent en direction du plan d'eau, le lac Gatun en l'occurrence, on peut considérer que cette investigation génétique porte, en fait, sur une canopée.

Sur chacune des grosses branches du figuier Thomson et son équipe prélèvent une jeune feuille, la dessèchent et la conservent au froid. Ultérieurement, les feuilles seront l'objet d'une électrophorèse permettant de tester la variabilité éventuelle de 18 systèmes enzymatiques. 14 arbres, répartis en 6 espèces — *Ficus citrifolia*, *F. colubrinii*, *F. costaricana*, *F. obtusifolia*, *F. perforata* et *F. cf. trigonata* — sont ainsi testés en ce qui concerne leur éventuelle hétérogénéité génétique. Les résultats sont spectaculaires car, à l'exception d'un unique exemplaire de *Ficus citrifolia*, dans lequel un seul génotype a été trouvé, les autres arbres, au nombre de 13, se sont tous révélés des « mosaïques de plusieurs génotypes ». Les 6 espèces, y compris *Ficus citrifolia*, ont montré l'existence de différences alléliques entre les branches d'un même arbre, et, collectivement, les 13 figuiers pour lesquels le test a été positif contiennent au minimum 45 génotypes différents. 45 génotypes pour 13 arbres!

Tout aussi surprenante que ce résultat en lui-même est l'interprétation qu'en donnent les auteurs : les gros arbres étudiés proviennent, disent-ils, de la fusion précoce de plusieurs petits arbres.

Fig. 67. Un figuier étrangleur (*Ficus nymphaezifolia* P. Miller, Guyanefiançaise). À gauche : ayant germé à 18 m de hauteur, dans la fourche d'un arbre support, le jeune figuier envoie vers le sol une racine pivot. Au centre : la cime du figuier dépasse celle de l'arbre support, qui est en train de mourir. Le réseau racinaire du figuier entoure son tronc, empêchant son accroissement en diamètre.

A droite : l'arbre support est mort et le figuier est devenu un grand arbre autoportant (Juliana Prosperi, communication personnelle). Ses racines superficielles (flèches) atteignent 130 m de longueur (Claire Atger, communication personnelle).

L'évolution

L'hypothèse des mutations somatiques est brièvement envisagée et les auteurs admettent que « ces mutations ont pu contribuer à la diversité génétique observée », mais cette dernière leur paraît trop ample — jusqu'à quatre loci sont impliqués — pour que cette hypothèse mutationnelle soit suffisante.

Connaissant la facilité avec laquelle se soudent les racines des figuiers étrangleurs, ils préfèrent privilégier l'hypothèse de la fusion entre des arbres distincts. Cherchant à vérifier leur manière de voir, ils suivent, à l'aide de liquides colorés, les connexions anatomiques entre les tiges et les racines des gros figuiers et ils pensent trouver un argument décisif en faveur de l'hypothèse de la fusion dans le fait que chaque grosse racine a une connexion vasculaire privilégiée avec une seule grosse branche : cela,

pensent-ils, démontrerait le très faible niveau d'intégration physiologique de l'arbre composite, et donc la réalité de la fusion qui lui a donné naissance.

LES FIGUIERS ÉTRANGLEURS DU LAC GATUN

Si les résultats de Thomson et al. dans le domaine génétique me paraissent passionnants et extrêmement novateurs, je ne pense pas, par contre, que l'hypothèse de la fusion soit réellement fondée. Bien entendu, il n'est pas très prudent de ma part de prendre parti au sujet d'arbres que je n'ai pas vus ; toutefois, si je ne connais pas les figuiers du lac Gatun, j'ai observé beaucoup de figuiers étrangleurs dans diverses régions du monde, et l'architecture des arbres tropicaux est l'une de mes spécialités scientifiques. Sur cette base, je prends la liberté de formuler quelques critiques concernant l'interprétation que donnent Thomson et al. de l'« arbre à plusieurs génotypes ».

Il est notoire que les racines des figuiers étrangleurs se soudent avec facilité ; mais ces fusions se produisent plutôt entre les racines d'un même figuier qu'entre celles d'« individus » différents.

La fusion entre arbres différents de la même espèce — ce qu'en terme technique on appelle une allogrefle — est-elle possible chez les figuiers ? Certains l'ont observée [175] mais ne semblent pas la considérer comme fréquente. Je ne l'ai, pour ma part, jamais observée ; mais il me semble que l'allogrefle doit être possible chez *Ficus* comme elle l'est chez plusieurs arbres tropicaux. Toutefois, par

Fig. 68. Hétérogénéité génétique intra-arbre. Dans la cime d'un arbre émergent (saint—Martin jaune, *Hymenolobium flavum*, légumineuse), une luge suspendue sous un dirigeable à air chaud collecte des échantillons destinés à Panalyse du génome (opération du Radeau des cimes”), Paracou, Guyane française, novembre 1996, [177]).

222

L'évolution

comparaison avec ce que l'on sait des arbres tropicaux en général, l'allogreffe de *Ficus* doit être rare, voire exceptionnelle. À mon avis, il est invraisemblable qu'elle puisse concerner, dans un même secteur de l'isthme de Panama, six espèces sur six et treize arbres sur quatorze.

Quant à la faible intégration physiologique entre les branches mâtresses de l'arbre composite, elle est réelle et attestée par de nombreux travaux récents [176] ; mais elle ne constitue pas une preuve en faveur de Fallogreffe, elle traduit seulement la nature coloniale de l'arbre réitéré (chapitre 2).

Les superbes résultats des mesures de diversité génétique intra-arbre effectuées par Thomson et al. me paraissent pouvoir être mieux interprétés par l'hypothèse des mutations somatiques que par celle des allogreffes. À mon avis, et sous réserve d'une réévaluation complète des données du problème, les choses se sont passées de la façon suivante : un animal ou un être humain ayant un génome unique, et l'approche animale et humaine étant dominante en biologie, les investigateurs ont considéré qu'un arbre devait avoir, lui aussi, nécessairement, un génome unique. Si un grand arbre, « pris en défaut », se révèle posséder plusieurs génomes, on

l'interprète comme résultat de la soudure précoce de plusieurs jeunes arbres. Bien entendu, cette attitude procrustéenne fait bon marché des résultats obtenus sur la fluidité du génome des plantes, à la suite de Barbara McClintock, par de nombreux scientifiques dont les travaux ont été rappelés ci-dessus; et les interprétations de Thomson et al. resteront pour moi comme un exemple du handicap qu'exerce le zoocentrisme sur notre compréhension des plantes.

En 1996, lors d'une mission d'exploration de la canopée en Guyane française, ma collègue Darlyne Murawski et moi-même avons procédé à une expérience visant à mesurer directement la diversité génétique dans la couronne d'un même arbre.

Les arbres choisis étaient deux grandes légumineuses, un acacia franc (*Enterolobium schomburgkii*) et un saint-Martin jaune (*Hymenolobium flavum*). Ce dernier, de plus de 50 mètres de hauteur, est certainement l'un des plus grands arbres de la forêt côtière de Guyane, et c'est de lui qu'il sera principalement question ici. La luge des cimes portée par son dirigeable nous a permis de faire le tour du vieux géant en prélevant des rameaux feuillés aux extrémités de chacune des branches maîtresses ; pendant ce temps, depuis la nacelle du dirigeable, Darlyne dressait un plan de l'énorme cime, afin de posi-

223

Éloge de la plante

tionner chacun de nos échantillons (figure 68). L'analyse du génome a ensuite été réalisée par Darlyne à l'herbier universitaire de Harvard.

L'acide nucléique est extrait des échantillons et purifié. Ses fragments sont ensuite marqués afin qu'ils deviennent identifiables, puis amplifiés grâce à

une polymérase ; enfin, les fragments amplifiés sont rangés par ordre de dimensions à l'aide d'une électrophorèse et rendus visibles par des UV. Cette même méthode permet de comparer les génomes des différentes branches d'un grand arbre, et le résultat est net: notre saint-Martin jaune contient plusieurs génomes sensiblement différents, qui ne sont pas distribués au hasard dans la cime mais caractérisent plutôt de grands secteurs de cette cime, sous la forme de groupes de branches maîtresses.

L'acacia franc ayant conduit à un résultat identique, Darlyne Murawski et moi pensons que la variabilité génétique au sein d'un arbre est une réalité établie [177] ; mais de nombreuses observations seront encore nécessaires pour obtenir une cartographie précise des génomes au sein d'une même cime.

Tout cela confirme la conception qu'avait Slatkin du génome des plantes : « Des organismes qui ne séquestrent pas leurs cellules germinales à un stade précoce de leur développement, et qui ont des appareils reproducteurs multiples, ont la possibilité d'avoir des variations génétiques entre les diverses parties du même individu, grâce à l'accumulation de mutations somatiques au cours du développement » [92].

Si l'on fait la somme de tous les mécanismes générateurs de diversité génétique à l'œuvre chez les plantes, la croissance méristématique indéfinie, un taux de mutation qui serait supérieur à ce qu'il est chez les animaux, une longévité généralement très élevée, l'action mutagène des UV et de diverses autres contraintes imposées par l'environnement, on peut se demander ce qui persiste du génome initial, celui de la cellule-œuf, à la fin de la vie d'un grand arbre.

Je crois qu'aucun scientifique, pour l'instant, n'est capable de donner à cette question difficile une réponse fondée. Deux remarques seulement :

— Plasticité serait un mot trop faible, s'agissant du génome des plantes. Walbot et Cullis [156] suggèrent le terme fluidité.

— Même s'il est probable que le génome d'un arbre change beaucoup au cours de sa vie, il est certain que l'arbre reste lui-même — et cela traduit une différence essentielle entre les plantes et les animaux.

Comment fait une plante pour rester elle-même au cours du temps,

224

L'évolution

alors que son génome se modifie et se diversifie sans cesse ? Il paraît utile de rapprocher cette question d'une hypothèse qui semble actuellement gagner du terrain parmi les biologistes [78, 113, 114, 115, 178, 179, 180], selon laquelle l'établissement de la forme d'une plante ne ferait pas appel aux gènes ; ces derniers contrôleraient la constitution chimique de la plante, mais pas sa forme. Le développement de la plante serait ainsi un phénomène autocatalytique [178], fondamentalement différent du développement animal [179]. L'établissement précoce, dans l'embryon, d'un patron spécifique de forme et de croissance — à déterminisme génétique — se prolongerait en un développement prenant pour guide ce qui a été édifié précédemment. Ce patron initial deviendrait alors l'unique référence morphogénétique et la croissance ne ferait plus appel aux gènes dans ce domaine. Pour Lintilhac [179], « shape begets shape », la forme engendre la forme. Tout se passerait comme si la forme d'une plante était porteuse d'une quantité d'information suffisante pour se substituer au génome. Ce ne sont là que des pistes pour la réflexion : il est impossible, pour l'instant, de dresser un tableau cohérent à partir d'éléments trop disparates — mais c'est en tout cas une affaire à suivre.

Si la plante ne disposait que de mécanismes générateurs de diversité génétique, sa reproduction cesserait d'être conforme, mais on voit bien qu'il n'en est rien : un chêne produit des glands d'où sortent des chênes. C'est que la plante possède aussi des mécanismes qui limitent la plasticité du génome.

Il s'agit de véritables mécanismes de tri, dont la présence est rendue nécessaire par le fait que certaines modifications du génome sont

défavorables à la croissance et capables de nuire aux performances de la plante ou même à sa survie.

DES MÉCANISMES DE TRI

Un exemple de mutation qui défavorisé la lignée cellulaire concernée est celle qui limite la synthèse de la chlorophylle. Dans la mesure où les cellules mutantes ne sont pas trop gravement handicapées, grâce à l'alimentation qui leur est fournie par les cellules voisines pratiquant une photosynthèse normale, on obtient une chimère génétique visible, d'ailleurs recherchée par les horticulteurs pour son aspect décoratif. La figure 69A montre une plante « panachée » où se

225

Éloge de la plante

Fig. 69. Le tri des mutations. A. Un houx panaché. En blanc, les parties de la cime qui sont dépourvues de chlorophylle. En pointillé clair, la partie panachée. En pointillé sombre, un rejet basal normalement pourvu en chlorophylle. B. Uapcct des feuilles de la partie panachées. C. Un arbre monopodial. D. Une tige feuillée por-

tant des bourgeons latéraux. E. Un arbre à tronc sympodial. Explications dans le texte [157].

L' évolution

juxtaposent des tissus normalement chlorophylliens et des tissus blancs, dont les cellules n'ont pas de chloroplastes. Tout le monde a pu voir ces plantes « panachées », qui sont en vente dans les super- marchés, au rayon des plantes ornementales z *Ficus benjamina*, san- sevière, lierre, pervenche, *Difienbachia*, fusain du Japon, etc.

Il est compréhensible, puisque, à volume égal, elle dispose d'une quantité moindre de chlorophylle, qu'une plante « panachée » soit moins vigoureuse qu'une plante « normale ». En outre, puisqu'il s'agit d'une chimère, la plante « panachée » est susceptible d'émettre des bourgeons « normaux » qui vont donner des branches « nor- males », par conséquent plus vigoureuses.

Tous ceux qui ont l'expérience des plantes « panachées » savent qu'il est nécessaire de détruire soigneusement toute branche « nor- male » qui s'y développe, faute de quoi elle prend rapidement le des- sus, la mutation est éliminée et la plante perd son caractère ornemental.

Il apparaît ainsi que la ramification peut être un moyen, pour une plante, de se débarrasser de mutations défavorables. Cette idée a été développée par Klekowski [157, 163, 181], qui s'est appuyé sur une vision originale de la plante au cours du temps. Soit le petit arbre de la figure 69C; on le qualifie de nwnopodial parce que c'est le même méristème qui édifie son tronc de bas en haut; ses branches basses sont — on me pardonnera cette formulation paradoxale — à la fois plus vieilles et plus jeunes que ses branches hautes. Elles sont plus vieilles en temps réel parce qu'elles sont apparues à une époque où les actuelles branches hautes n'existaient pas encore; mais elles sont biologiquement plus jeunes, leurs méristèmes étant séparés de l'œuf par un nombre de mitoses inférieur à celui qui sépare cet œuf du méristème des branches hautes.

Une mutation somatique défavorable, apparue tardivement dans le méristème qui édifie le tronc d'un arbre monopodial, peut donc être présente dans les branches hautes mais absente des branches basses, chronologiquement plus vieilles mais biologiquement plus jeunes. Cette idée s'applique à une tige feuillée portant des bourgeons latéraux (figure 69D). Les bourgeons bas seraient susceptibles de contenir moins de mutations somatiques que ceux d'en haut et, s'il s'agit de mutations défavorables, ils seraient donc capables de meilleures performances.

On connaît aussi des arbres — qualifiés de sympodiaux — dont le tronc s'édifie grâce à la collaboration de plusieurs méristèmes successifs, dont chacun prend le relais du précédent. Les ramifications retardées

227

Fig. 70. Génétique et réitération. A à C. La croissance d'un grand arbre fait appel au mécanisme de la réitération. *Shorea stenoptera*, Dipterocarpaceae d'Asie, illustre cette règle [229]. D. Un réitérat, plus jeune que l'axe qui le porte, est à comparer à la jeune plante (A). La réitération concerne aussi les systèmes racinaires. Les réitérats, figurés en noir, apparaissent au centre des systèmes racinaires de *Laetia procera*, F lauraceae (E), et de *Cecropia obtusa*, Moraceae (F) [140].

L'évolution

qui permettent la croissance du tronc chez des arbres sympodiaux comme le cacaoyer, le pulai ou le balsa (figure 69E) auraient donc pour effet, sinon pour fonction, d'éliminer les mutations défavorables accumulées par le méristème apical de l'axe porteur [163].

Il semble intéressant d'étendre cette idée au mécanisme de la réitération. La figure 70 montre un grand arbre dont la cime a produit des réitérats. Si on les compare aux rameaux ultimes qui constituent la cime, on constate que ces réitérats sont à la fois chronologiquement et biologiquement plus jeunes; cela leur permet vraisemblablement de jouer un rôle dans l'élimination des mutations défavorables, donc dans le rajeunissement global de la structure de l'arbre, mais il ne s'agit que d'une hypothèse qu'aucun critère génétique direct ne vient, pour l'instant, appuyer.

La détection de critères morphologiques ou biochimiques de la juvénilité est l'une des voies de recherche en agronomie des végétaux ligneux [182]. Ces critères existent, mais il est prématuré de tenter une synthèse à ce sujet. Pourtant, un fait se dégage de ce qui précède concernant l'éventualité de la compétition entre organes. Un animal est un organisme intégré, fait d'un ensemble de systèmes interdépendants entre lesquels la compétition est, bien entendu, exclue sous peine d'échec, comme le montre Jean de La Fontaine avec Les Membres et l'Estomac. La situation est complètement différente chez une plante, organisme à caractère répétitif, peu intégré, dont les diverses parties peuvent entrer en compétition entre elles.

Cette compétition au sein même de l'organisme n'est pas un événement rare, mais un fait normal de la vie des plantes; réduite lorsque les conditions — chaleur, lumière, humidité, fertilité du sol, espace et environnement biotique — sont optimales, elle se trouve accentuée par des difficultés telles que la sécheresse, le froid, etc. Un aspect intéressant de cette compétition intraplante, c'est que l'action des prédateurs contribue à la rendre plus sévère.

L'ACTION DES PRÉDATEURS

Les spécialistes de l'évolution accordent une grande importance à la compétition entre organismes — l'un des moteurs du darwinisme — mais oublient souvent la compétition entre les différentes parties d'un même organisme. Cette judicieuse observation de Klekowski [157]

Éloge de la plante

m'incite à discuter ici de cette compétition intraplante, en relation avec l'action des prédateurs.

La plasticité génétique se traduit par la coexistence, au sein d'une plante, de parties ou de secteurs — feuilles, rameaux feuillés, réitérats, branches maîtresses — ayant des génomes plus ou moins profondément différents. D'après Gill [161], qui en trouve la preuve dans l'action des prédateurs, un grand nombre de plantes serait à considérer comme des colonies de secteurs aux génomes distincts.

Gill et Halverston [183] observent l'attaque de pucerons (*Hamamelidis*) sur le noisetier des sorcières (*Hamamelis virginiana*) : ils observent, dans un même noisetier, des taux d'attaque qui varient, selon les rameaux, de 1 à 58. L'hiver, le noisetier des sorcières perd ses feuilles et les pucerons le quittent pour aller s'installer sur leur hôte alternatif, le bouleau noir (*Betula nigra*). Au retour de la bonne saison, les pucerons délaissent le bouleau pour se nourrir aux dépens du noisetier sur lequel on retrouve la même variation des taux d'attaque que l'année précédente, et sur les mêmes rameaux ; chaque année les pucerons respectent la même distribution des taux d'attaque.

Ce résultat est conforme à l'idée d'une hétérogénéité génétique du noisetier des sorcières mais, au-delà, il montre la valeur adaptative d'une telle hétérogénéité. Les prédateurs s'attaquent aux parties de la plante qui sont porteuses de mutations « sensibles », ce qui favorise les parties « résistantes » et, à terme, il est vraisemblable que la plante va devenir entièrement résistante en se débanassant de la mutation « sensible ». C'est à comparer à l'élimination de la mutation « sans chlorophylle » par une plante « panachée

» qui redevient une plante verte normale; mais ici les prédateurs jouent un rôle actif dans la compétition intraplante, et ils deviennent les agents de leur propre éviction.

Cette stratégie peut-elle, à plus long terme, garantir la protection de la plante contre des insectes prédateurs ? Ces derniers se reproduisent sexuellement selon un rythme annuel, alors que la plante reste en place pendant des dizaines, voire des centaines d'années. L'insecte ne va-t-il pas évoluer plus vite que la plante, tourner ses défenses et, finalement, la détruire ? Comment fait un arbre comme le séquoia, qui peut vivre plusieurs milliers d'années, pour résister à des pathogènes et des herbivores qui ont plusieurs générations par an ? Pour Whitham et Slobodchikoff [165], la réponse réside là encore dans les mutations somatiques; leur rythme d'apparition dans les méristèmes suffirait pour maintenir à tout moment, entre les parties de la

230

L' évolution

plante, une diversité génétique et biochimique qui dissuade les prédateurs. À l'évolution de l'insecte, qui s'opère par voie sexuelle, s'opposerait donc la plasticité génétique de la plante, qui ne fait appel qu'aux mécanismes de la croissance végétative; ces deux formes d'évolution, « transgénérationnelle » et « intra—organisme », seraient aussi rapides l'une que l'autre [16], [184], garantissant ainsi la survie des partenaires.

À ce point de la discussion, il faut prendre en compte la sexualité des plantes et la regarder d'un œil neuf. Même si ce point de vue est paradoxal, au regard de ce que l'on sait d'une sexualité qui nous est plus familière, celle de l'animal ou la nôtre, je voudrais défendre l'idée que la sexualité a sa place, avec la compétition entre organes, la réitération ou l'action des

prédateurs, parmi les mécanismes qui limitent la plasticité du génome des plantes.

QUE SIGNIFIE LA SEXUALITÉ DES PLANTES?

Cela fait longtemps qu'on le sait de façon empirique : la sexualité des plantes et celle des animaux ne se ressemblent pas.

Carl von Linné, dans son *Œconomia naturae*, découvrant la sexualité des plantes, disait déjà en 1749: «Les organes génitaux des plantes sont exposés aux yeux de tous dans le règne végétal, alors que ces mêmes organes, considérés comme presque honteux dans le règne animal, sont presque toujours cachés parla nature. »

Sur le mode cocasse, Oraison [dans 185] va plus loin encore : « Il n'y a pas de fête, de célébration, de circonstance solennelle sans la présence de fleurs [...]. Un merci, un hommage, un adieu, des excuses, une arrivée, tout est transformé par les orchidées des milliardaires ou les quelques violettes des pauvres gens [. . .]. Or les fleurs sont les organes sexuels des végétaux. Il ne viendrait à personne l'idée d'envoyer, afin de manifester sa gratitude pour un service rendu, le sexe d'un taureau ou la vulve d'une chatte. »

Chose étrange, ces différences empiriques auraient une base objective; même en abandonnant le mode plaisant, la sexualité des plantes n'a sans doute pas la même signification biologique que celle des animaux. Chez l'animal, la rigoureuse préservation du génome et l'isolement du germen (figure 71) garantissent non seulement que les

gamètes sont viables, mais qu'ils seront capables, après fécondation, de donner naissance à un organisme viable ; toutefois, si une mutation défavorable prend place dans la lignée germinale, les gamètes qui la portent peuvent être éliminés avant la fécondation, ou bien l'embryon peut mourir. Une mutation dans la lignée germinale peut aussi être

Fig. 71. Soma et germen. A. schématiquement, Lamarck et Darwin voyaient ainsi les relations entre le germen (G) et le soma (S), qu'il s'agisse de plantes ou d'animaux. B. Weismann, en 1892, montre que, dans le cas de l'animal, seul le germen est doué de continuité, le soma étant condamné à disparaître [141]. C. Léo Buss (1983) modifie le schéma de Weismann. La mutation somatique (ms) donne naissance à des variations qui peuvent, dans le cas des êtres vivants fixés, être incorporées au germen [142].

232

L' évolution

bénéfique ; dans ce cas, les gamètes concernés participent à la fécondation, la nouveauté génétique est transmise à la descendance, sélectionnée par l'environnement et utilisée par l'évolution. Nous sommes là devant l'un des mécanismes classiques du darwinisme.

Chez la plante, la situation est profondément différente. Elle n'a pas de lignée germinale, isolée d'une lignée somatique (figure 71).

- Toute cellule d'un méristème aérien peut participer, par sa descendance, à la constitution de l'un des nombreux germes transitoires que la plante, en phase sexuelle, ne cesse de mettre en place au centre des sporanges, des

anthères ou des ovules. Toute mutation somatique non mortelle est donc susceptible d'être intégrée au germen.

— Le fait que toute mutation viable puisse devenir héritable a pour conséquence que les germens d'une plante vont pouvoir contenir beaucoup plus de nouveautés héritables que le germe unique d'un animal [142]. Cette fluidité génomique, caractéristique des plantes, est un aspect de leur adaptabilité face aux vicissitudes d'un environnement auquel elles ne peuvent se soustraire [156].

— Mais la haute diversité génétique des cellules germinales des plantes a une contrepartie : ces cellules au génome fluctuant n'ont jamais fait la preuve de leur aptitude à édifier un organisme viable, et elles devront donc être soumises à un tri. C'est la raison pour laquelle la sexualité des plantes a sa place parmi les mécanismes dont la fonction est d'éliminer les mutations somatiques défavorables.

J'emprunte à Virginia Walbot [144] l'idée extrêmement intéressante selon laquelle le gamétophyte, caractéristique des plantes, aurait pour rôle de tester l'aptitude des cellules germinales à construire un organisme viable. Les phénomènes de récessivité de certains allèles mutants empêchent que ce test s'effectue sur les cellules diploïdes, faute de quoi des mutations défavorables risqueraient de passer d'une génération à la suivante. Aussi le test ne se fait-il ni avant la méiose, ni après la fécondation, mais entre les deux, sur des spores haploïdes. L'état haploïde étant un révélateur impitoyable, les spores contenant des allèles délétères sont éliminées, et seules les spores sélectionnées vont pouvoir produire des gamétophytes; ces derniers, dont les génomes ont été ainsi « calibrés » par le mécanisme de la sexualité, fournissent à leur tour les gamètes de la plante, et le cycle est bouclé.

Bien qu'il reste plusieurs points à préciser, concernant cette procédure de tri que la sexualité opérerait sur le génome des plantes, l'hypothèse de Walbot a le mérite d'être la seule qui ait jamais été

Éloge de la plante

formulée pour tenter de percer à jour la fonction du gamétophyte, et elle est admise par un nombre croissant de biologistes [186, 187].

Arrivés à ce point, et constatant que les plantes favorisent une diversité génomique que les animaux refusent, il convient de se demander pourquoi il en est ainsi. Face à la rigoureuse préservation du génome animal, pourquoi le génome végétal est-il fluide ?

À QUOI SERT LA DIVERSITÉ GÉNÉTIQUE DANS UNE MÊME PLANTE?

L'animal a une organisation et un comportement qui le protègent, dans une large mesure, des agressions de l'environnement. Tirant parti de l'hétérogénéité de cet environnement, il y recherche activement les conditions qui lui conviennent. La plasticité des comportements permet à l'individu animal de maintenir son intégrité, sans devoir se modifier lui-même.

La plante répond à une autre logique : parce qu'elle est fixée dans un site qu'elle n'a pas choisi et dont elle est incapable de se sauver si les conditions deviennent défavorables, elle doit se contenter d'élaborer sa structure en fonction des opportunités offertes par le milieu.

Mais ce dernier change sans cesse, et il s'agit de changements complexes où les alternances jour-nuit et hiver-été viennent se superposer à d'éventuelles modifications climatiques à long terme; du fait de sa longévité indéfinie, la plante risque ainsi d'être victime d'accidents climatiques — sécheresse, feu, inondation, gel, foudre — ou d'attaques

biologiques — parasites, prédateurs, pathogènes, com- pétiteurs — car sa structure est vaste, impossible à cacher, alléchante et très vulnérable.

Tout nu et tremblant, le grand chêne qui est devant ma fenêtre reste dehors pendant les nuits d'hiver, abandonné aux grands vents de mer et à leurs bourrasques de pluie glacée, tandis que dans mon logis lumineux, sec et bien chauffé, j'ai le loisir de réfléchir à cet étonnant contraste. Ce faisant, il me semble que nous ne faisons, ce chêne et moi, que traduire les évolutions opposées des plantes et des animaux. Ceux-ci se libèrent, celles-là subissent et s'adaptent.

C'est dans ce contraste qu'il faut chercher la signification de la diversité génétique intraplante. Parce que les mutations somatiques permettent de s'adapter rapidement aux changements écologiques

234

L' évolution

[165], cette diversité est donc, en premier lieu, une stratégie d'adaptation à un environnement fluctuant [143]. Certaines plantes, parmi les plus grandes, peuvent vivre dans plusieurs environnements en même temps. Une liane de forêt tropicale, par exemple, peut émettre des stolons à croissance rapide dans le sous-bois, tandis qu'elle s'étale en plein soleil à la cime des arbres. Pour concrétiser ce rôle de la diversité génétique intraplante, je prendrai une image qui paraîtra inattendue, celle du système immunitaire des vertébrés.

Tout vertébré, être humain compris, a dans son organisation corporelle, sans que cela remette en cause ni l'homogénéité spatiale ni la stabilité temporelle de son génome, une catégorie cellulaire qui non seulement tolère les

mutations somatiques, mais en bénéficie : je veux parler des lymphocytes B, jadis appelés « globules blancs ».

LE SYSTÈME IMMUNITAIRE DES VERTÉBRÉS

Les animaux à vertèbres disposent d'un système immunitaire dont la fonction est de concourir au maintien de l'intégrité de l'individu en empêchant soit la pénétration ou la persistance dans l'organisme de tout élément étranger, soit le développement de tumeurs [188].

Le fonctionnement de ce système immunitaire, confronté de façon aléatoire à des agresseurs (antigènes) dont le nombre, énorme, est estimé à 10⁹, est comparable à celui d'une plante, qui se trouve elle aussi confrontée à des agressions écologiques — physiques et biologiques — aléatoires dont le nombre est incalculable.

Concrètement, le corps étranger (antigène) qui s'attaque à mon intégrité individuelle peut être le clou sur lequel je marche, l'épine de mon rosier ou le virus de la grippe généreusement distribué par mon voisin dans le métro. Ce sont là des agresseurs « de routine », que mon organisme connaît bien; mais des agresseurs totalement inconnus de mes défenses immunitaires peuvent, hélas, entrer en scène, une dose de venin injecté par un cône du récif de corail lors de vacances aux Maldives ou une cellule maligne qui m'investit le poumon à la suite d'années de regrettable tabagie et s'y multiplie avec une vigueur digne d'une meilleure cause.

Quelle que soit sa nature, l'antigène émet un signal spécifique qui parvient aux cellules de la moelle osseuse; ces dernières se changent

Éloge de la plante

alors en lymphocytes B, porteurs de la réponse immunitaire correcte, sous la forme d'une couche superficielle d'immunoglobulines spécifiques (anticorps) capables de neutraliser l'antigène, même si ce dernier, intervenant pour la première fois, n'a pu être « reconnu ».

Ainsi équipés, les lymphocytes B passent de la moelle osseuse dans le sang, traversent la paroi des vaisseaux et apportent, sur le site même de l'agression, la réponse immunitaire adaptée, celle qui leur permet d'anéantir l'antigène, en se collant dessus avec des liaisons faibles mais nombreuses, un peu comme du Velcro.

La question qui se pose est évidemment celle de la spécificité immunitaire. Comment font ces lymphocytes B pour synthétiser avec précision sous la forme de molécules d'un anticorps spécifique la réponse exacte qu'exige le signal antigène, même si ce dernier est inconnu puisque émis par un agresseur inconnu ?

Pour se faire une idée de la performance que cela représente, imaginons une entreprise industrielle dont le cahier des charges, véritablement draconien, lui impose de fabriquer une gamme de 109 produits, dont beaucoup pour lesquels elle ne possède pas d'échantillon interne; cette production doit être abondante, très rapide — quelques jours, pas plus — et livrée presque immédiatement en n'importe quel point du territoire, avec le minimum de stocks ou d'inventaires. Dans le même temps, et sans aide externe, l'entreprise doit dépister les défauts de sa propre machinerie et les éliminer rapidement sous peine de voir ces défauts se généraliser et détruire l'ensemble du matériel et des infrastructures. Ne tolérant que la perfection, ce cahier des charges impose à toutes les opérations une norme simple : zéro défaut [188] !

Susumu Tonegawa, du Centre de recherche sur le cancer au MIT, montre [189] comment les lymphocytes B s'y prennent pour satisfaire à cet écrasant cahier des charges ; excusez-moi, ça va être un peu technique, et pourtant, par rapport à ce que l'on sait de la réalité, la suite ne donnera de

l'immunologie qu'une image simplifiée, au point qu'aux spécialistes elle paraîtra fruste.

Nos chromosomes 2 et 14 — on se souvient qu'il y en a 46 chez l'être humain — portent des gènes qui vont servir de patron, au sens que donne à ce terme le couturier, pour la synthèse des immunoglobulines (anticorps); ces gènes, au nombre de 193, sont dispersés sur les chromosomes des cellules banales, mais ils vont se rapprocher au cours de la maturation des lymphocytes, se grouper de façon aléatoire, pour finalement être traduits sous forme des 4 chaînes pro-

236

Uévolution

téiques qui constituent la molécule d'immunoglobuline. Ces chaînes elles-mêmes vont se combiner de façon aléatoire, formant ainsi une double combinatoire; en d'autres termes, un puissant mécanisme de création de diversité est mis en place.

Mais cette double combinatoire ne porte que sur des gènes pré-existants et, si les combinaisons obtenues peuvent être nouvelles, les gènes qu'elles impliquent restent les mêmes. Les lymphocytes B font alors appel à la mutation somatique, un mécanisme diversificateur plus puissant encore que le premier, puisqu'il est capable d'étendre l'innovation à la nature même des gènes. Ces mutations, qui se produisent pendant la maturation des lymphocytes B, portent sur des gènes aux noms évocateurs : V pour « variable », D pour « diversité » et J qui assure la « jonction » des deux; elles s'effectuent à un rythme tellement élevé — de 10^2 à 10^3 en quelques jours [190] — que les immunologistes parlent d'hypermutations. « En deux semaines, ce phénomène vertigineux donne naissance, en mutations et en sélection, à l'équivalent d'un million d'années d'évolution » [190]. Mais

seuls sont conservés et multipliés les lymphocytes B aptes à la neutralisation de Pantigène, et tous les autres meurent. Vu par un botaniste, le système immunitaire des animaux à vertèbres soulève forcément des remarques et des questions.

Il est remarquable que, chez des animaux qui maintiennent un contrôle aussi strict sur la stabilité de leur génome, une catégorie cellulaire échappe à ce contrôle, celle des lymphocytes B, et il est ironique que ces derniers soient précisément chargés de l'élimination des cellules génétiquement déviantes, par exemple celles qui constituent les tumeurs.

Il est non moins remarquable que, parmi les diverses stratégies qu'adoptent les lymphocytes B pour neutraliser un agresseur imprévisible et multiforme, la plus efficace soit la mutation somatique. Cela, bien entendu, nous ramène aux plantes, et une comparaison mérite d'être tentée entre ces dernières et le système immunitaire.

Une intéressante ressemblance apparaît entre un système immunitaire qui se trouve confronté à un nombre élevé d'agressions imprévisibles pendant la vie brève d'un animal et une plante qui doit elle aussi résister à un nombre élevé d'agressions diverses — climat, prédateurs, pathogènes, compétitions, etc. — pendant une vie dont la durée est généralement très longue.

La plante serait-elle, par certains côtés, comparable à un système immunitaire de vertébré ? Ne poussons pas la comparaison trop loin,

constatons seulement que, dans un cas comme dans l'autre, la diversité génétique est la stratégie qui permet de résister aux agressions lorsque la fuite n'est pas possible.

VIE FIXÉE ET DIVERSITÉ GÉNÉTIQUE

Un bon moyen de tester cette idée est de poser la question suivante : les organismes fixés, dans leur ensemble, font-ils appel à la diversité génétique au sein de l'« individu » lui-même ? La réponse est positive, aussi bien chez les animaux que chez les plantes.

Chez les algues, *Iridea laminarioides* et *Ascophyllum nodosum* révèlent un moyen original d'assurer leur diversité génétique : les formes de jeunesse fusionnent et l'adulte, qui résulte d'une coalescence initiale, dispose d'emblée d'une structure génétique en mosaïque [19], [92]. C'est un phénomène banal chez les éponges que la fusion précoce de larves d'origine sexuée, ayant donc des génomes distincts. Il semble que les éponges adultes « puissent être des ensembles de cellules génétiquement différentes » [98].

Chez les invertébrés marins formant des colonies ou des clones - coraux, ascidies, etc. — la fusion précoce de larves génétiquement distinctes est aussi un phénomène commun [193, 194, 195, 196]. Au demeurant, si la variabilité génétique intraplante est, en premier lieu, une stratégie de résistance aux contraintes d'un environnement variable, il semble qu'elle puisse avoir un autre rôle — par exemple, contribuer à rendre plus efficace la sexualité de certaines espèces végétales.

Un arbre allogame, c'est-à-dire qui ne peut utiliser son propre pollen et doit nécessairement recevoir du pollen d'un autre arbre de la même espèce pour être fécondé, est condamné à la stérilité s'il est isolé et génétiquement homogène. Mais si cet arbre isolé a une structure génétique en mosaïque, les différentes parties de sa cime pourraient manifester une diversité suffisante pour qu'une pollinisation intra-arbre devienne l'équivalent d'une allogamie [161, 165]. Ce serait une explication des floraisons massives,

intéressant toute la surface de la couronne, que l'on connaît chez des arbres tropicaux appartenant à des espèces allogames, par exemple les diptérocarpes. Cette hypothèse requiert une vérification expérimentale. « Si l'hypothèse de la mosaïque génétique est correcte,

238

Uévolution

de très grands arbres pourraient présenter des branches auto-incompatibles qui deviendraient compatibles entre elles » [161]. Mais nous sommes là à la limite des connaissances actuelles sur la biologie des arbres, car le test n'a pas encore été effectué.

L'expérimentation est beaucoup plus avancée dans le domaine de la résistance aux prédateurs. On a vu que la diversité génétique intra-arbre pouvait conférer cette résistance, dont beaucoup de travaux attestent l'efficacité. Du fait de l'attaque des prédateurs, les secteurs de la plante porteurs de mutations « sensibles » vont être défavorisés, au profit des secteurs « résistants ».

En ce point du débat, je propose de faire un saut et de passer de la génétique des plantes à la psychologie des biologistes, et de la résistance aux prédateurs à la résistance aux idées neuves.

LA RÉSISTANCE DES BIOLOGISTES À L'IDÉE D'UNE GÉNÉTIQUE PROPRE AUX PLANTES

Qu'il s'agisse de la plasticité phénotypique [11, 197, 198] ou de celle du génome [92, 142, 143, 144, 157, 158, 165, 166, 184, 199, 200], la plasticité est actuellement de plus en plus souvent avancée comme étant l'un des mécanismes importants de l'évolution des plantes.

N'en déduisons pas qu'un consensus existe à ce sujet; il s'en faut de beaucoup que la plasticité des plantes soit reconnue à sa juste valeur et considérée autrement que comme un handicap, comme un « bruit de fond » qui vient fâcheusement compliquer les mesures.

Je ne jette la pierre à personne; j'ai été moi-même formé selon le modèle animal et, des armées plus tard, alors que je tentais de comprendre l'architecture et la dynamique de croissance des arbres en forêt tropicale [84, 85], j'ai bien souvent pesté contre la plasticité des plantes, qui obligeait à parcourir de longues distances et à observer de très nombreux arbres pour établir les règles spécifiques de leur morphogenèse. Des animaux auraient probablement, sur ce point, constitué un matériel d'étude plus docile.

Collectivement, les biologistes se font mal à l'idée que les plantes, de par leurs caractéristiques de base, puissent se comporter différemment des animaux, qu'elles doivent, par exemple, développer leur plasticité génétique intra-organisme sous peine d'être éliminées.

239

Éloge de la plante

Ces idées sont nouvelles pour le public, et elles dérangent encore une large partie de la communauté scientifique, formée au modèle animal de stabilité du génome au cours de la vie individuelle. Ruelle [201] : « Les plantes et les animaux ne sont que les véhicules mortels qui transportent les gènes, et

leur comportement est déterminé par cette tâche unique. » Gouyon [202] : « Les individus sont des artifices inventés par les gènes pour se reproduire. » Dawkins [203] : « Pourquoi la vie ? Parce qu'elle assure la survie des gènes. »

Je récusé ces vues provocatrices, empruntés d'une sorte de téléologie à fondement divin, dont le dieu serait le gène; je rejette l'idée que les êtres humains ne soient que les moyens de la progression victorieuse de leurs gènes et préfère la philosophie de Kant, pour qui les êtres humains sont des fins et non des moyens, pourvus d'une dignité et non pas d'un prix. Quoiqu'il en soit, ces vues extrémistes ne s'appliquent pas aux plantes : les gènes seraient mal avisés de confier leur intégrité à des organismes qui mettent tout en œuvre pour les faire varier!

Fort heureusement, la plasticité génétique des plantes commence à susciter des points de vue plus réalistes. Cette plasticité, dit Sachs [204], est une stratégie, pas une nuisance; nous devons la considérer comme une manifestation de ce « génie des plantes, par lequel, contrairement aux animaux, elles parviennent à s'en sortir avec succès dans un environnement variable, sans avoir besoin de faire appel à la mobilité » [205].

Des différences dans le fonctionnement de l'information génétique et dans les relations que cette dernière entretient avec l'organisme impliquent-elles pas des mécanismes évolutifs différents ? C'est l'évolution des plantes et celle des animaux que je voudrais maintenant comparer, après un bref rappel des théories en présence.

DARWIN OU LAMARCK?

La synthèse néo-darwinienne, intégrant la séparation soma/germen et la génétique classique avec la théorie darwinienne de l'évolution", est fondée sur l'idée que les changements évolutifs prennent

* Charles Darwin, naturaliste et voyageur britannique (1809-1882), créateur de l'actuelle théorie de l'évolution.

240

L'évolution

leur origine dans la sélection naturelle qu'exerce l'environnement au profit des plus aptes, que cette sélection s'exerce sur des variations entre les individus, et que ces variations proviennent de mutations apparues au hasard. Avec les individus qui les portent, les mutations défavorables sont éliminées et les mutations avantageuses conservées. Puisque aucun lien de cause à effet n'existe entre les contraintes du milieu et la nature des modifications du génome, le darwinisme considère que le progrès évolutif est, en dernière analyse, fondé sur le hasard, l'environnement n'ayant qu'un effet indirect par le biais de la sélection.

Un mécanisme très différent, dans lequel les contraintes du milieu ont un effet direct sur l'évolution, est celui que postulait Lamarck* : ces contraintes, qui sont le moteur de l'adaptation de l'individu, permettent aussi l'apparition de modifications génétiques adaptées. Les caractères acquis sous la pression de l'environnement deviennent ainsi héréditaires, ce qui se traduit par une descendance adaptée. Une formule résume les idées de Lamarck : « Hérité des caractères acquis ». Précisons que ces « acquisitions » devaient, pour Lamarck, prendre place pendant la vie de l'individu considéré, à la suite d'un effort prolongé, comme un artiste acquiert de l'aisance ou un bûcheron des mains calleuses. Deux différences de fond séparent le darwinisme du lamarckisme :

— le rôle du hasard, essentiel pour D., puisque l'apparition et la nature des mutations en dépendent de façon exclusive, mais nul pour L. ;

— le rôle de l'organisme, essentiel pour L., puisque c'est l'adaptation de cet organisme qui sera transmise à la descendance, mais quasiment nul pour D., pour qui l'organisme est un simple soma, incapable d'avoir la moindre influence sur l'hérédité, donc sur l'évolution.

La question de la séparation entre une lignée germinale et une lignée somatique est donc au centre du débat sur l'évolution; si cette séparation existe, je vote pour D. ; si elle n'existe pas, je préfère L. !

La querelle entre les partisans de nos deux héros a secoué la biologie à partir de la fin du xix^e siècle, d'autant plus hargneuse que se faisaient jour, d'un côté comme de l'autre, des tentatives de récupération politique. Le capitalisme trouvait dans les idées de D. une justification de sa philosophie économique : « Seul le résultat compte et

* Jean-Baptiste de Monet, chevalier de Lamarck, naturaliste français (1744-1829), évolutionniste, partisan de l'hérédité des caractères acquis.

241

Éloge de la plante

les critères de jugement ne se définissent pas d'après les origines [...]. Le règne de la noblesse de sang était révolu; les fruits des Lumières avaient mûri. La théorie évolutionniste de Darwin s'inscrivait tout à fait dans cette lignée. » Que le meilleur gagne ! En Amérique, en Europe occidentale, le capitalisme et même le mercantilisme en sortaient renforcés [206].

En Union soviétique, au contraire, Mitchourine (1855-1935) et Lyssenko (1898-1976) tentaient de démontrer la possibilité d'une transmission héréditaire directe des caractères acquis, pensant préparer ainsi l'avènement du communisme : quelques générations humaines auraient encore besoin d'un enseignement marxiste-léniniste, puis on verrait apparaître une humanité génétiquement communiste. On comprend le tort que de telles absurdités ont pu faire aux idées de Lamarck !

Lorsque Weismann, en 1892 [141], établit la réalité de la séparation soma/germen chez les animaux, le lamarckisme déclinant se découvre un nouvel adversaire : non plus Darwin, mais Weismann lui-même; mais déjà il perd pied et la querelle s'éteint vers la fin des années 1960, avec l'essor de la biologie moléculaire, par la victoire totale du darwinisme.

Lorsque j'étais étudiant, au début des années 1960, le darwinisme triomphant régnait déjà sans partage sur la pensée évolutionniste. On nous enseignait que « Hypothèse lamarckienne de l'hérédité des modifications acquises avait été rejetée, aucun mécanisme moléculaire n'existant — ou ne pouvant être imaginé — qui aurait rendu possible ce type d'hérédité » (Stebbins [dans 207]).

Le temps a passé, qui a dépassionné le débat et nous a donné le recul nécessaire, tandis que le formidable développement de la biologie moléculaire modifiait radicalement le contexte dans lequel étaient compris les mécanismes évolutifs.

Dans la littérature génétique contemporaine, l'hérédité des caractères acquis a été familièrement rebaptisée HCA. On y montre qu'elle est « parfaitement compatible avec les concepts actuels de la génétique moléculaire et que HCA et hérédité mendélienne coexistent confortablement dans l'univers de la biologie moléculaire » [207].

LES BACTÉRIES SONT-ELLES LAMARCKIENNES '1

Les bactéries semblent particulièrement douées dans le domaine de l'HCA; bien qu'elles ne soient ni végétales ni animales, elles méritent un détour car, comme on va le voir, elles ont beaucoup à nous apprendre sur les groupes vivants qui constituent l'objet de ce livre.

Deux exemples montreront avec quelle facilité les bactéries pratiquent l'hérédité des caractères acquis. Il est aisé de supprimer la paroi cellulaire qui entoure une bactérie. Chez le bacille subtil, il suffit de faire agir l'enzyme qui dépolymérise les constituants solides de la paroi, et on obtient des cellules nues, ou protoplastes. La destinée de ces damiers dépend de la consistance du milieu nutritif sur lequel on les élève. Placés en milieu liquide, les protoplastes se révèlent incapables de se multiplier et l'expérience échoue; placés sur un milieu solide, agar-agar ou gélatine, les protoplastes se multiplient, s'entourent d'une nouvelle paroi, régénérant ainsi les bacilles subtils du départ; mais le cas le plus intéressant est celui d'une culture de protoplastes dans un milieu dont la consistance est intermédiaire, un peu celle de la crème. Bien que l'enzyme qui dépolymérise la paroi soit absente, le caractère « cellule nue » est stable et héréditaire tant que le milieu de culture conserve une consistance crémeuse [207]. L'acquis est devenu héréditaire.

Jacques Monod a montré que le colibacille *Escherichia coli* pouvait être induit à synthétiser une substance qu'il ne produit pas naturellement, la B/galactosidase. L'inducteur est le TMG (thiométhyl-B/D-galactoside) fortement concentré, au contact duquel les bactéries sont placées pendant un temps suffisant. À l'issue de cette incubation, les colibacilles sont remis dans leur milieu de culture habituel, dépourvu d'inducteur; on constate qu'ils synthétisent la B/galactosidase, leur opéron lac ayant subi une mutation. Leurs descendants se comportent de la même façon : ce sont des

cellules mutées et le caractère induit est stable et héritable indéfiniment; c'est donc bien un cas d'hérédité de l'acquis [Z08].

Il importe de ne pas jouer sur les mots; que signifie acquis ? Acquérir possède trois significations : « entrer en possession de », « se mettre à présenter telle caractéristique », ou encore « gagner, par

243

Éloge de la plante

effort ou par expérience ». C'est ce dernier sens qu'avait en vue Lamarck lorsqu'il édifiait sa théorie de l'évolution.

Dans les deux expériences sur les bactéries qui viennent d'être brièvement décrites, l'acquis se présente comme une modification génétique ponctuelle, non comme le résultat d'un effort ou d'une expérience. À première vue, cela peut sembler différent du mécanisme imaginé par Lamarck. Cependant, il s'agit bien d'un acquis, et d'un acquis héréditaire, dont la valeur adaptative est réelle puisque son résultat est viable; nous sommes effectivement en présence d'un mécanisme évolutif de type lamarckien, même si Lamarck, un demi-siècle avant les découvertes de Mendel, ignorait tout des mutations.

Les bactéries sont donc très à leur aise dans l'hérédité des caractères acquis; par ailleurs, on se souvient du rôle qu'elles ont joué dans l'apparition des premières cellules eucaryotes (chapitre 3), dans lesquelles elles ont su s'introduire et s'installer de façon définitive, sous la forme de mitochondries et de plastes. Il semble que les cyanobactéries, en s'installant à demeure dans la cellule végétale, où elles sont devenues des chloroplastes, n'aient rien perdu de leur aptitude à hériter de caractères

acquis; il semble même qu'elles aient su faire bénéficier de cette aptitude les plantes dans lesquelles elles vivent.

C'est l'une des raisons pour lesquelles les plantes présentent des exemples démonstratifs de mécanismes évolutifs de type lamarckien, Uapparition de la résistance chez des mauvaises herbes traitées par un herbicide, l'Atrazine, est l'un d'entre eux.

COMMENT LES MAUVAISES HERBES SE DÉFENDENT CONTRE LES HERBICIDES

Dans les années 1960, l'Atrazine a été utilisée partout en France comme désherbant dans les champs de maïs. Après quelques cycles de culture pendant lesquels cet herbicide a rendu les services qu'on attendait de lui, des mauvaises herbes résistantes ont fait leur appa- rition : pâturins, chénopodes, renouées, morelles, etc., tandis qu'aux États-Unis et au Canada, où l'Atrazine était également utilisée, d'autres mauvaises herbes résistantes étaient signalées : séneçons, amaranthes, choux, Ambrosia, etc.

244

L'évolution

La mise en place de la résistance à l'Atrazine implique, selon la mauvaise herbe considérée, deux mécanismes différents, étudiés par Darmency et ses collaborateurs [209].

Le premier est classique ou, pour tout dire, darwinien. Des allèles de résistance, apparus spontanément et au hasard, avant tout traitement par

l'Atrazine, se maintiennent dans la population d'origine. L'herbicide limite son action à une simple sélection des plants résistants et à l'élimination des autres. Dans les populations non traitées d'*Abutilon theophrasti*, on trouve des plantes sensibles à l'Atrazine (S), intermédiaires (I) et résistantes (R). L'allèle qui confère la résistance à l'Atrazine est semi-dominant, il agit par détoxification de l'herbicide et manifeste une hérédité mendélienne classique. Le croisement S X R donne une première génération F1 intermédiaire (I); une deuxième génération (F1 x F1 = F2) manifeste une disjonction 1-2-1, c'est-à-dire, comme le veut la génétique mendélienne, un retour aux caractères originels dans les proportions suivantes : un quart de résistantes, la moitié d'intermédiaires et un quart de sensibles.

Le cas d'*Abutilon theophrasti* peut être généralisé à la plupart des plantes, notamment les mauvaises herbes. Un unique allèle de résistance dont l'existence est antérieure à tout traitement est capable d'orienter la réponse à l'herbicide d'une population entière, conduisant à de véritables invasions par des mauvaises herbes résistantes.

L'apparition de la résistance à l'Atrazine peut aussi faire intervenir des mécanismes beaucoup moins classiques. Le meilleur exemple semble être celui du chénopode blanc, une mauvaise herbe des champs de maïs européens, particulièrement étudié par H. Darmency et J. Gasquez, de l'INRA de Dijon.

On distingue, selon les champs de maïs visités, quatre types de chénopodes blancs. Les champs qui n'ont jamais été traités sont peuplés de chénopodes vigoureux, à croissance rapide et qualifiés de sensibles (S), puisque 150 g d'Atrazine à l'hectare suffisent à les tuer.

— La population S, d'apparence homogène, cache une réalité plus complexe. Si on étudie la descendance, par autofécondation, de chacun des chénopodes d'une population S, on constate qu'un faible pourcentage d'entre eux — moins de 10 % — qualifiés de Sp (p pour « précurseurs ») ont dans leur descendance jusqu'à 12 % de plantes intermédiaires (I) qui manifestent un début de résistance, puisqu'il faut 1 000 g d'Atrazine à l'hectare pour les tuer. Dans certaines populations sensibles, on trouve directement une faible proportion de I, 1 % environ.

Éloge de la plante

Les champs qui ont déjà été traités depuis plusieurs années à l'Atrazine contiennent une population de chénopodes bien différente de la précédente: il s'agit de plantes peu vigoureuses mais manifestant une énorme résistance à l'Atrazine : il faut de 20 à 40 kg d'herbicide à l'hectare pour tuer ces chénopodes, qui sont qualifiés de résistants (R).

Comment l'Atrazine agit-elle sur les chénopodes sensibles ? Elle pénètre dans les cellules des feuilles et jusque dans leurs chloroplastes, se fixe aux membranes internes de ces derniers et bloque la photosynthèse : la feuille se nécrose et la plante meurt. La résistance à l'Atrazine est due à une mutation de l'ADN du chloroplaste, le gène concerné étant *psbA*. Une simple substitution d'acides aminés (Ser → Gly) au niveau du codon 264 de ce gène suffit pour conférer à la plante sa résistance à l'Atrazine. L'hérédité n'est pas mendélienne, la localisation chloroplastique du gène impliquant que la résistance soit à hérédité maternelle (S femelle x R mâle donne des S, tandis que R femelle x S mâle donne des R).

Les chénopodes intermédiaires (I) révèlent un comportement tout à fait remarquable et encore mal expliqué. Traités à l'Atrazine, par une dose juste inférieure à la dose mortelle de 1 000 g à l'hectare, ils produisent une descendance à 100 % résistante, que seules des doses massives (de 20 à 40 kg à l'hectare) pourront détruire. Bien que le mécanisme de cette transformation (I → R) ne soit pas encore élucidé, il apparaît qu'en une génération des chénopodes intermédiaires traités par une dose submortelle d'Atrazine laissent la place à des chénopodes résistants; cette transformation est héréditaire, stable et définitive, ce qui est à la fois inquiétant pour l'agronome et passionnant pour l'évolutionniste. Le point critique est évidemment le suivant : c'est l'Atrazine elle-même qui

déclenche la mise en place de la résistance à l'Atrazine; en deux générations, une population sensible laisse la place à une population résistante (S → R).

Le cas du chénopode blanc est loin d'être isolé. On connaît maintenant plus de cinquante-cinq espèces de plantes devenues résistantes à l'Atrazine; chez une dizaine d'entre elles, la résistance provient d'une substitution d'acides aminés (Ser → Gly) au codon 264 du gène *psbA* de l'ADN chloroplastique. Cette même mutation confère la résistance à l'Atrazine à des organismes très divers — cyanobactéries, algues, plantes vasculaires mono- et dicotylédones —, alors qu'on aurait attendu a priori des mutations différentes chez des organismes aussi éloignés génétiquement les uns des autres ; cela renforce l'idée

246

L' évolution

que l'association entre des cellules animales et des cyanobactéries, qui a donné naissance à la cellule végétale, a été un phénomène historique unique plutôt qu'un phénomène récurrent.

On peut y voir aussi la preuve que les bactéries symbiotes, devenues les chloroplastes de la cellule végétale, n'en continuent pas moins à se comporter comme des bactéries : elles acquièrent facilement des caractères nouveaux, adaptatifs et héréditaires. Qu'elles fassent bénéficier les plantes de cette aptitude est évidemment le point essentiel dans le cadre d'une comparaison entre les plantes et les animaux.

POURQUOI DEVRAIENT-ELLES CHOISIR?

Entre Darwin et Lamarck, rien n'est sûr encore, rien n'est joué, c'est ma conviction personnelle.

Mon collègue P.-H. Gouyon a une conviction sensiblement différente : « Rejeter [la théorie néo-darwinienne] ne peut être qu'un acte de foi, pas un acte scientifique » [202]. Sans doute. Cependant, des bruits courent, des informations inédites circulent, on entend dire que de grandes revues de « rang A » refusent des articles originaux, non pas parce que les résultats présentés sont faux, mais parce qu'ils sont de nature à véhiculer des idées lamarckiennes, avec lesquelles les directeurs des revues sérieuses et les comités de lecture n'entendent pas se compromettre. La foi est peut-être encore du côté de Lamarck, mais il semble que la Sainte Inquisition soit déjà du côté de Darwin.

Pourquoi, au fait, devrions-nous choisir entre les idées de Darwin et celles de Lamarck ? Pourquoi les plantes devraient-elles opter pour une évolution strictement darwinienne ou une autre strictement lamarckienne ? Puisque les deux mécanismes existent, ne pouvons-nous admettre que l'évolution puisse s'effectuer en empruntant l'un ou l'autre selon les cas ?

S'il en était ainsi, la plante et l'animal se distingueraient par des stratégies évolutives différentes. Avec sa puissante individualité, son génome stable, son germe isolé du soma, sa vie brève, l'animal évoluerait selon des mécanismes darwiniens. Les sciences de l'évolution étant dirigées par des chercheurs « animalistes », on

Fig. 72. Convergences géographiques à Féchelle locale. A. Une agave. B. Une C actaceae poussant parmi les agaves, *Ariocarpus agavoides*. C. Une Bromeliaceae épiphyte. D. Une Commelinaceae, *Cochliostema jacobianum*, poussant parmi les Bromeliaceae épiphytes. E. Une autre Bromeliaceae épiphyte, *Tillandsia stricttz*. F. Uorchidée *Phymatidium tillandsioides* pousse parmi les *Tillandsia*. G. Une « plante-caillou », *Lithops* sp., Aizoaceae. H. Poussant parmi les *Lithops*, un groupe de bulbines, *Bulbine mesambzyanthemoides*, Liliaceae. (A à F : Amérique tropi- cale; G et H : Afrique australe.)

248

L' évolution

comprendrait Pimportance du darwinisme dans le discours évolu- tionniste actuel.

Qui joue les trublions ? Une fois encore, la plante. Avec ses bac- téries chlorophylliennes symbiotes, son génome fluide, son déve- loppement « ouvert » et sa potentielle immortalité, la plante, plus opportuniste que l'animal, ne serait-elle pas également plus lamarckienne ? Il est bon que la question soit au moins posée. Ne pouvant se soustraire aux fluctuations de son environnement, la plante aurait en contrepartie la possibilité de faire appel aux deux mécanismes évolutifs; elle pratiquerait et la sélection des plus aptes, et l'hérédité de l'acquis.

Peut-on aller plus loin ? Peut-on imaginer que les plantes soient capables d'évoluer selon un troisième mécanisme, totalement origi- nal, et qui ne devrait rien ni à Darwin, ni à Lamarck?

Il y a déjà près de trente ans, Went a fait des propositions dans ce

sens, en tentant d'interpréter les << convergences géographiques » [210].

LES CONVERGENCES GÉOGRAPHIQUES

Went avait remarqué que dans une aire géographique donnée, des plantes dépourvues de parenté directe partageaient souvent un certain nombre de caractères héréditaires.

Les exemples connus de « convergences géographiques » se sont multipliés depuis l'époque de Went; pour commencer, j'en présenterai trois à l'échelle locale, empruntés à Barthélémy [211].

Dans les déserts du Mexique, on connaît des sites dans lesquels des plantes appartenant à la famille des Cactaceae, *Ariocarpus* et *Leuchtenbergia*, présentent une étonnante ressemblance avec des agaves. Il est en soi étrange qu'un cactus adopte l'allure d'une agave, mais le plus intrigant est qu'*Ariocarpus* et *Leuchtenbergia* vivent précisément parmi des agaves (figure 72). Tirent-ils un avantage quelconque de cette ressemblance ? Bien qu'il faille conserver dans ce domaine une grande prudence, il semble que la réponse soit négative.

Dans les forêts hyper-humides qui couvrent les flancs des montagnes néotropicales, vers 2 000 mètres d'altitude, les branches des arbres sont couvertes de plantes épiphytes appartenant à la famille

des Bromeliaceae. Les plantes les plus connues de cette famille sont les Vriesea, Aechmea, Tillandsia et, surtout, Ananas; les Bromeliaceae épiphytes sont faciles à reconnaître, à leur allure typique de jeunes plants d'ananas. Comme dans l'exemple précédent, deux épiphytes adoptent cette allure et poussent parmi les Bromeliaceae, alors qu'elles appartiennent à des familles très différentes (figure 72).

La première, Cochliostema, est une Commelinaceae comme les misères et les Tradescantia, la deuxième, Phymatidium, est une Orchidaceae, comme la vanille ou le sabot de Vénus. Elles manifestent une ressemblance stupéfiante avec les Bromeliaceae voisines, « à tel point qu'il est difficile, sans les fleurs, de définir leur position systématique exacte » [211]. Là encore, il n'existe pour l'instant aucune raison de penser que ces deux imitatrices tirent un quelconque avantage de leur ressemblance avec des Bromeliaceae.

L'Amérique tropicale présente des espèces d'Eryngium — c'est-à-dire des panicauts, de la famille des ombellifères — qui imitent des Bromeliaceae au lieu de ressembler aux panicauts habituels; l'un d'entre eux, d'ailleurs, a été nommé Eryngium bromeliaefolium. Ces plantes vivent dans les pelouses alpines des Andes, où elles partagent l'habitat des grandes Bromeliaceae terrestres du genre Puya.

Ces trois exemples de convergences, avec des agaves et avec des Bromeliaceae épiphytes ou terrestres, intéressent des régions peu étendues, presque ponctuelles, et peu d'espèces se trouvent impliquées, mais des zones beaucoup plus vastes et des espèces beaucoup plus nombreuses peuvent aussi être concernées, comme le montrent les deux exemples suivants.

Au cours du développement des plantes, qu'il s'agisse d'une fougère, d'un fenouil, d'un acajou ou d'un frêne, il est habituel que les feuilles de la plantule aient des formes plus simples que celles de l'adulte (figure 73). Aussi est-il intéressant de constater que la flore des Mascareignes — Maurice, la Réunion, Rodrigues — comporte bon nombre d'espèces chez lesquelles, à l'inverse, la plantule a des feuilles plus complexes que l'adulte

(figure 73). Faute de pouvoir citer la trop longue liste de ces plantes, je me bomerai à noter que ce phénomène conceme des familles qui ne sont nullement apparentées — Moraceae et Malvaceae, Rutaceae et Verbenaceae.

Tenter d'expliquer cette complexité des feuilles de jeunesse par une adaptation aux conditions du milieu paraît impossible puisque le phénomène s'observe dans une large gamme de conditions locales, sèches ou franchement humides ; en outre, s'il s'agissait d'adaptation,

250

L'évolution

A B C D

Fig. 73. F ormes foliaires juvéniles. En général, la feuille de la plantule est simple (A) lorsque celle de la plante adulte est composée (B). C'est le cas, par exemple, de la majorité des légumineuses. Aux Mascareignes, la situation est souvent inver- sée. La feuille de la plantule de *Dombeya populnea* (Sterculiaceae) est composée (C), tandis que la plante adulte a une feuille simple (D) [212].

on devrait retrouver les feuilles juvéniles complexes dans d'autres régions aux climats comparables; mais il n'en est rien, seules les Mascareignes présentent ce type de plantes.

Le cas d'une F lacourtiaceae arbustive, *Aphloia theaeformis*, apporte un éclairage nouveau. Cette plante a une aire géographique qui dépasse les

Mascareignes et s'étend jusqu'à Madagascar, où elle est connue sous le nom de « thé malgache ». *Aphloia theaeformis* n'a de feuilles juvéniles complexes que dans la zone des Mascareignes, à Madagascar son évolution foliaire est de type banal [212] ; c'est bien une région géographique qui se trouve « touchée » par le phénomène, sans que ce dernier possède de valeur adaptative évidente.

C'est également le cas avec les guis, ces plantes parasites sans contact avec le sol. Près de 80 % des guis australiens auraient une étroite ressemblance avec l'arbre qu'ils parasitent : portés par un eucalyptus ou un acacia à phyllodes, ils ont des feuilles longues et plates; ils ont des feuilles linéaires à section arrondie lorsqu'ils s'attaquent à des casuarines ou à certaines Proteaceae [213].

Les plantes divariquées de Nouvelle-Zélande offrent l'un des plus beaux exemples connus de convergence géographique à l'échelle régionale. C'est aussi l'exemple que Went a étudié lui-même.

251

Éloge de la plante

Fig. 74. Les plantes divariquées de Nouvelle-Zélande. A. Un arbuste divariqué, *Hoheria angustifolia*, Malvaceae. B. Une reconstitution du moa, *Dinornis*, un oiseau herbivore apparenté aux autruches ; il a été proposé que le port divariqué soit une défense contre les moas [215]. C. Une branche de *Hoheria angustifolia*, Malvaceae. La divarication n'est pas limitée à des plantes de la Nouvelle-Zélande. D. Un hêtre à croissance normale. E. Un hêtre divariqué, ou faux de Verzy.

L' évolution

LES PLANTES DIVARIQUÉES DE NOUVELLE-ZÉLANDE

Du nord au sud de l'archipel, on trouve des arbustes à feuilles minuscules dont l'aspect est étrange. Chacun d'entre eux est un amas cohérent et élastique de tiges emmêlées (figure 74). Les rameaux très nombreux, fins et longs, tortueux, abondamment ramifiés à angle droit, s'entrelacent pour donner à ces plantes divariquées leur allure de fantômes grisâtres.

On en connaît cinquante-quatre espèces, réparties dans dix-sept familles, et elles se ressemblent tellement qu'il est presque impossible de les distinguer, à moins, bien sûr, qu'elles ne portent des fleurs. De plus, c'est habituellement une seule espèce d'un genre qui présente le port divariqué [211], les autres ayant des allures « normales » et de grandes feuilles.

Beaucoup de biologistes ont vu dans le port divariqué une adaptation aux contraintes du milieu — le vent, le froid ou la sécheresse du sol; mais cette explication ne tient pas car ces plantes poussent dans des habitats très divers, jusque dans les sous-bois des forêts humides et, dans l'ensemble, le climat de la Nouvelle-Zélande n'est guère contraignant, au moins aux basses altitudes où se trouvent la plupart des plantes divariquées.

Dawson fait remarquer que, « dans tous les cas, les conditions décrites ne sont pas particulières à la Nouvelle-Zélande, mais peuvent se retrouver dans d'autres parties du monde où elles n'ont pas été associées à l'évolution du port divariqué » [214]. Greenwood et Atkinson [215] ont proposé que le port divariqué soit une défense contre les moas, ces grands oiseaux herbivores apparentés aux autruches et maintenant exterminés par les Maoris; mais quelques années plus tard l'examen du contenu des gésiers de

moas fossiles montrait que les arbustes divariqués étaient leur nourriture favorite [216]. Il fallait trouver une autre idée !

L'idée de Went est de celles qui, de loin en loin, font l'effet d'un coup de tonnerre et dérangent profondément la communauté scientifique. Les convergences géographiques, dit Went, résulteraient d'un transfert d'information génétique entre des plantes d'espèces différentes, par des voies non sexuelles. Voici, de façon encore hypothétique, comment les choses ont pu se passer.

253

Éloge de la plante

Il est vraisemblable que nous ne connaîtrons jamais le mécanisme de l'apparition fortuite dans une plante néo-zélandaise, à une période géologique indéterminée, du port divariqué. Il s'agit d'une modification du génome, et ce port est donc héritable. La divarication, n'ayant pas de valeur adaptative, mais ne constituant pas non plus un handicap, persiste dans les populations de l'espèce originelle. Imaginons que les gènes, a priori nombreux, qui sont responsables du port divariqué se trouvent groupés sur un même segment chromosomique.

On sait que certains virus sont capables de prendre place dans le génome d'un hôte, de se transmettre d'une cellule à l'autre par mitose, et d'une génération à l'autre par la voie sexuelle normale. Par un mécanisme d'excision, ces virus peuvent aussi sortir du génome et redevenir des particules infectieuses. À la suite d'une erreur d'excision, la particule virale peut emporter avec elle un fragment de l'ADN de son premier hôte. Il est donc possible de concevoir l'existence d'un virus modifié, comportant l'information nécessaire à la réalisation du port divariqué. L'introduction de ce virus modifié dans un deuxième hôte implique l'action d'un vecteur.

Des champignons du sol, des nématodes, des acariens, des insectes piqueurs de type pucerons ou même des plantes parasites comme la cuscute peuvent jouer le rôle de vecteurs entre deux plantes; et ces dernières peuvent appartenir à des espèces différentes.

L'une des propriétés de l'ADN est sa capacité à intégrer presque immédiatement un autre ADN en cas de mise en contact. Une information génétique nouvelle prenant place dans une cellule méristématique se traduit alors par la modification de la plante « infectée » et de sa descendance. C'est ce que l'on appelle le transfert horizontal de gènes [217] et c'est ainsi que le port divariqué se serait répandu parmi les plantes néo-zélandaises sans se soucier des limites systématiques qui les séparent. Il s'agirait d'un mécanisme évolutif original [210] ; même si la description que j'en donne reste très superficielle, il semble que les progrès de la virologie n'y opposent pas d'obstacle.

Une vérification expérimentale s'impose. Est-ce trop ambitieux pour l'instant ? Avec l'exemple des faux de Verzy, je voudrais montrer qu'en France même nous avons à notre disposition une situation expérimentale favorable.

254

Uévalutian

LES FAUX DE VERZY

Une vaste population de ces hêtres — « faux » vient de Fagus, « hêtre » — se trouve aux environs de la chapelle Saint-Basile, à Verzy, près de Reims. Leur aspect étrange, qui rappelle celui des arbustes divariqués de Nouvelle-

Zélande, est probablement à l'origine du fait qu'ils ont été admirés, cultivés, propagés, peut-être même collectés en une sorte de parc botanique par les moines cisterciens de Saint-Basle. C'est du moins ce que laissent entendre les cartulaires de l'antique abbaye, maintenant détruite et remplacée par la chapelle, car ces hêtres « tortillards » étaient déjà là au VI^e siècle.

Chez ces arbres, les troncs, les branches et les rameaux sont diversément contournés, présentent de nombreuses courbures ou des changements de direction en zigzag, des renflements irréguliers ou des soudures, cela apparemment dans la plus totale anarchie (figure 74). Les ramifications les plus jeunes, extrêmement nombreuses, ont tendance à pendre, formant une voûte dense, hémisphérique, au feuillage épais paraissant reposer sur le sol [211].

Lorsqu'on sème les graines de ces arbres, on constate qu'une partie de la descendance est faite de plants tortillards : le caractère est donc génétique et héritable. Semées hors de leur aire d'origine, ces graines donnent la même proportion de plants tortillards et il s'agit donc d'un caractère stable, non induit par l'environnement.

Plusieurs botanistes ont proposé que le caractère tortillard se soit propagé par induction virale [210, 211, 218] ; cette hypothèse se trouve renforcée par le fait qu'en forêt de Verzy il est fréquent que des arbres voisins soient soudés par leurs racines, ce qui rend aisé une éventuelle transmission de particules virales.

Un autre fait surprenant ouvre d'attrayantes perspectives expérimentales. Dans les 300 hectares de la forêt de Verzy, parmi 668 hêtres tortillards, on trouve aussi 13 chênes et 3 châtaigniers également tortillards, ce qui évoque la possibilité d'une transmission d'information génétique entre des plantes appartenant à des espèces différentes, par des voies nécessairement non sexuelles. Reste à imaginer une preuve expérimentale.

Même si elle n'a pas reçu l'attention qu'elle mérite de la part des évolutionnistes, l'interprétation que donne Went des convergences

Éloge de la plante

géographiques chez les plantes, ayant reçu l'aval de bon nombre de biologistes [217], conserve toute son actualité. Le débat sur les dangers éventuels des transgènes devrait prendre en compte le fait que les plantes, contrairement aux animaux, ne savent pas «tenir» leurs gènes — ni, par conséquent, leurs transgènes — et qu'elles semblent capables de les transférer à leurs voisines même si ces dernières appartiennent à des espèces, des genres, voire des familles différentes. Qu'advient-il si un colza transgénique, porteur d'un gène de résistance aux herbicides, en fait cadeau aux mauvaises herbes qui l'entourent ? Si ce cadeau se fait par voie sexuelle classique, seules quelques adventices appartenant à la famille du colza (Brassicaceae) en bénéficieront; mais si un système de transfert horizontal de gènes se met en place, c'est toute la flore des mauvaises herbes d'une région qui pourrait devenir résistante aux herbicides.

À nouveau, nous sommes vraisemblablement en présence d'un mécanisme évolutif original, qui a trouvé chez les plantes les conditions d'un développement d'échelle mondiale. Des transferts d'information génétique par voie virale entre des espèces différentes d'animaux ont été signalés [219], mais ce mécanisme semble presque exclusivement réservé aux plantes. Ce serait l'inverse dans le cas du mimétisme, que les convergences géographiques amènent à évoquer maintenant.

MIMES ET MIMÉTISME

On en distingue deux formes : une première dans laquelle le mime essaie de passer inaperçu, une deuxième dans laquelle il tente de se faire passer pour

un autre [220]. Les animaux pratiquent les deux et les exemples ne manquent pas. Une araignée grise reste immobile sur un tronc couvert de lichens, un hippocampe *Phyllopteryx* bouge passivement avec les algues qui l'entourent (figure 75), c'est une tentative de camouflage. Par contre, lorsque la femelle de la luciole *Photuris* émet des signaux lumineux imitant ceux de la femelle d'une autre luciole, *Photinus*, et que le mâle de *Photinus*, se laissant attirer, se fait dévorer par *Photuris*, plus grosse que lui, il s'agit d'« homo- typie ». La baudroie (*Lophiidae*) agite devant sa bouche un filament pêcheur presque invisible mais tenniné par un leurre en forme de ver,

256

L' évolution

Fig. 75. Le camouflage chez les animaux. A. Un pycnogonide. Il s'agit d'un ani- mal marin, proche parent des araignées, presque invisible parmi la végétation. Envergure : environ 2 cm. B. Le corps d'un pycnogonide est si mince qu'une par- tie du système digestif prend place dans les pattes. C. *Phyllopteryx*, un hippocampe australien, de couleur vert olive, qui échappe à ses prédateurs en restant immobile dans une touffe d'algues. Le rapport de la surface au volume, chez ces deux ani- maux, est comparable à ce que l'on observe chez les plantes.

de crevette ou d'alevin. Attiré par cet appât mobile, un poisson s'avance : il est englouti par une bouche énorme, victime lui aussi de l'homotypie (figure 76).

Le mimétisme batésien⁴ est abondamment pratiqué par les ani- maux, des insectes aux vertébrés; on connaît beaucoup d'animaux toxiques qui ne

peuvent être impunément consommés, ni même manipulés : le papillon *Heliconius* (figure 52) est toxique pour les

* Du nom de Henry Bates (1825-1892), disciple de Darwin, qui séjourna en Amazonie pour y étudier les papillons.

257

Éloge de la plante

Fig. 76. Leurres, homotypie et camouflage chez les poissons. A. La baudroie, *Lophius piscatorius*, atteint 2 m à l'état adulte. Les filaments pêcheurs portant les leurres et des lambeaux cutanés donnent à ce poisson une apparence végétale. B. Uhistrion, *Antennarius occidentalis*, n'a que 8 cm de longueur. Il vit parmi les sargasses, avec lesquelles il se confond grâce à ses leurres, son immobilité, sa coloration et ses lambeaux cutanés. C. *Eustomias australanticus*. Les photophores ventraux permettent à ce poisson des grandes profondeurs de passer inaperçu d'éventuels prédateurs venus du fond, compte tenu des faibles lueurs qui arrivent de la surface. D. Chez *Gigantactis macronema*, un autre poisson des grandes profondeurs, le filament pêcheur portant le leurre atteint trois fois la longueur du corps; d'après un modèle sculpté du British Museum, à Londres.

258

Uévolution

oiseaux, qui évitent de le manger; la grenouille *Dendrobates* est toxique à l'encontre de tous les prédateurs et, si vous la manipulez, vous comprendrez vite de quel horrible poison est chargé le mucus recouvrant sa peau.

À quoi sert à ces animaux d'être toxiques si cela n'empêche pas les prédateurs de les manger ? À quoi bon fabriquer un poison s'il ne fait que mettre en danger la vie du prédateur repu ? On comprend pourquoi les animaux de ce genre sont habituellement brillamment colorés : cela permet de les reconnaître et de les éviter. *Heliconius* et *Dendrobates* sont des animaux superbes, repérables au premier coup d'œil. C'est ici que prend place le mimétisme batésien.

En Amérique tropicale où cette histoire se déroule, tout papillon ressemblant à un *Heliconius* sera, de ce fait, protégé de la prédation. Plus cette ressemblance sera complète, plus la protection sera efficace; à l'inverse, pour les papillons peu ressemblants, la probabilité est forte de se faire manger par les oiseaux. Avec le temps, le système Variation-sélection jouant son rôle, les *Heliconius* se trouvent entourés d'espèces qui les imitent, sans être toxiques elles-mêmes (figure 52). Il en va de même avec les grenouilles *Dendrobates*.

Le mimétisme n'a pas été d'emblée, dès sa découverte par Bates en 1862, reconnu comme un fait important de la biologie animale ; Fabre le considérait comme un « enfantillage et n'avait pas de mots assez dédaigneux pour condamner ceux qui prétendaient l'observer » [220]. Mais le temps a passé; à l'heure actuelle le mimétisme est considéré comme l'un des moteurs de l'évolution animale, spécialement chez les insectes, et des centaines de publications lui sont consacrées. Il est légitime de se demander s'il peut être aussi un moteur de l'évolution des plantes. Sont-elles douées pour le mimétisme ?

Elles savent pratiquer le camouflage, dont les meilleurs exemples sont fournis par les plantes-cailloux d'Afrique du Sud. Ces *Lithops* (famille des *Aizoaceae*) ne ressemblent pas à des cailloux quelconques; ils imitent la taille, la forme, la couleur, la texture et jusqu'aux fines craquelures des cailloux qui les entourent. Les herbivores de ces contrées — autruches et

ongulés — ne remarquent pas les Lithops et vont chercher plus loin une nourriture qu'ils avaient sous les pieds [221].

Les plantes savent aussi réaliser des homotypies, le meilleur exemple étant celui des orchidées du genre *Ophrys*, dont les fleurs imitent des abeilles femelles jusque dans le détail (chapitre 4), ce qui leur assure une pollinisation par les abeilles mâles.

259

Éloge de la plante

Par contre, dans le domaine du mimétisme batésien, les plantes sont peu douées, ce qui ne laisse pas de surprendre. En effet, beaucoup de plantes toxiques sont repérées visuellement par les herbivores et soigneusement évitées. C'est le cas de *Fasclépiade* de Curaçao, qui, faute d'être broutée par les bovins, tend à envahir les pâtures dans beaucoup de régions d'Amérique tropicale. On s'attendrait à ce qu'apparaissent autour d'elle des mimes, comestibles mais bénéficiant de l'impunité que leur procurerait leur ressemblance avec un modèle toxique, mais il n'en est rien.

Ce type de mimétisme, dont la finalité est parfaitement claire, si fréquent chez les animaux, ne semble pas exister chez les plantes. On n'y trouve que des cas impliquant des organes : une passiflore possède des stipulés mimant des œufs de papillon; voyant que la place est prise, les papillons évitent d'y pondre [130]. Un trèfle possède en mélange des feuilles comestibles et des feuilles toxiques, les secondes protégeant les premières [222]. Leurs auteurs donnent à ces exemples une interprétation batésienne, mais on reste néanmoins surpris de leur caractère « fragmentaire ». Pourquoi n'existe-t-il pas d'équivalent végétal aux cas d'*Heliconius* ou de *Dendrobates*, sous forme d'une plante non toxique échappant à la prédation grâce à sa ressemblance avec une plante toxique ? On en est réduit aux hypothèses.

Les plantes se protégeraient par leur composition chimique et non par leur aspect d'ensemble, du fait que les insectes, leurs principaux prédateurs, les choisissent sur la base de critères chimiques et non visuels. Dans ces conditions, un changement de leur allure externe n'apporterait rien, et le mimétisme batésien des plantes serait peut-être à rechercher au niveau chimique [221].

Si le mimétisme batésien a un sens chez l'animal — structure très intégrée dont les organes vitaux doivent impérativement être mis à l'abri —, il n'en aurait pas chez la plante — structure peu intégrée dans laquelle un prélèvement d'organe a toujours un caractère réversible et la plante s'en sort grâce à son embryogenèse indéfinie [223].

Refermons cette parenthèse sur le mimétisme; elle nous a apporté la conviction qu'il s'agit bien d'une habitude animale, à laquelle la plante s'adonne peu. Le bilan des mécanismes évolutifs à l'œuvre dans les deux règnes présente de profondes divergences. Elles ne vont pas manquer de se traduire au niveau de la systématique et je voudrais montrer maintenant que celle des plantes et celle des animaux diffèrent dans leurs méthodes, dans leurs objectifs et dans leurs résultats.

260

L'évolution

DEUX SYSTÉMATIQUES DIFFÉRENTES

Nous observons mieux ce qui nous est familier que ce qui nous est étranger, et nous le comprenons donc plus aisément. Un Européen qui arrive en Afrique, un Asiatique qui s'installe en Europe ont souvent des difficultés à

reconnaître les gens qui les entourent. Tout le monde se ressemble, disent-ils. Le même phénomène marque notre compréhension des plantes et des animaux, parce que nous appartenons aux uns et que nous sommes étrangers aux autres.

Un enfant est capable de distinguer les grands groupes d'animaux — mollusques, insectes, poissons ou oiseaux. Mais il faut davantage d'expérience pour reconnaître des groupes de même importance chez les plantes — dicotylédones, bryophytes, ptéridophytes ou gymnospermes.

Si nous étions des plantes, peut-être verrions-nous dans les animaux une masse grouillante, bruyante et relativement homogène, dans laquelle toute tentative de classification ne pourrait être que le fait de spécialistes qui passeraient leur temps à établir des distinctions entre ces bestioles sur la base de caractères que nous trouverions subtils, voire futiles : voler, nager ou ramper, deux pattes, quatre pattes ou six pattes, qui peut accorder de l'importance à des détails aussi infimes ?

Pouvons-nous éviter toute partialité dans l'étude des plantes et des animaux ? Le « naturaliste complet », Carl von Linné, était-il objectif lorsque, au milieu du XVIII^e siècle, il établissait, pour les plantes comme pour les animaux, la nomenclature binomiale que nous utilisons toujours ? Certainement pas. Linné a toujours préféré les

* Les systématiciens des plantes et ceux des animaux utilisent tous, dans le monde entier, la méthode linnéenne de dénomination binomiale, en latin de cuisine. Mais ils n'ont pas réussi à se mettre d'accord sur la manière d'indiquer les auteurs de leurs binômes. Deux exemples animaux, pour commencer : 1) *Papilio machaon* Linné, 1758. Cet insecte a été affecté du nom de genre *Pupilio* et du nom d'espèce *machaon* par le grand naturaliste à la date indiquée et le binôme, n'ayant pas été modifié, est toujours en vigueur. Le machaon, *Papilio machaon*, appartient à la famille des Papilionidae, dans l'ordre des Lepidoptera. 2) *Zonocerus variegatus* (Linné, 1758). Le criquet puant a été décrit par Linné en 1758 sous le nom de *Gryllus locusta variegatus*. En 1873, le Suédois Stål crée le genre *Zonocerus* et y inclut l'espèce *variegatus* de Linné. Ni le nom de Stål. ni la

date de la modification ne sont indiqués. On sait seulement que Linné n'est pas l'auteur du genre : les parenthèses l'indiquent. Le criquet puant appartient à la famille des Pyrgomorphidae, dans l'ordre des Orthoptera.

Deux exemples végétaux, pour comparer : 1) la rue, *Ruta graveolens* L. Cette plante a reçu ce double nom à une date qui n'est pas indiquée et d'un auteur si connu que l'initiale

261

Éloge de la plante

plantes, qui lui rappelaient le jardin de ses parents à Ràshult, et ses biographes — Heller, Blunt — notent avec regret que ses travaux sur les animaux ont été, disons.. . trop rapides.

La systématique actuelle témoigne avec éloquence de notre partialité. La systématique animale s'est donné un but élevé : la compréhension de l'évolution. Sans finalité pratique qui entrave sa liberté, enrichie de données fournies par l'embryologie, l'anatomie, l'étude des fossiles, puissamment aidée par la cladistique et la phylogénèse moléculaire, elle réussit à établir des liens de parenté « verticaux » qui restituent l'évolution; aussi cette dernière est-elle adéquatement décrite par la métaphore de l'arbre [224].

Sous-jacent à un tel succès, il y a — cela aussi doit être dit — l'attention collective que nous portons à ce qui nous touche de près, le sentiment que la médecine bénéficiera de tout progrès de notre connaissance des animaux, enfin, conséquence de ce qui précède, l'importance des moyens financiers et humains mis à la disposition des « animalistes ». En dépit de l'exceptionnelle facilité d'expérimentation qu'elles offrent, les plantes n'ont pas souvent excité l'intérêt collectif des chercheurs; c'est dans la nature des choses.

Historiquement, la classification de nos vertes cousines n'a jamais eu beaucoup d'ambition ; elle devait avant tout rendre service à l'horticulture, à l'agronomie, à la phytothérapie, à l'enseignement, et cette finalité trop exclusivement appliquée lui a été néfaste. Pour permettre la reconnaissance facile et fiable des plantes utiles — alimentaires, ornementales et, surtout, médicinales —, elle a toujours privilégié les clés et les flores; dans la rédaction de ces dernières, elle a toujours favorisé les caractères morphologiques externes, jugés suffisants pour permettre l'établissement de classifications utiles.

suffit (« L. » pour « Linné ») ; ce binôme n'a pas été modifié par la suite. La plante appartient à la famille des Rutaceae, dans l'ordre des Sapindales. 2) *Lilomba*. *Pycnanthus angolensis* (Welw.) Warb. Cet arbre a d'abord été nommé *Myristica angolensis* par Welwitsch, en 1862 ; une trentaine d'années plus tard, en 1895, Warburg a jugé qu'il était mal placé dans le genre *Myristica* et qu'il convenait de le placer plutôt dans le genre *Pycnanthus*. On porte à notre connaissance, généralement sous forme abrégée, les noms des botanistes successifs qui ont étudié la plante, par contre les binômes ne sont pas datés. *Lilomba* appartient à la famille des Myristicaceae, dans l'ordre des Magnoliales.

Je suggère qu'en 2007, à l'occasion du bicentenaire de la naissance de Linné, les deux systèmes soient enfin unifiés : on pourrait indiquer les noms des descripteurs successifs et les dates de leurs travaux; on pourrait aussi donner des terminaisons identiques dans les deux règnes aux noms des familles et des ordres, afin de simplifier la tâche des non-spécialistes.

Outre qu'elle n'a jamais été considérée comme une fin en soi, la systématique des plantes souffre de plusieurs handicaps. L'embryologie ne lui a rien apporté de décisif, mis à part le dénombrement des feuilles de l'embryon pour séparer les monocotylédones — narcisse, oyat, arum — et les dicotylédones — balsamine, tulipier, pâquerette; mais était-il justifié de faire appel à un caractère embryonnaire difficile à apprécier pour séparer deux entités biologiques qui s'opposent par tant d'autres caractères évidents ?

Les autres handicaps sont plus graves encore. Il est rare que la systématique des plantes dispose de fossiles qui éclairent vraiment la phylogénèse; sa notion d'espèce est empruntée aux animaux, bien que ces derniers vivent selon une tout autre logique; ses herbiers de référence sont presque toujours faits de fragments, comme si d'une mouche on ne conservait qu'une aile, ou d'un éléphant les poils de la queue. Ajoutons à tout cela qu'une partie essentielle de la plante est souterraine, donc très mal connue.

Ainsi handicapée, que peut faire la systématique végétale ? Elle se contente de regrouper dans un même taxon les plantes qui ont en commun un certain nombre de caractères, c'est—à—dire qui ont atteint le même niveau évolutif. Outre que le choix des caractères jugés importants varie d'un groupe de plantes à un autre, les taxons ainsi formés sont « horizontaux » et, pour les plus élevés d'entre eux, notoirement constitués de plusieurs lignées évolutives qui se rejoignent — on dit qu'ils sont polyphylétiques [224].

L'évolution des plantes n'est généralement discutée qu'en termes de relations entre taxons actuels, ce qui n'est évidemment pas satisfaisant; les espoirs fondés sur la cladistique et la phylogénèse moléculaire ont été partiellement déçus, ces méthodes ne fonctionnant de façon satisfaisante que si elles sont mises en œuvre par un spécialiste qui connaît parfaitement bien le groupe considéré ; il choisit alors les critères d'analyse de telle sorte que les résultats soient conformes à la systématique qu'il avait lui-même prévue. Ces difficultés méthodologiques ont été discutées [225] et, quoi qu'il en soit, il n'existe toujours pas chez les plantes de bonnes phylogénies,

valables sur de longues périodes géologiques, comme on en a pour les céphalopodes, les chevaux ou les hommes.

La systématique végétale ayant peu de résultats, notamment avec les techniques récentes, il est juste qu'elle ne dispose que de peu de moyens. Au moins est-ce ce que pensent les responsables de la recherche scientifique. Mais qui s'en étonnerait? Ce sont tous des

263

Éloge de la plante

primates ! Remplaçons—les par de grands arbres et les choses iront tout autrement. Je me joins à mon collègue Peter F. Stevens, de l'université Harvard, à qui j'ai fait de si nombreux emprunts, lorsqu'il explique les déboires de la systématique botanique de 1690 à 1960 par ce constat mélancolique, mais tellement lucide : « L'homme n'était pas une plante. »

Il reste que les deux évolutions sont intrinsèquement différentes. La métaphore de l'arbre généalogique, qui rend compte de l'évolution animale, ne convient pas aux plantes. Chez ces dernières, hybridations et convergences se traduisent par tant de fusions et d'anastomoses entre ses branches que l'arbre n'est plus un arbre, il cède la place à un réseau ; l'évolution des plantes est fondamentalement réticulée, ce qui explique d'ailleurs les difficultés de la cladistique (Joël Mathez, communication personnelle).

Un groupe animal ayant de multiples caractères végétaux, celui des coraux, va nous fournir un autre exemple d'évolution réticulée.

6. Des êtres vivants différents

Devineresse comme Fartémise, [la verveine] fait pleurer le malade qui guérira et rire celui qui va mourir. Il suffit qu'on entre dans la chambre en tenant l'herbe à la main. Ce n'est pas qu'elle soit mauvaise plaisante: on la cueille en marchant à reculons; elle est d'un monde inverse.

Pierre Lieutaghi, *La Plante compagne*, 1998.

Entre les champignons et les volcans état larvaire de l'eau qui veut devenir feu.

Jacques Lacanière, *Lapidaire Lichens*, 1985.

I like trees because they seem more resigned to the way they have to live than other things do.

Willa Caïher.

Dans les pages qui précèdent, les termes animaux et plantes désignent des animaux libres et mobiles, et des plantes fixées à un substrat. Se trouvaient ainsi volontairement regroupés, dans une démarche comparative, les êtres vivants qui tiennent dans nos paysages une place de premier plan et sont donc directement et aisément observables par tout un chacun. Mais la réalité est beaucoup plus complexe et la vie ne se limite pas à des pucerons dans un potager, à des poneys dans un pré ou à un jaguar dans une forêt.

Je voudrais enrichir la comparaison en mentionnant quelques exemples biologiques, certes moins accessibles et moins familiers

265

Éloge de la plante

Fig. 77. Les champignons ne sont ni des plantes ni des animaux. A. *Penicillium*, un champignon de type moisissure, dont les axes dressés produisant les spores ont 200 μm de hauteur. B. Les axes rampants — ou hyphes — du *Penicillium* s'allongent et se ramifient à l'intérieur d'un milieu nutritif, un tissu végétal par exemple. C. L'excrétion d'enzymes extracellulaires (à droite) est suivie de l'absorption par les hyphes (à gauche) des produits de la digestion externe du milieu nutritif. D. *Rhizopus*, un autre champignon de type moisissure; les axes dressés portant les sporanges ont 2 mm de hauteur. E. *Cordyceps*. Ce champignon parasite de fourmis tropicales produit, à la mort de son hôte, une structure reproductrice de 20 mm de longueur. F. *Geaster*; diamètre: 30 mm. G. *Phallus*; hauteur: 20 cm; la partie supérieure, où se trouvent les spores, répand une odeur qui attire les mouches. *Geaster* et *Phallus* sont des champignons des forêts d'Europe.

266

Des êtres vivants différents

que les précédents, mais qui amélioreront notre compréhension de la dualité plantes/animaux en apportant les éclairages latéraux qui sont souvent les plus révélateurs.

Les champignons doivent être mentionnés ici. La personnalité de ces êtres, en tant que règne, repose sur un curieux mélange de caractères animaux et végétaux.

LE RÈGNE DES CHAMPIGNONS

Longtemps considérés comme des plantes, ils en sont proches en effet par leur multicellularité incomplète, voire inexistante (figure 77), par l'absence de limite entre soma et germen, par leur cyclose, par leur production de substances toxiques à rôle défensif, enfin par leur immobilité — qui souffre pourtant quelques exceptions. En contrepartie, ils présentent plusieurs caractères animaux : l'absence de chlorophylle va de pair avec la pratique d'un mode de vie hétérotrophe, aux dépens de matières organiques préexistantes. Leur digestion n'est pourtant pas interne comme elle l'est chez les animaux : les champignons excrètent de puissantes enzymes qui bissent la nourriture organique en petites molécules; ces dernières sont ensuite transportées dans le cytoplasme au travers de la membrane cellulaire. La synthèse de la chitine qui constitue leurs parois cellulaires fait partie de leurs prérogatives animales, ainsi que la présence fréquente d'un vrai appareil cinétique intracellulaire — centrioles, aster — et la mobilité de l'organisme, à condition de considérer les myxomycètes comme des champignons, ce que se refusent à faire Margulis et Schwartz [3]. La mobilité des achrasiales lorsqu'elles adoptent la forme de « limaces » a été évoquée au chapitre 2. Toutefois, en matière de mélange entre caractères animaux et végétaux, les champignons ont trouvé leur maître : le groupe des coraux.

Indiscutablement animaux, les coraux ont des caractères végétaux tellement nombreux et tellement visibles — fixation, ramification, recherche de la lumière, etc. — qu'ils ont été confondus avec des plantes jusqu'à la moitié

du XVIII^e siècle. Ce n'est qu'en 1723 que le naturaliste Jean André Peyssonel, dans une communication à l'Académie des sciences, à Paris, suggéra que les coraux étaient des animaux; cette assertion fut tournée en dérision et il abandonna tout

267

Éloge de la plante

travail scientifique [226]. La suite, pourtant, prouva qu'il avait raison et la nature animale des coraux est pleinement reconnue, même si beaucoup d'entre eux continuent à porter des noms de plantes — *Pectinia lactuca*, *Acropora hyacinthus* ou *Pavona cactus* [227].

Quels sont les caractères propres à la vie fixée ? Quelles sont les formes et les fonctions que l'absence de mobilité rend obligatoires ? Les coraux, mieux que les plantes seules, sont susceptibles de nous fournir des éléments de réponse.

Pourquoi mieux que les plantes ? Parce que, dans le milieu aérien qui est le nôtre, les êtres vivants fixés sont pratiquement tous des plantes, et que nous risquons donc de confondre les caractères de la vie fixée avec ceux de la vie végétale. Afin de les distinguer, la comparaison des plantes avec les coraux semble être une bonne méthode; c'est en tout cas une méthode agréable, qui nécessite de fréquents allers et retours entre la forêt et le récif, que seuls séparent la plage éblouissante et le lagon couleur de jade. Bien que ce ne soit pas son caractère majeur, il arrive que la recherche scientifique donne bien du plaisir.

Les coraux constructeurs de récifs, dits hermatypiques, ont une diversité en espèces, une longévité, des dimensions et une répartition géographique qui en font un groupe bien adapté à une comparaison avec les arbres ; cette

démarche s'effectuera dans des domaines aussi nombreux et aussi variés que possible. Des plantes autres que les arbres et d'autres animaux à la fois aquatiques et fixés seront conviés à enrichir le débat.

LES ARBRES ET LES CORAUX

La première similitude apparaît avec l'appropriation de l'énergie. Les coraux constructeurs de récifs vivent en symbiose avec des zooxanthelles; ces algues unicellulaires vivent dans certaines des cellules superficielles du corail (figure 78) et leur densité élevée — un million de zooxanthelles par centimètre carré — donne au corail une couleur verdâtre.

Les produits de la photosynthèse de l'algue profitent au corail et couvrent l'essentiel de ses besoins énergétiques [228]. Il s'ensuit que pour les coraux, comme pour les arbres, la lumière solaire est une

268

Des êtres vivants différents

B

T

%lllllll a

aille' fiililfillfifiilfifiîfifiîfifiîufiîfifiî

Fig. 78. Croissance des coraux et des arbres. A. Croissance en longueur et ramification d'un arbre. B. Croissance en longueur et ramification d'un corail. Le polype, équivalent du méristème, est porté par ses propres productions. C. Croissance en épaisseur d'un corail. Uendoderme (En) contient des zooxanthelles (z). A la base de Pectodenne (Ec) se trouve une zone de cristallisation (Zc) qui permet l'augmentation en épaisseur du squelette calcaire (Sc). Cette augmentation est marquée par un rythme annuel (Ra) qui est à l'origine des anneaux de croissance [228]. D. Croissance en épaisseur d'un arbre. La zone cambiale (Zc) édifie d'un côté le liber (l) et de l'autre le bois (b). La croissance en épaisseur est marquée par un rythme annuel (Ra) qui rend compte des cernes de croissance. Vers l'extérieur du tronc, les parenchymes (p) et le liège (li) ont un rôle de protection.

269

Éloge de la plante

nécessité vitale, qui justifie la croissance en hauteur et la compétition pour l'éclairement.

Pourtant, la photosynthèse de l'algue symbiote n'est pas la seule ressource alimentaire du corail. Les polypes qui le constituent sont carnivores et capturent les animalcules du plancton. La similitude avec la photosynthèse persiste: dans un cas comme dans l'autre, la vie fixée impose de se satisfaire d'une alimentation qui se dirige vers le capteur, ce dernier ne

pouvant se diriger vers elle. Dans un cas comme dans l'autre, il s'agit d'un flux énergétique faible, rendant indispensable la mise en place de grandes surfaces de captation. Le corail, comme la plante, est une vaste surface fixe et, pour des raisons identiques à celles qui s'appliquent aux plantes (chapitre 2), ces surfaces sont, dans la plupart des cas, portées par un système d'axes.

La croissance révèle d'autres similitudes. Le corail s'accroît en longueur par le fonctionnement de zones de croissance équivalant aux méristèmes des plantes et situées comme eux aux extrémités des axes. Dans les deux cas, la croissance est indéfinie et se prolonge pendant toute la durée de la vie.

La figure 78 montre que les accroissements en diamètre peuvent être comparés. Sous la base du polype, entre ce dernier et le squelette, se trouve une zone de cristallisation du calcaire. Formés à ce niveau, les cristaux d'aragonite se déposent sur la surface du squelette, dont l'épaisseur augmente.

De la même façon, le cambium de l'arbre fabrique de nouvelles cellules, aux parois chargées de lignine, qui viennent s'ajouter au bois déjà formé, dont l'épaisseur augmente. Dans un cas comme dans l'autre, il n'est pas exclu que la nécromasse qui s'accumule avec le temps soit de nature excrémentielle (François Feer, communication personnelle).

Chez le corail comme chez l'arbre, des anneaux de croissance annuels, ou cernes, traduisent le caractère rythmique de l'épaississement, le cerné le plus externe étant aussi le plus jeune.

D'ARCHITECTURE CORALLIENNE

Comme l'arbre, le corail est généralement capable de se ramifier, c'est-à-dire que le nombre de ses axes augmente avec le temps, ce qui optimise à la fois l'occupation du volume et l'appropriation de l'énergie (figure 79). Toutefois, dans les deux groupes on connaît des espèces qui ne se ramifient pas, le corail *Fungia* étant l'équivalent zoologique d'un palmier à huile ou d'un chou-fleur.

On trouve dans les deux groupes une symétrie radiale, liée à une croissance verticale le long du rayon terrestre, et une polarité base-sommet, qui traduit le fait que les parties basses sont les plus anciennes et les parties hautes les plus jeunes.

À l'échelle de l'organisme entier, ni les arbres ni les coraux ne présentent de polarité antéropostérieure ou de dorsiventralité, dont nous savons qu'elles sont liées à la mobilité active. Par contre, la dorsiventralité existe à l'échelle de l'organe — feuille, polypes latéraux d'*Acropora* — ou du groupe d'organes — branches de kapokier ou de sapin, rameaux horizontaux d'*Acropora* —, et cette dorsiventralité partielle est liée, dans les deux cas, à la captation de l'énergie (figure 79).

Divers travaux montrent, chez les arbres, l'existence de modèles architecturaux [84, 85, 229]. Ces schémas de ramification sont généralement spécifiques, tout en étant observables chez des espèces dépourvues de liens étroits de parenté. Plus récemment, Dauget [230] a montré que les modèles architecturaux existaient aussi chez les coraux et qu'ils pouvaient même, dans certains cas, être identiques à ceux que l'on trouve chez les arbres (figure 80).

Réitération et colonialité sont communes aux arbres et aux coraux. Mise en évidence chez les arbres [89], la réitération — répétition totale ou partielle de l'architecture — a ensuite été retrouvée chez les coraux [231] (figure 81).

La nature coloniale de l'organisme est connue depuis très long- temps chez les coraux, dont l'individu élémentaire est le polype. Au contraire, la coloniarité des arbres est un concept récent [89]. Dans la colonie que représente l'arbre, l'unité élémentaire est le réitérat [229]. Réitération et coloniarité s'opposent au caractère unitaire des animaux libres et mobiles, et à leur incapacité de répéter leur séquence de morphogenèse.

271

Éloge de la plante

Fig. 79. Morphogenèse des coraux et des arbres. La croissance est indéfinie chez les coraux (A) comme chez les arbres (B). Des zones de croissance, regroupant de nombreux polypes, remplacent les méristèmes. Les polypes latéraux du corail *Acropora formosa* sont dorsiventraux (C), comme le sont les feuilles d'un arbre (D). La ramification du corail *Lobophyllia corymbosa* (E) est comparable à celle d'un lilas (F) [230]. Les rameaux horizontaux d'*Acropora hyacinthus* (G) ont la même architecture et la même dynamique de croissance que les branches basses de très nombreuses espèces d'arbres [230].

272

Des êtres vivants difflérents

Fig. 80. L'architecture des coraux (traits épais) comparée à celle des arbres (traits fins). Les coraux ramifiés présentent des modèles architecturaux qui,

au moins dans les cas montrés ici, sont identiques à ceux des arbres [230].

273

Éloge de la plante

Fig. 81. La réitération chez les arbres et les coraux. A et B. Deux arbres ont été placés en position inclinée, par exemple par un coup de vent. Des réitérats apparaissent, qui restaurent la verticalité perdue [89], tandis que la croissance verticale reprend au sommet. C. Un rameau vivant d'*Acropora nobilis* est disposé horizontalement. Ce corail réitère comme un arbre, pendant que la croissance verticale reprend au sommet du rameau brisé [23]]. D. La même expérience a été effectuée chez le corail *Porites cylindrica* [231]. E. Le corail *Acropora hyacinthus* a normalement une croissance horizontale. Artificiellement placé à la verticale, il réitère des rameaux horizontaux [23 1].

274

Des êtres vivants différents

La longévité est directement liée à la nature unitaire ou coloniale de l'organisme; aucun animal libre ne semble pouvoir vivre plus de trois siècles, un record atteint par certaines tortues. La longévité des plantes est bien supérieure et certaines d'entre elles seraient potentiellement immortelles (chapitre 2). Il en va de même pour les coraux constructeurs de récifs, qui disposeraient d'une longévité immense, « géologique », puisque

leur croissance accompagne l'enfoncement des îles volcaniques, tandis qu'ils forment successivement des récifs frangeants, des récifs barrières, enfin des atolls. Ils sont «potentiellement immortels » [196]. Les mêmes durées de vie (13 000-15 000 ans) ont été avancées pour les coraux et pour les arbres les plus vieux (chapitre 2).

En cas d'amputation d'une partie de leur organisme, un membre par exemple, la plupart des animaux libres doivent se contenter d'une simple cicatrisation (figure 82) et les exceptions sont peu nombreuses — planaire, étoile de mer, crabe, lézard, gymnote. Au contraire, la régénération des parties amputées est un mécanisme habituel des tiges feuillées des plantes et des axes des coraux; il s'agit même d'une règle qui ne souffre qu'un nombre infime d'exceptions (figure 82).

Le grand écologiste anglais John Harper, intéressé par les analogies plantes/coraux, propose une terminologie commune aux deux groupes. Il appelle genet le produit de la sexualité qui représente donc un génotype. Au cours de sa croissance, ce genet peut se trouver dispersé en un grand nombre de ramets [145].

La reproduction asexuée, qui produit les ramets, inexistante chez les animaux libres en dehors de conditions expérimentales particulières, est un mécanisme largement répandu chez les animaux fixés — hydres, coraux — comme chez les plantes. Elle peut être spontanée, comme le bourgeonnement des coraux et le drageonnement des plantes (figure 83), ou artificielle : le bouturage, habituel chez les plantes, est également pratiqué avec succès chez les coraux (Faute, communication personnelle).

RETOUR SUR LA NOTION D'INDIVIDU...

Un animal libre et mobile est un individu, ce qui signifie qu'il n'est pas divisible sans que cela entraîne sa mort. « Qui s'avisera, demande J.-H. Fabre, de porter la hache sur le chat pour le diviser en deux

Éloge de la plante

finançait

Fig. 82. Réactions à l'amputation. A. L'être humain, en cas d'amputation d'un membre, doit se contenter d'une simple cicatrisation. C'est le cas général chez les animaux libres. B. Des exceptions existent mais elles sont peu nombreuses. Chez une étoile de mer, une planaire ou un lézard, l'amputation est suivie d'une régénération. C. Dans le cas d'une jeune feuille, l'amputation n'est pas suivie de régénération, et la feuille adulte est incomplète. Ce type de réaction à l'amputation caractérise la plupart des organes dorsiventraux et bilatéraux des plantes. Par contre, aussi bien chez la plante (D) que chez un corail branchu, *Acropora* par exemple (E), l'amputation d'un axe à symétrie radiale est suivie d'une régénération et l'accident devient rapidement indécélable.

Des êtres vivants différents

ÇZËD H B

Fig. 83. La reproduction asexuée des organismes fixés. A. Bourgeonnement du corail *Fungia fungites*, îles Seribu, Indonésie. B. Bourgeonnement d'une hydre d'eau douce. C. Drageonnement d'un arbre. D. Drageonnement d'une Hydrostachys, *Hydrostachys myriophylla*, chutes de Zongo, Congo-Kinshasa.

277

Éloge de la plante

Fig. 84. La « timidité » des arbres. Elle existe fréquemment entre des arbres de la même espèce, comme le camphrier de Boméo ou le pin parasol (A). Elle peut aussi être observée entre les réitérats qui composent une même cime (B), par exemple chez le meranti ou le chêne vert, ce qui confirme la nature coloniale qu'adoptent ces arbres lorsqu'ils atteignent de grandes dimensions. Une « timidité » analogue peut être observée entre des colonies coralliennes (C) appartenant ou non à la même espèce (îles Seribu, Indonésie).

278

Des êtres vivants différents

parties égales, dans l'espoir que les deux moitiés continueront à vivre et formeront deux animaux distincts ayant désormais leur existence propre ? » [88].

Réitération, coloniarité, régénération après traumatisme, reproduction asexuée spontanée ou artificielle, tous ces mécanismes sont peu compatibles avec l'idée d'individu. Même s'ils ne sont pas coloniaux, comme l'herbe armuelle *Arabidopsis* ou le corail *Fungia*, ces organismes fixés ne sont pas tués si on les divise en deux parties égales; c'est vrai, a fortiori, pour les arbres et les coraux coloniaux. Des considérations physiologiques et génétiques renforcent la nécessité d'abandonner le concept d'individu lorsqu'il s'agit d'êtres vivants fixés.

Un système de défense immunitaire, plus ou moins perfectionné selon les groupes, confère aux animaux libres une protection de leur identité individuelle; cela leur permet de surmonter les agressions parasitaires, de guérir leurs blessures, d'éliminer les cellules malades, déstructurées ou génétiquement déviantes. Ni les arbres ni les coraux ne disposent de véritables défenses immunitaires. Ils ont tout au plus des mécanismes de reconnaissance du soi et du non-soi, encore peu connus, qui semblent plus efficaces entre espèces distinctes qu'entre deux organismes appartenant à la même espèce. Deux okoumés ou deux macarangas peuvent se souder par leurs racines, mais on ne trouvera pas de soudure entre un okoumé et un macaranga.

S'utilisant eux-mêmes comme substrat, arbres et coraux sont capables de recoloniser leurs propres tissus morts et de les recouvrir de tissus vivants (Yves Caraglio, communication personnelle). On ne sait pas encore si la « timidité des arbres » [232] relève d'un mécanisme de reconnaissance du soi et du non-soi; mais il est établi que cette timidité, d'abord observée chez les arbres, existe aussi chez les coraux (figure 84).

Chez les plantes, il est fréquent que des défenses chimiques puissantes et diversifiées, sous la forme de métabolites secondaires — polyphénols, anthocyanes, alcaloïdes, flavonoïdes. .. —, assurent la protection contre les prédateurs herbivores. Les animaux marins fixés bénéficient également de la protection qu'assurent des métabolites secondaires [233 à 237]. Ces défenses chimiques contribuent elles aussi à pallier l'absence de défenses immunitaires, chez les coraux comme chez les arbres.

Éloge de la plante

❖ ET SUR LA PLASTICITÉ

Ces deux groupes manifestent l'un et l'autre une très forte plasticité corporelle, qui se mesure à l'ampleur des modifications que l'environnement est capable d'imposer à l'expression d'un génome [147]. On se souvient que si les animaux libres présentent quelques exemples de plasticité corporelle, ces derniers sont rares. Dans Pensement, les animaux préfèrent s'enfuir plutôt que de laisser les vicissitudes de l'environnement modifier leur organisation corporelle; ce qu'ils ont de plus plastique, c'est leur comportement, pas leur corps. On se souvient de la forte plasticité des plantes, dont celles qui ont souvent la vie la plus longue, les arbres.

Les coraux, une fois encore, se comportent comme les plantes. Ils ont une plasticité corporelle très développée, contrôlée par des variations de profondeur, par les courants, le choc des vagues, la turbidité de l'eau, la durée d'émersion, etc. Cette plasticité est tellement forte (figure 85) qu'elle rend presque impossible la distinction entre certaines espèces et « crée des problèmes majeurs dans la taxonomie des coraux [dont] moins de 20 % des espèces peuvent être identifiées sans que l'on connaisse leur environnement physique » [238, voir aussi 239].

La plasticité génétique est plus difficile à évaluer, mais elle soulève des problèmes plus profonds. On se souvient qu'elle est faible chez les animaux libres, qui ont des génomes stables dans l'espace et dans le temps, mais qu'elle est au contraire très forte chez les plantes, dont les génomes sont plastiques, ou même fluides. Cette plasticité résulte d'au moins quatre mécanismes, fréquents chez les plantes et absents chez les animaux libres : la coalescence de formes juvéniles, l'accumulation de mutations

somatiques, l'hybridation entre espèces différentes et l'apparition de séries d'espèces polyploïdes.

Bien que la recherche en génétique soit peu avancée dans le cas des coraux, on sait déjà qu'ils possèdent ces quatre mécanismes et leur doivent une plasticité génétique comparable à celle des plantes. Chez les coraux *Pocillopora* et *Porites* de la Grande Barrière australienne, la formation d'une colonie se fait par soudure de larves; issues de la reproduction sexuée, ces larves sont génétiquement distinctes, et la colonie adulte sera donc une mosaïque génétique [193, 196]. Ce

280

Des êtres vivants différents

Fig. 85. Plasticité d'un corail. Plasticité corporelle du corail *Pocillopora damicornis*, de la Grande Barrière d'Australie, en fonction de l'environnement des colonies; depuis la base du « tombant » jusqu'aux eaux peu profondes du lagon, marquées par une turbidité due à la proximité de la mangrove, la forme des colonies varie de façon continue, mais dans des proportions telles que la confusion devient fréquente avec d'autres espèces du genre *Pocillopora* [238].

même mécanisme de coalescence de formes juvéniles est connu chez les éponges [98, 240, 241] et il a été retrouvé plus récemment chez les algues marines [191, 192].

La figure 86 montre l'apparition et le développement, dans une colonie corallienne, d'un secteur morphologiquement modifié, appelé néoplasme. Il est probable qu'une mutation somatique soit à l'origine du néoplasme, qui

serait alors comparable aux rameaux mutants connus chez les arbres [238]. Artificiellement, le néoplasme peut être isolé, cultivé et conduit à former une colonie « mutante ». Ce même mécanisme est utilisé en arboriculture fruitière pour créer un nouveau cultivar à partir d'un rameau mutant présentant des caractères intéressants.

281

Éloge de la plante

En ce qui concerne l'hybridation interspécifique, elle a été obtenue artificiellement chez les coraux appartenant aux genres *Acropora*, *Montipora* et *Platygyra*. Des hybrides intergénériques *Platygyra* \times *Leptoria* ont même été obtenus. Ces divers croisements n'ont pas été observés dans la nature, mais il est vraisemblable qu'ils peuvent s'y produire [238]. Sur ce plan, arbres et coraux semblent fonctionner de manière identique. On peut émettre l'hypothèse selon laquelle, pour l'un et l'autre groupe, l'hybridation interspécifique serait un mécanisme augmentant la plasticité génétique indispensable à la vie fixée.

Quant à la polyploïdie, on se souvient qu'elle permet un appariement normal des chromosomes à la méiose d'un hybride, même si les parents de ce dernier n'avaient pas des génomes identiques — par exemple parce qu'ils appartenaient à des espèces différentes. C'est pourquoi le double mécanisme hybridation interspécifique + polyploïdisation (figure 87) est l'un des plus importants de l'évolution des plantes ; 75 % des angiospermes et 95 % des fougères seraient des polyploïdes.

Fig. 86. Rameau mutant et néoplasme. À gauche, un rameau mutant dans la cime d'un arbre. À droite, un néoplasme dans une colonie corallienne. Dans

un cas comme dans l'autre, Forigine est ponctuelle (flèches); il est probable que les néo- plasmes coralliens proviennent de mutations somatiques (J.E.N. Veron, commu- nication personnelle) [238].

282

Des êtres vivants difflérents

C D

Fig. 87. Hybridation entre espèces différentes et polyplaiiiiisation. A et B sont les gamètes de deux espèces distinctes, dont les chromosomes diffèrent par leur nombre, leur forme et leur structure. L'hybride (C) est stérile : il est incapable d'ap- parier ses chromosomes et sa méiose n'est donc pas possible. Si l'hybride devient polyploïde (D), il est alors capable de pratiquer une méiose normale. donc de se reproduire.

Une série d'espèces polyploïdes a été récemment signalée chez les coraux du genre *Acropora* [242]. Il s'agirait, comme chez les plantes, d'un mécanisme permettant Pappariement méiotique de génomes non identiques. Sur le plan de la génétique, comme 1e dit avec humour J.E.N. Veron, le spécialiste australien des coraux : « Les connaissances accumulées pendant la dernière décade ont eu pour résultat de sortir les coraux de la confortable sphère de compréhens- sion traditionnellement associée aux vertébrés et de les plonger dans la sorte de chaos habituellement réservée aux plantes » [238].

L'ÉVOLUTION RÉTICULÉE

Chez les animaux libres, l'évolution se déroule le long d'un certain nombre de lignes directrices clairement visibles qui marquent localement la phylogenèse, même si elles ne se prolongent que sur des durées limitées: la diversification des fonctions cellulaires,

283

Éloge de la plante

Fi B

Fig. 88. Phylogenèse réticulée et phylogenèse directionnelle. A. La phylogenèse réticulée des coraux ou des plantes vue par Veron [238]. B. La phylogenèse directionnelle des animaux vue par Gould [47]. La flèche indique l'écoulement du temps. Cette comparaison des deux phylogenèses n'a pas d'autre ambition que de montrer la fréquence des fusions dues aux hybridations interspécifiques en A, et leur inexistence en B. D'autres phénomènes, comme la diversification ou l'extinction, sont présents dans les deux phylogenèses.

l'adaptation à la vie terrestre ou, au contraire, la spécialisation pour la nage, le perfectionnement du système nerveux, etc. Chez ces animaux, la phylogenèse, qualifiée de directionnelle, peut être schématisée sous la forme d'un arbre, culminant en un certain nombre d'apex en croissance (figure 88). La quasi-inexistence des hybridations interspécifiques

préserve l'indépendance de ces apex, ce qui leur pennet d'édifier des branches maîtresses distinctes.

Ni les plantes, ni les coraux n'ont une phylogenèse directionnelle. On qualifie de réticulée leur phylogenèse, marquée par l'absence de lignes directrices de quelque ampleur, par la fréquence des hybridations interspécifiques et même par la fusion de deux espèces en une seule, responsables de la structure en réseau (figure 88).

Enfin, les arbres et les coraux ont en commun la possibilité de marquer le paysage de façon plus profonde et plus durable que ne peuvent le faire les animaux libres.

284

Des êtres vivants dififérents

LA FORÊT ET LE RÉCIF

L'une et l'autre témoignent de la prédominance de la Vie fixée dans les paysages naturels, qu'ils soient terrestres ou marins; seules les sociétés humaines sédentaires, avec leurs villes et leurs routes, ont un impact paysager comparable à la forêt d'Amazonie ou à la Grande Barrière australienne.

Sur quoi se fonde-t-elle, cette prédominance des arbres et des

'coraux ? Sur les grandes dimensions qu'autorise une croissance indé-

finie et sur des longévités sans limite; mais ces deux points ne sont pas les seuls, il faut y ajouter l'accumulation de nécromasse, commune aux arbres et aux coraux et interdite aux animaux libres puisqu'elle est incompatible avec la mobilité. John Harper [227] remarque que les organismes coloniaux — qu'il appelle « modulaires » — sont capables d'accumuler une puissante nécromasse, par exemple la tourbe que forment les sphaignes, le bois des arbres et les squelettes qui constituent le récif corallien; cette nécromasse, dit Harper, est « recouverte par une fine peau de modules actifs et nourriciers, polypes ou feuilles », et il ne semble pas exclu qu'elle soit de nature excrémentielle (chapitre 4).

Les récifs, comme les forêts, présentent des canopées, interfaces dont la diversité biologique est exceptionnellement élevée. Les similitudes entre les arbres et les coraux se prolongent dans le domaine de la biogéographie. Dans un cas comme dans l'autre, c'est entre les tropiques (figure 89) que l'on trouve la diversité biologique la plus importante et les organismes les plus volumineux. La forêt tropicale est plus imposante et plus riche en espèces que la forêt des hautes latitudes; hors des tropiques, les coraux existent mais, n'ayant pas de zooxanthelles symbiotes, incapables d'utiliser l'énergie solaire, ils ne forment pas de récifs [243].

Cette comparaison arbres/coraux devrait donner une certaine légitimité à la recherche des caractères propres à la vie fixée; cela devrait aussi nous permettre de mieux comprendre ce que c'est, au fond, que d'être une plante.

Fig. 89. Prédominance de la vie fixée dans les paysages naturels : la forêt et le récif. L'une et l'autre trouvent leur expression la plus complète entre les deux tropiques [243]. La forêt tropicale est en gris et les récifs noirs.

Des êtres vivants différents

COMMENT PEUT—ON VIVRE FIXÉ ?

La fixation empêchant la recherche active de puissantes sources d'énergie, l'être vivant fixé doit se satisfaire d'une énergie rare et aléatoire, qu'elle soit lumineuse ou non; il compense ce handicap en développant de vastes surfaces de captation; l'existence d'un système d'axes ramifiés, à croissance indéfinie en longueur comme en diamètre, serait une disposition optimale, la symétrie radiale permettant la captation énergétique dans n'importe quel azimut à partir d'un axe vertical à polarité base-sommet.

La croissance indéfinie a d'autres avantages : elle permet d'échapper aux concurrents qui exploitent la même source d'énergie et de réparer les dégâts commis par les prédateurs; ces derniers peuvent aussi être dissuadés par des défenses biochimiques.

Parmi les attributs de la vie fixée, il semble que l'on puisse compter l'architecture, la plasticité corporelle, la multiplication végétative, la régénération, la réitération et la coloniarité, un « mode de vie hautement développé fondé sur le sacrifice de l'individu » [105].

Il serait erroné de considérer que les êtres vivants fixés sont dépourvus d'organes des sens et la sensibilité ne leur fait pas défaut. Il y a cependant un sens qu'ils n'ont pas : la vision ; et c'est fort heureux. On imagine quelle frustration ce serait de voir la proie et de ne pouvoir s'en approcher, de voir le prédateur et de ne pouvoir ni s'enfuir, ni même se cacher!

La fixation empêchant la recherche active de partenaires sexuels, l'être vivant fixé doit utiliser des vecteurs physiques ou la mobilité d'autres êtres vivants pour assurer la dispersion de ses gamètes. Ces derniers, avec les formes embryonnaires, représentent la seule phase libre de son cycle.

Face aux aléas liés à la vie fixée, la plasticité du génome se présente comme une assurance efficace, maintenue par des mécanismes tels que la coalescence de formes juvéniles, la mutation somatique, l'hybridation entre espèces ou la polyploïdie. L'absence de séparation soma/germes permet aux mutations somatiques d'être transmises à la descendance; tout cela se traduit par une phylogénèse réticulée.

Enfin, l'être vivant fixé doit accumuler de nécromasse ses dimensions souvent énormes et son importance paysagère; il doit à

287

Éloge de la plante

son caractère colonial sa potentielle immortalité. Au contraire, certaines structures ne sont pas rendues obligatoires par la vie fixée mais sont les apanages de tel ou tel groupe; il en est ainsi des racines ou des méduses.

Je ne prétends pas que tous les êtres vivants fixés — vorticelles, morilles, balanes, lichens, cochenilles, laminaires, patelles, moules, acétabulaires, chiques, éponges, rémoras. . . — présentent nécessairement tous les caractères énumérés ici; phylogénétiquement, la fixation est plus ou moins ancienne, et elle impose un « syndrome » plus ou moins complet.

Comparer les plantes terrestres avec des animaux marins est une entreprise qui peut paraître incongrue. Pourtant, la mise en évidence de toute une gamme de similitudes, en justifiant cette démarche a posteriori, doit nous inciter à braver l'incongruité et à aborder d'autres domaines de la biologie. C'est dans cette optique que je voudrais consacrer quelques instants à comparer les plantes avec les sociétés d'insectes.

LES PLANTES ET LES SOCIÉTÉS D'INSECTES

L'idée est déjà ancienne ; on la doit à William Morton Wheeler, professeur d'entomologie à Harvard, dont le célèbre article « The Ant- Colony as an Organism » date de 1911 [244]. Depuis cette époque, les analogies physiques évidentes qui unissent l'organisme et la colonie fascinent les entomologistes et, malgré des hauts et des bas, la comparaison n'a cessé de gagner en profondeur et en précision [105].

Grâce à Bruno Corbara, éthologiste et spécialiste de la sociogénèse, j'ai pu esquisser un tableau des caractères de ce super- organisme — c'est ainsi que les entomologistes l'appellent, sans préciser s'il s'agit d'une plante ou d'un animal.

Les insectes sociaux constituant un monde d'une extraordinaire diversité, il ne faudrait pas s'attendre à ce qu'une même société présente l'ensemble des caractères qui vont être énumérés ; l'idée de superorganisme procède d'une vision synthétique des sociétés d'insectes, introduite par Wheeler et enrichie par ses nombreux successeurs, notamment Wilson. La société de fourmis — c'est surtout d'elles qu'il sera question ici — comporte une partie souterraine, le

288

Des êtres vivants différents

Fig. 90. Les sociétés de fourmis et leurs analogues dans d'autres groupes d'êtres vivants. Lorsque la nourriture est répartie de façon homogène, filaments de champignons (A) et colonnes de fourmis (B) adoptent une même disposition en étoile autour du point de départ. Si la nourriture est

inégalement répartie, les colonnes de fourmis prennent des allures d'arbres. C. Les colonnes de la fourmi *Eciton rapax*. D. Celles d'*Eciton burchelli* [105]. E, par comparaison, le gonfalo (*Qualea rasea*, Vachysiaceae, Guyane, Brésil). Pour B, C, D et E, l'échelle est la même. F. Chez les fourmis comme chez les plantes, la recherche de Pénergie conduit à adopter des

axes plus ou moins ramifiés; la « dominance apicale » est plus ou moins forte [245].

289

Éloge de la plante

nid, avec les reines et leurs descendances, et une partie aérienne, représentée par des colonnes d'ouvrières et de soldats chargées de capturer les proies et de les ramener au nid. La distribution spatiale de ces colonnes ressemble à celle de filaments de champignons poussant à la surface d'un milieu nutritif. Si la nourriture est répartie de façon homogène, filaments de champignons et colonnes de fourmis adoptent une même disposition en étoile régulière autour du point de départ (figure 90) [245]. Si au contraire la nourriture prend la forme de concentrations locales inégalement réparties, un système de repérage doit être mis en place, et les colonnes de fourmis prennent des allures d'arbres, avec des troncs et des branches (figure 90).

La recherche d'une nourriture localisée et lointaine conduit les fourmis, comme les plantes, à adopter un mécanisme de coordination collective qui se traduit par la formation d'axes à croissance apicale (figure 90). En fonction du degré de vigueur de cette coordination, une dominance apicale s'exerce plus ou moins fortement et on observe des axes plus ou moins ramifiés; la disparition de la dominance apicale conduit à l'apparition

d'éventails, la croissance se ralentit et l'exploration cède la place à l'exploitation, selon une stratégie typiquement végétale. << La colonie [de fourmis] se reproduit sur le mode des plantes. Elle déverse dans l'environnement une multitude de "graines" — les reines colonisatrices — dans l'espoir qu'au moins une ou deux prennent racine » [105].

Un fonctionnement décentralisé donne aux sociétés de fourmis une grande résistance aux aléas climatiques; la température est maintenue optimale — environ 30 °C — et l'humidité atmosphérique reste, à l'intérieur du nid, plus élevée que dans l'air ambiant. Chez les termites, le contrôle du climat est encore plus poussé, puisque ces insectes réalisent une véritable climatisation de leurs nids. Par ailleurs, ces termitières, aux formes souvent élaborées, sont réparées en cas d'accident selon un processus qui évoque la réitération d'un arbre qui tombe (figure 91, à comparer avec la figure 61).

Le fonctionnement décentralisé se traduit aussi par la possibilité de bouturage qu'offrent les espèces dites polygynes, dont chaque société renferme plusieurs reines fécondes. Il est possible, artificiellement, de prélever une fraction de la société et de l'implanter dans un site différent; on constate alors que les reines manquantes sont remplacées et qu'une société complète se régénère.

Certaines sociétés sont capables de se reproduire de façon spontanée par bourgeonnement, à la manière d'un arbre qui drageonne.

290

Des êtres vivants différents

Fig. 91. Réitération d'une termitière. A. La termitière d'origine. B. Après sa chute, la termitière est réparée par un processus de réitération (Congo-

Brazzaville, Hubert de Foresta, communication personnelle). Ce processus est identique à celui que l'on observe chez les arbres (C) [246].

Lorsque les sociétés ainsi apparues ne se séparent pas de la société initiale, on voit naître une fédération de nids interconnectés, qui peut atteindre des tailles démesurées. Une fédération de *Formica yessensis*, repérée sur la côte d'Hokkaido, au nord du Japon, se compose de quarante-cinq mille nids interconnectés, comprenant des centaines de millions d'ouvrières et de reines ; l'absence d'agressivité entre les fourmis des différents nids indique les limites territoriales de la fédération. Cet équivalent animal d'un clone de plantes couvre 270 hectares et, comme ce dernier, il est « potentiellement immortel » [105]. « Mourir, dit Comte-Sponville, est le prix à payer d'être soi... »

291

Éloge de la plante

D E

Fig. 92. Quelques analogues des végétaux trouvés en dehors du monde vivant. A. Uimage fractale approximative d'une feuille de fougère, obtenue par itération de quelques fonctions morphologiques simples [247]. B. Un cristal de neige; à comparer avec C, un étage de branches horizontales d'araucaria. D. Des dendrites, formées par infiltration d'oxyde de manganèse au travers d'une roche fissurée. E. La croissance d'un cristal par translation spiralee d'une dénivellation à l'échelle moléculaire; cette « dislocation-vis » attire les molécules provenant de la solution ambiante, ce

qui fait pousser le cristal vers le haut [248]. Uanalogie conceme le méristème édificateur de la tige d'une plante.

292

Des êtres vivants différents

ÉTHOGENÈSE OU MORPHOGENÈSE

J 'emprunte le fil de ce qui suit à Bruno Corbara, qui retrouvera ici sa problématique de recherche. L'une des plus importantes diffé- rences entre une plante composée de cellules et une fourmilière com- posée de fourmis ne réside-t-elle pas dans le fait que les éléments constitutifs restent agrégés dans la première, alors qu'ils se dispersent dans la seconde? Dans un cas comme dans l'autre, ces éléments doivent échanger assez d'informations pour assurer la cohésion de l'ensemble. Les messages olfactifs qu'échangent les fourmis ont leur pendant dans les messages « hormonaux » qui unissent les cellules de la plante en croissance. Dans les deux cas, la division du travail s'impose, qui entraîne une différenciation ; Péthogenèse, qui confère aux insectes des comportements adaptés à chaque fonction, ce qui entraîne la différenciation en castes, trouve un parallèle dans la morphogenèse, qui différencie les cellules jusqu'à ce que toutes les fonctions nécessaires soient remplies et que s'édifie la plante entière, avec ses divers organes.

Fixité, résistance aux aléas, morphogenèse et réitération, bouturabi- lité et régénération, croissance illimitée et immortalité potentielle conférée par la structure coloniale, tels sont, parmi les caractères des sociétés d'insectes, ceux qui évoquent les plantes. Je laisse aux ento- mologistes le soin de

déterminer si leur superorganisme est une réalité ou une vue de l'esprit; mais s'il existe, c'est certainement une plante.

À LA RECHERCHE DES ANALOGUES

Jusqu'où doit-on aller si l'on cherche, dans le réel qui nous entoure, des formes analogues à celles des plantes ? Au-delà des limites de la vie, sans aucun doute. La figure 92 groupe quelques-uns de ces analogues végétaux, trouvés en dehors du monde vivant. Par infiltration d'un oxyde de manganèse au travers d'une roche fissurée, on voit se mettre en place des figures végétales que les géologues nomment dendrites, un terme qui évoque les plantes (dendron : « arbre » en

293

Éloge de la plante

grec). Un étage de branches horizontales d'Araucaria mérite d'être comparé à un cristal de neige (figure 92).

Passionné par les fougères depuis son enfance, le mathématicien Michael Bamsley formule l'hypothèse qu'une spore de fougère ne contient qu'une quantité nécessairement limitée d'information. Si cette information s'exprime morphologiquement par itération, on obtient la fougère elle-même. Partant d'une fronde d'asplénium, Bamsley en construit une image fractale par itération de quelques fonctions morphologiques simples [247] (figure 92).

C'est une tradition scientifique déjà ancienne en France que de comparer les plantes à des cristaux. Auguste Bravais, l'un des fondateurs de la cristallographie, s'intéresse d'abord aux plantes; son père Pentraîne dans des excursions botaniques autour d'Annonay, sa ville natale, et, toute sa vie, il s'appliquera à repérer les régularités végétales. Plus tard, en Algérie, il étudie avec soin les réseaux d'aréoles qui marquent avec tant de netteté les raquettes des figuiers de Barbarie (*Opuntia ficus-indica*, Cactaceae) et c'est vraisemblablement à cette plante qu'il doit ses premières intuitions dans le domaine de la physique des solides. En 1854, reçu à l'Académie des sciences pour ses travaux de cristallographie, il indique lui-même ce qu'a été sa trajectoire intellectuelle : « D'abord, ce sont mes études botaniques sur la disposition des feuilles dites curvisériées dans les végétaux qui m'ont amené à la considération géométrique des réseaux de points. C'est cette dernière étude, jointe à la notion du mode de coordination des molécules des cristaux, qui m'a fait écrire mon mémoire sur les assemblages de points dans l'espace. >>

Auguste Bravais a inspiré des continuateurs, dont certains ont vu entre plantes et cristaux bien plus que de curieuses ressemblances. Pour Henri Doffin [250], la plante est un cristal et ses arguments méritent réflexion. Un cristal, comme une plante, est le résultat d'une croissance. Dans une solution saturée et à partir d'un germe approprié, le cristal s'accroît en fixant à sa surface des atomes ou des molécules, d'où une baisse de concentration à proximité de la face en croissance, avant l'établissement d'un courant tendant à maintenir l'équilibre des concentrations. Un régime stationnaire s'établit, un apport de matière de régions plus éloignées de la solution compensant la matière fixée par le cristal : si l'on remplace les molécules par des cellules, l'ensemble se met à fonctionner comme un méristème. Pour Doffin, la plante est un cristal allongé — on appelle cela un whisker — dont l'élément constitutif est la cellule.

La croissance cristalline fait appel à une dislocation-vis, qui est une dénivellation parcourant une partie de la face du cristal (figure 92). Des molécules provenant de la solution ambiante et atterrissant sur le cristal se logent le long de la dislocation-vis, qui tend à se translater; comme l'une de ses extrémités est fixe, elle s'enroule sur elle-même en une couche spiralée sans fin [248]. On trouve autant de spirales dextres que de sénestres.

LA PLANTE EST-ELLE UN CRISTAL ?

Pour Henri Doffin, cela rend compte de la nature fondamentale- ment spiralée des plantes, ainsi que du nombre équivalent de plantes dextres et sénestres, comme pour des cristaux énantiomorphes. Dans le cas de la plante, la spirale porte les feuilles, c'est la spirale phyl- lotaxique visible à l'œil nu sur la tige de n'importe quelle plante à feuilles alternes — pin, chêne ou tournesol (figure 93). Les interac- tions entre deux spirales de signes contraires rendent compte des feuilles opposées ou verticillées.

La dislocation-vis étant une dénivellation, sa présence à un bout du cristal impose celle d'une autre dislocation-vis à l'autre bout : le sys- tème est fait pour pousser par les deux extrémités, comme l'ensemble tige-racine (figure 93). Comme dans le cas de la plante, il n'y a pas de limite théorique à la croissance d'un cristal et on peut toujours en obtenir un plus gros en maintenant les conditions adéquates.

L'apparition périodique des feuilles le long de la spirale pourrait être une manifestation de ce que les cristallographes appellent l'e'pi- taxie (Joël Doffin, communication personnelle); si une substance commence à cristalliser selon un système donné, avant d'être rem- placée par une deuxième substance dont la maille de cristallisation est un peu différente, on constate l'adoption du premier système, suivie de l'apparition périodique de dislocations-vis qui constituent autant de points de croissance latéraux. Sur la plante, cela correspondrait à l'apparition des bourgeons axillaires situés

aux nœuds d'un réseau. Les substances distinctes du modèle cristallographique pourraient correspondre, dans la plante, aux cellules différentes que produisent les strates d'un même méristème apical (chapitre 5). Concevoir la plante comme un cristal en croissance dont l'élément de base serait la cellule conduit à la figure 93.

295

Éloge de la plante

Fig. 93. Comparaison entre les plantes et les cristaux. A. Lors de la croissance cristalline, l'interaction entre deux dislocations-vis de sens contraires conduit à la formation de terrasses fermées, analogues à la phyllotaxie verticillée [249]. B. L'ensemble tige-racine est comparable à un cristal qui pousse par les deux bouts. C. La plante peut être conçue comme un cristal en croissance dont l'élément de base serait la cellule et sur lequel des dislocations-vis latérales seraient les bourgeons latéraux [250]. D. Chez les plantes, comme chez les coraux, les deux sens d'enroulement existent à des fréquences égales. Ces deux plantes, dont l'une est l'image de l'autre dans un miroir, sont des énantiomorphes. E. Le réseau phyllotaxique, peu visible sur une tige cylindrique, devient évident si l'on développe une partie quelconque du cylindre.

296

Des êtres vivants différents

OceanofPDF.com

Cette conception n'est évidemment pas à l'abri de la critique; on peut objecter, par exemple, que les forces qui assurent la cohésion entre les cellules n'ont rien à voir avec celles qui unissent les atomes dans un cristal; il reste que, dans le cristal comme dans la plante, des forces de cohésion existent entre les éléments constitutifs.

Dans un livre célèbre, Jacques Monod plaide pour cette conception cristalline de l'organisme vivant. Au contraire des objets, naturels ou artificiels, qui doivent l'essentiel de leur forme à l'action d'agents externes, les cristaux, comme les êtres vivants, se distinguent par le caractère autonome de leur morphogenèse. La structure visible d'un

"cristal reflète directement l'arrangement spatial des atomes qui le

constituent. Un peu comme l'être vivant est l'expression visible de son génome, le cristal, dit Monod, « est l'expression macroscopique d'une structure microscopique ». Enfin, dans les deux cas, un germe est nécessaire pour initier la morphogenèse et, « par la propriété de reproduction invariante, les êtres vivants et les structures cristallines se trouvent une fois de plus associés et opposés à tous les autres objets connus dans l'univers » [251].

Ces idées ont été reprises par la suite [252], mais j'arrête ici cette comparaison plante/cristal, en espérant que mes collègues physiciens voudront bien excuser ce que cette cristallographie vue par un botaniste peut avoir de peu orthodoxe.

Stéphane Douady et Yves Couder, physiciens à l'École normale supérieure, réalisent expérimentalement un analogue végétal dont le degré de réalisme est particulièrement fort [253, 254]. Le dispositif est le suivant (figure 94).

Au centre d'un plateau circulaire recouvert d'une couche d'huile on fait tomber des gouttes calibrées d'un ferrofluide. Un champ magnétique

vertical entraîne ces gouttes vers la périphérie du plateau, tout en les changeant en de petits dipôles qui se repoussent les uns les autres. Compte tenu de cette force de répulsion, chaque goutte qui tombe se dirige vers la zone de moindre résistance. On se rend compte que le plateau circulaire et les dipôles deviennent respectivement les analogues d'un méristème apical et des ébauches foliaires qu'il construit. Un simple réglage de la périodicité des gouttes — ce que les botanistes appellent le plastochrone — permet aux expérimentateurs de simuler les diverses phyllotaxies, distiques ou spiralées, avec d'autant moins de lignes de feuilles — ou parastiques — que la force de répulsion entre les gouttes est plus élevée (figure 94). Une simulation numérique fondée sur les mêmes hypothèses physiques

297

Éloge de la plante

Fig. 94. Des physiciens réalisent un analogue de méristème. A. Le dispositif expérimental comporte un récipient circulaire (r) recouvert d'une couche d'huile (h), au centre de laquelle tombent des gouttes d'un ferrofluide. Le champ magnétique (H) transforme les gouttes (f) en dipôles qui se repoussent les uns les autres. En faisant varier la périodicité des gouttes et leur force de répulsion réciproque, on obtient une phyllotaxie distique (B), une phyllotaxie spiralée d'indice $2/5$ (C) ; un faible niveau de répulsion des gouttes ferrofluides correspond à une phyllotaxie à nombre élevé de parastiques (D). Des simulations numériques permettent de réaliser des phyllotaxies très riches, type « capitule de tournesol » (E), ainsi que des feuilles opposées-décussées (F) [253].

298

Des êtres vivants difflérents

permet de compléter l'ensemble des dispositions phyllotaxiques connues. Les deux auteurs concluent à un contrôle presque exclusivement externe de la forme et du fonctionnement méristématique, le rôle des gènes se limitant à la spécification du matériau.

Porter un regard global sur ces analogues végétaux issus d'un monde qui n'est pas celui du vivant peut nous conduire à des positions contradictoires.

IMMANENCE ET TRANSCENDANCE

Il paraît légitime de considérer ces ressemblances comme fortuites, et d'ailleurs superficielles, eu égard au fait que les éléments constitutifs et les forces qui les rassemblent sont par trop différents, selon que l'on s'adresse au vivant ou au non-vivant. C'est une position fréquente à l'heure actuelle, où, dans le milieu de la recherche, on tend à n'accorder à ces analogues qu'une attention amusée, nuancée parfois d'esthétisme et de curiosité.

On peut aussi adopter un point de vue plus positif. Bien qu'il soit impossible, dans le détail, d'évaluer la portée des conclusions que l'on peut tirer de l'étude de ces analogues, ne nous apportent-ils pas une certaine lumière sur un point essentiel de notre compréhension de la plante, son adéquation au monde physique, sa conformité aux règles environnantes, son adaptation au réseau des contraintes dans lequel la vie fixée Penferme ?

Bien sûr, l'animal aussi doit s'accommoder des lois physiques, mais il le fait dans un style bien à lui: du fait qu'il est mobile, il cherche plutôt à fuir les difficultés qu'à s'y soumettre. On peut, peut-être, présenter l'évolution

animale comme une augmentation du nombre de degrés de liberté, conduisant à l'acquisition d'une autonomie de plus en plus complète vis-à-vis des contraintes du milieu [255]. Au contraire, l'évolution des plantes serait une adaptation de plus en plus poussée à la dure réalité, une intégration de plus en plus complète à l'environnement (Rose Héban, communication personnelle). L'animal nous donne l'image de sa propre liberté; la plante, plus modeste, traduit les contraintes du milieu. Chacun exprime à sa façon ce contraste. Pour Aristote, l'animal a une « âme appétitive » liée à son statut de prédateur, alors que la plante a une « me végétative diffuse ».

299

Éloge de la plante

Respecte dans la bête un esprit agissant... Chaque fleur est une âme à la Nature éclore.

Gérard de Nerval, Vers dorés.

Francis Ponge, parlant des arbres : « Ils ne sont qu'une volonté d'expression. Ils n'ont rien de caché pour eux-mêmes, ils ne peuvent garder aucune idée secrète, ils se déploient entièrement, honnêtement, sans restriction [...], ils ne s'occupent qu'à accomplir leur expression : ils se préparent, ils s'ornent, ils attendent qu'on vienne les lire » [82].

René Thom est à peine plus prosaïque : « Une contrainte fondamentale de la dynamique animale, dit-il, qui distingue l'animal du Végétal, est la prédation [. . .]. La plante n'a pas de proie individuée, elle cherche donc

toujours à s'identifier à un milieu tridimensionnel. » Chez le végétal, « on trouve une sorte de dilution fractale dans le milieu nourricier ambiant » [49].

Peut-être à la transcendance de l'animal et de l'être humain faut-il opposer l'immanence de la plante.

7. L'écologie

Faunes qui habitez ma terre paternelle,

Qui menez sur le Loir vos danses et vos tours, Favorisez la plante et lui donnez secours, Que l'Été ne la brûle, et l'Hiver ne la gèle.

Pierre de Ronsard, Sonnets pour Hélène. 1578.

Le nom du monde est forêt. Ursula Le Guin, 1979.

Et qu'un bras nous allongions Sur les mers, vers le Brésil, Pour cueillir un fruit des îles Résumant toute la terre.

Jules Supervielle, Gravitations, 1925.

Pendant que le parfum des verts tamariniers, Qui circule dans l'air et m'enfle la narine, Se mêle dans mon âme au chant des mariniers.

Charles Baudelaire, Parfum exotique, dans Les Fleurs du mal, 1861.

Marcher dans une forêt entre deux haies de fougères transfigurées par Pautonne, c'est cela un triomphe. Que sont à côté suffrages et ovations ?

Émile Michel Cioran, De l'inconvénient d'être né, 1973.

301

Éloge de la plante

Je voudrais revenir sur le fait que l'animal et la plante ne sont pas des entités biologiques de niveau identique; l'unité n'est pas la même. L'animal est généralement un individu, la plante est généralement une colonie, ce qui confirme le point de vue de Harper, qui constate « d'étonnantes analogies entre deux interactions, celles qui concernent les populations animales entre elles et celles qui concernent les plantes entre elles. C'était d'ailleurs prévisible, du fait que là où le nombre des animaux s'accroît exponentiellement, la plante réalise une croissance exponentielle de ses dimensions » [145].

La plante serait donc l'équivalent d'une population animale; elle serait, comme le dit White [256], une « métapopulation »; voilà un point important, dans le domaine écologique, et il n'est pas sûr que toutes les conséquences en aient été tirées.

RENDRE A LA PLANTE SON SENS RÉEL

L'un des axiomes de l'écologie est que le succès d'un être vivant se mesure au nombre de descendants qu'il laisse ; cela serait vrai pour les plantes comme pour les animaux [257 , 258], et dans les deux règnes le succès (fitness) serait donc reproducteur. C'est un concept valable chez les animaux, mais l'appliquer aux plantes, c'est perdre de vue que pour beaucoup d'entre elles l'immortalité potentielle rend largement inopérante la sexualité [198]. Mon chêne produit chaque année un bon millier de glands; au cours de sa vie il aura donc été capable de produire, au bas mot, 10⁷ glands; à chaque printemps le sol se couvre de plantules qui meurent rapidement, sans que cela traduise un échec sur le plan de la reproduction puisque, pour rem- placer ce chêne, il suffit qu'en un siècle une seule plantule survive. Quant à celles qui meurent, elles ne sont pas perdues pour autant : décomposées par les micro-organismes, elles retournent au sol, où les racines du chêne les réutilisent.

Un autre exemple : la génétique des populations considère la plante et l'animal comme des entités de même niveau, sans tenir compte du fait que la plante, si elle a la structure d'une population, peut conte- nir plusieurs génomes. Caractériser une plante pérenne par un génome unique, c'est s'exposer à ce qu'une partie de la variabilité que l'on croit constater au sein d'une population soit en réalité située

302

Uécologie

au sein de la plante [177]. Qui pourrait douter que rendre à la plante sa signification biologique profonde puisse être un progrès en écolo- gie ?

Comme nous allons le voir, un autre moyen de progresser est de comparer les mœurs alimentaires des deux règnes.

Au-delà des différences dans l'appropriation de l'énergie (chapitre 2), une divergence très profonde, quoique rarement mentionnée, sépare les modes d'alimentation des plantes et des animaux.

Les animaux ont des habitudes alimentaires d'une extrême variété. Outre quelques voraces — requins, rats, goélands, cafards ou êtres humains — capables d'avaler pratiquement n'importe quoi, on connaît des animaux qui se nourrissent à partir d'une ressource alimentaire unique : plancton marin, terre de potager, pollen, sang, sueur, bois pourri, moisissure, fromages avariés, sécrétions vaginales ou collections zoologiques mal tenues. D'autres, plus raffinés encore, ont un aliment dont ils se nourrissent exclusivement: sève de rosier, urine de pieuvre, feuille de passiflore, araignée paralysée, cotylédon de pois, sang de martinet ou excrément de paresseux. Que les menus soient, pour nous, peu ragoûtants est une autre affaire; je veux seulement rappeler que là où existe une ressource alimentaire, une espèce animale s'y adapte et l'exploite.

Ce qui est intéressant, ici encore, est la comparaison avec les plantes. L'essentiel de leur alimentation est constitué de substances ubiquistes : CO₂, eau, sels minéraux; ces derniers varient avec les sols, mais ne peuvent guère faire l'objet d'un choix. Quant à la lumière solaire, qui permet l'utilisation de ces substances triviales, elle est la même pour toutes les plantes. Celles-ci ne sont pas en mesure de choisir leur alimentation et, de fait, elles se nourrissent toutes de la même façon ou presque, les variations observées étant seulement quantitatives : peu d'eau pour un cactus et beaucoup pour un nénuphar, lumière faible pour un Saintpaulia et forte pour un dattier.

En regardant de près, on constate, bien entendu, que la réalité est moins simple, car il y a aussi des plantes dont l'alimentation est spécialisée, des plantes des sous-bois très sombres comme les *Geophanthus* (Commelinaceae) d'Amazonie, des parasites comme le gui, des saprophytes comme l'orchidée *Neottia* ou des carnivores comme les pinguicules ; mais ces cas particuliers témoignent, une fois encore, de la versatilité des plantes, sans remettre en cause le fait que leur alimentation, qu'elles ne choisissent

pas, est pratiquement la même pour toutes. Menu unique, donc, pour une vanille et une primevère, pour un baobab et une marguerite.

303

Éloge de la plante

Fig. 95. Les types biologiques dans la famille des gentianes. A. La gentiane acaule des montagnes européennes, *Gentiana acaulis*, est une herbe vivace. B. La gentiane des neiges, *Gentiana nivalis*, est une herbe armuelle. C. *Tidchia guianensis*, un arbuste de la forêt amazonienne; les fleurs sont portées par les branches; le personnage donne Péchelle. D. Une plante hydrophyte, le trèfle d'eau, *Menyanthes trifoliata*, commun dans les marais européens, atteint une hauteur totale de 1 m. E. Une Gentianaceae saprophyte de Guyane et d'Amazonie, *Voyria rasea*. F. Une autre Gentianaceae saprophyte des mêmes régions, *Leiphamos aphylla*. G. Une Gentianaceae saprophyte des forêts du bassin du Congo, *Sebaea oligantha*. L'échelle concerne les figures A, B, E, F et G.

304

Uécologie

ALIMENTATION ET TYPES BIOLOGIQUES

Que les unes doivent se contenter de la soupe populaire, tandis que les autres ont accès à des friandises innombrables, raffinées et exclusives, cela a-t-il une conséquence ? C'est ici, vraisemblablement, qu'il faut envisager les types biologiques des plantes'.

Chaque groupe de plantes tend à se diversifier en une gamme de types biologiques. Prenons la famille des gentianes, ou Gentianaceae. En Europe, elles sont particulièrement répandues dans les prairies montagnardes, et la fameuse gentiane acaule est l'une des merveilles de la flore des Alpes au début de l'été (figure 95). Cette petite plante à grosses fleurs bleu foncé réapparaît chaque année au même endroit; il s'agit donc d'une herbe vivace.

Plus tard dans l'été apparaît la gentiane des neiges, un peu plus haute que la précédente, avec des fleurs de même couleur, mais nombreuses et plus petites; elle disparaît à l'automne et passe l'hiver sous forme de graines dans le sol; c'est donc une herbe annuelle.

Dans les marais et les rivières de Bretagne ou de Charente, il est aisé de rencontrer, sortant de l'eau, les fleurs pâles des trèfles d'eau et des limnanthèmes. Ce ne sont pas des gentianes, mais elles appartiennent à la même famille; bien qu'il s'agisse encore d'herbes vivaces, leur habitat aquatique a fait que les botanistes préfèrent les appeler des hydrophytes.

Dans les forêts tropicales sud-américaines, de la Guyane au Pérou, lorsque le sous-bois est un peu clair, on rencontre un arbuste au port régulier (figure 95) portant de jolies fleurs blanches ou roses selon l'espèce. Il s'agit du genre *Tachia*, appartenant lui aussi à la famille des gentianes. Dans cette même forêt guyanaise ou amazonienne, dans les sites où le sous-bois est franchement sombre, on voit sortir de la litière de feuilles mortes de délicates fleurs bleues, roses ou blanches, délicieusement parfumées, qui rappellent un peu les gentianes des Alpes. Leurs feuilles minuscules, sans chlorophylle, de couleur grise, sont incapables de pratiquer la photosynthèse ; recevant

* À la mode en France jusqu'à la fin des années 1950, oubliés ensuite et revenus récemment sous l'appellation de PFT (plant functional type), mais ça veut dire la même chose !

305

Éloge de la plante

leur alimentation des champignons symbiotes qu'elles hébergent dans leurs parties souterraines, ces plantes surprenantes, appartenant aux genres *Voyria* et *Leiphamos*, sont des *Gentianaceae* saprophytes.

Cette petite famille de 900 espèces a développé 5 types biologiques, encore que je ne sois pas certain de les avoir tous mentionnés. Certaines grandes familles, comme les *Euphorbiaceae* (plus de 5 000 espèces) ou les *Rubiaceae* (7 000 espèces), ont aussi, dans les zones sèches, des xérophytes à allures de cactus, tandis que dans les forêts humides on les trouve sous la forme de grands arbres, de lianes ou encore de plantes épiphytes, sans lien avec le sol. Certaines familles se contentent d'un seul type biologique, comme les *Fagaceae*, qui sont toutes des arbres — chêne, *Lithocarpus*, hêtre, châtaignier —, mais elles sont rares; dans l'ensemble, on peut dire que les plantes diversifient leurs types biologiques, tandis que les animaux diversifient leurs régimes alimentaires. Ce point de vue semble contredire l'assentiment des biologistes actuels [259], en dépit du fait qu'il amène à comparer des niveaux de fonctionnement qui ne sont pas directement comparables.

Existe-t-il un équivalent animal des types biologiques des plantes ? On pourrait être tenté de répondre par l'affirmative, de mettre dans le même type biologique la chauve-souris et la chouette, ou la taupe et la courtilière, ou encore le requin, l'ichtyosaure, l'otarie et le dauphin, mais on s'aperçoit vite que cette démarche ne mène nulle part. Un dauphin

ressemble à un requin, mais il s'agit d'une convergence, d'une analogie, qui met l'accent sur le fait que ces animaux partagent le même milieu et sont pareillement équipés pour une nage rapide leur permettant d'assurer un même rôle de prédateur. Mais, par ailleurs, leurs structures sont différentes ; sur les plans anatomique et physiologique, ils ont peu en commun parce qu'ils ne sont pas de même niveau évolutif, d'où leurs biologies et leurs comportements profondément différents. Le fait que l'un soit un poisson et l'autre un mammifère les sépare davantage que ne les rapproche leur analogie fonctionnelle de bons nageurs carnassiers.

Lorsque deux plantes partagent un même type biologique, par exemple un chêne vert et un pin d'Alep, la ressemblance va beaucoup plus loin que dans le cas précédent. Bien qu'ils ne soient pas de même niveau évolutif, ces deux arbres ne se contentent pas de partager la même énergie, la même alimentation hydrique et minérale, ils partagent aussi une même structure: tiges, racines, feuilles, méristèmes et cambium, tronc, bois, etc. Cette ressemblance s'élève au niveau

306

L'écologie

d'une homologie. Un cactus mexicain et une euphorbe cactifonne de Somalie sont également des plantes homologues. « L'homologie, dit François Jacob, décrit la correspondance des structures, l'analogie celle des fonctions » [260].

La recherche des types biologiques chez les animaux semble bien être une entreprise vouée à l'échec; elle ne dévoilerait que des analogies au-delà desquelles l'animal conserverait une part non négociable d'acquis évolutif. Il reste lui-même malgré les adaptations.

La plante est plus complètement investie dans son mode de vie immédiat, sans garder grand-chose de ses ancêtres. Elle joue le jeu plus complètement que l'animal, sans doute parce qu'elle est fixe et qu'il est mobile. Il faut admettre que ces aspects-là sont peu connus.

AMBIGUÏTÉ DE LA RELATION MANGEUR/MANGÉ

Dans le domaine de l'écologie, la complémentarité des plantes et des animaux constitue le fait marquant. Si marquant qu'il est connu de tous et qu'il n'est pas nécessaire d'insister; je me contenterai de résumer l'essentiel. L'énergie qu'utilise la vie pluricellulaire est, à très peu d'exceptions près^{*}, celle que fournit le Soleil.

La plante est capable de se nourrir directement de cette énergie solaire qu'elle utilise, avec la contribution de quelques matières tri- viales et ubiquistes — le CO₂, l'eau et les minéraux du sol — pour construire sa propre substance. Bel exemple d'autosuffisance, elle n'a besoin de rien qu'elle ne puisse trouver partout et c'est pour cela qu'on la qualifie d'autotrophe. Cela lui confère une sorte de magie à laquelle j'ai été sensible dès mes premiers vrais contacts avec elle. Sans rien demander à personne, en collectant et en concentrant une énergie accessible à tous, elle produit sans relâche de la matière vivante, et si elle tient ce rôle de producteur, ce n'est pas seulement

* Quelques animaux abyssaux — vers, moules, palourdes — sont capables de se suffire d'une énergie tellurique qui ne doit rien au Soleil puisqu'elle vient des profondeurs de notre globe. Ils vivent en symbiose avec des bactéries capables d'utiliser des énergies qui ne sont pas solaires mais telluriques ou chimiques [261]. Aucune plante n'est requise. les animaux étant alors les producteurs primaires ; ce sont des « animaux-plantes » (Françoise Gaill, communication personnelle).

307

Éloge de la plante

Fig. 96. Les chaînes alimentaires. Deux exemples. Les parasites sont en haut, les plantes sont en bas.

308

L'écologie

pour elle car elle travaille aussi pour les autres. Pour nous notamment : les plantes sont le seul moyen simple dont nous disposons pour concentrer l'énergie et sont à l'origine de l'agriculture.

L'animal est incapable de faire un usage alimentaire direct de la lumière solaire; il l'utilise pour se chauffer mais pas pour se nourrir et il doit donc, pour subsister, faire appel à de l'énergie de seconde main : on dit qu'il est hétérotrophe. Il se procure cette énergie en mangeant soit des plantes s'il est herbivore — saule, puceron, agneau ou hoatzin —, soit des herbivores s'il est carnivore — sardine, hibou, pou, vampire ou coccinelle. 50 % des insectes et 65 % des mammifères se nourrissent de plantes [257]. Comme le client du supermarché, l'animal est un consommateur et un disperseur d'énergie; cela ne remet pas en cause l'amié que j'ai pour lui, mais il est bon, de temps à autre, que ces choses-là soient dites.

La conséquence directe de ce qui précède, c'est que les plantes et les animaux occupent des positions bien différentes dans ce que les écologues appellent les chaînes alimentaires (figure 96), traditionnellement présentées avec les plantes en bas et les animaux en haut; mais cette ascendance quelque peu triomphale masque à la fois l'autonomie de la base et l'état de dépendance dans lequel se trouve le sommet. Ceci aussi doit être dit clairement : les uns sont mangeurs, les autres sont mangés.

Porter un regard objectif sur la relation entre les uns et les autres n'est pas une chose facile, pour nous qui sommes partie prenante. L'animal mange-t-il la plante ? Fort bien; pas d'objection. En tant qu'animaux chauvins, nous voyons là une sorte d'implicite victoire. Nous pouvons manger cette plante sans qu'elle puisse se défendre, sans même qu'elle proteste ; cela confirme la supériorité animale, et cela confirme aussi que la plante est faite pour être mangée. *Vae victis!*

Un regard éloigné nous montrerait qu'en réalité il s'agit, pour l'animal et l'être humain, sinon d'une défaite, du moins du handicap qu'implique une totale dépendance : la plante n'a pas besoin de nous qui avons besoin d'elle. Aussi notre relation alimentaire aux plantes est-elle ambiguë, car nous n'en percevons que les aspects qui nous valorisent à nos propres yeux, tandis que les vrais vainqueurs... ne parlent pas. Il est dans la nature du yang de se croire supérieur au yin.

L'animal dépend des plantes de multiples façons, ne serait-ce que pour sa respiration. Après avoir rendu respirable notre atmosphère terrestre, elles régénèrent notre air en y prélevant du CO₂ et en y déversant de l'oxygène. Lorsque des forêts tropicales brûlent, en Amazonie

Fig. 97. Les plantes constituent des paysages. Les animaux, hommes compris, utilisent ces paysages comme cadre de vie.

L ' écologie

ou en Indonésie, nous touchons du doigt le danger qu'il y a à détruire ces usines d'épuration que sont les arbres, surtout si cela s'accompagne d'un retour à l'atmosphère de composés toxiques qu'ils ont accumulés avec la patience et la discrétion qui les caractérisent.

Uatmosphère n'est pas seule en cause. Les plantes sont suffisamment nombreuses et vastes pour créer des microclimats que la plupart des animaux apprécient, comme en témoignent la fraîcheur d'une oasis, le calme d'un potager entouré d'un brise-vent de fruitiers, l'ambiance reposante d'une esplanade sous les platanes, l'ombre humide d'un sous-bois de hêtres ou d'un patio andalou aux murs couverts de pélargoniums, de bougainvillées et de monstera, avec le bruit d'un filet d'eau qui court, sous Pénorme chaleur de l'été.

CLIMATS ET PAYSAGES

Aucun animal libre ne crée un paysage par sa seule présence. Tout au plus les animaux sociaux peuvent-ils marquer leur environnement; ainsi d'une île à guano, d'une savane couverte de territières, d'un récif ou encore d'une ville. Là aussi, du fait de leurs dimensions et de leur longévité, les plantes réalisent collectivement les paysages qui servent de cadre de vie à la plupart des constituants de la faune, homme compris (figure 97).

Bien entendu, la géologie joue un rôle majeur dans la genèse d'un paysage, en particulier par ses aspects tectoniques. Les plantes viennent juste après, aidant à la construction des sols, tant sur le plan physique par les croissances racinaires, que sur le plan chimique par l'apport de matière organique [13].

A l'exception du récif, les marqueurs des végétations et des paysages sont botaniques : garrigue, matorral, varzea, igapo, bush, chaparral, fourré, caatinga, cerrado, steppe, mangrove, savane, bocage, pelouse, prairie, forêt, rien dans tout cela ne constitue une mention de la faune; pour désigner un paysage naturel, seule est opérationnelle la référence à la flore [13].

L'influence sur le climat général, et non plus sur le microclimat comme ci-dessus, est un autre domaine qui sépare plantes et animaux. Souvenons-nous qu'un seul grand arbre représente 160 hectares d'échanges hydriques avec son milieu, quasiment la surface de la

311

Éloge de la plante

principauté de Monaco (chapitre 2). Les formidables surfaces que représente une végétation permettent, par évaporation et transpiration, l'enrichissement de l'air en vapeur d'eau ; c'est clair, les plantes participent à la formation des nuages. Ont-elles une influence sur le régime des pluies ? Oui, semble-t-il, mais aucune certitude n'existe à ce sujet. Sous le ciel pur de la savane, les massifs forestiers, comme des îles sur un horizon maritime, sont repérables de loin par les nuages qui les surmontent; après une longue marche, quittant le brûlant Soleil pour franchir enfin la marge de la forêt, on constate souvent qu'il y pleut. Agréable contraste qui me fait penser soudain à la Bretagne.

Ceux qui connaissent bien la forêt savent empiriquement qu'elle maintient, par sa seule présence, un régime de pluies modérées, régulières et durables ; ils notent souvent que la déforestation se solde, sur le site considéré, par l'irruption d'un régime de pluies brèves, brutales et dévastatrices, qui accentue, d'année en année, les effets négatifs de cette disparition de la forêt (Charles Baldy, communication personnelle). Il est vraisemblable que la déforestation d'une région y entraîne une baisse de la hauteur annuelle des précipitations, mais ce n'est pas démontré. Il faut reconnaître que c'est une hypothèse difficile à tester, puisque les relevés météorologiques à long terme ne sont pas faits dans les forêts elles-mêmes; ils débutent généralement lorsque ces dernières ont disparu.

Par contre, ce qui n'est mis en doute par personne, c'est que la forêt régularise le ruissellement et le régime des cours d'eau. L'actualité de beaucoup de régions montagneuses — Colombie, Philippines, pays himalayens — montre à Pévidence que des déforestations inconsidérées en amont déclenchent des inondations dans les basses vallées. Aucune communauté animale ne peut se prévaloir d'une fonction protectrice comparable à celle d'une forêt et je regrette de devoir ajouter que si les animaux ne créent pas les paysages, ils sont capables de les détruire. Avez-vous déjà vu un champ de légumes sous des nuages de criquets migrants, ou une bananeraie après le passage des éléphants ? Cela nous ramène au domaine alimentaire, celui où la dépendance animale vis-à-vis des plantes est la plus facile à percevoir.

312

Ecologie

LEQUEL DES DEUX A LE PLUS BESOIN DE L'AUTRE?

D'un coup de baguette magique, supprimez toute la faune d'une forêt et laissez seulement les plantes. Que va-t-il se passer? Rien; rien pendant des années, peut-être pendant des siècles. Les plantes continueront à croître normalement. Les fleurs ne seront plus pollinisées de façon aussi efficace que par le passé, mais le vent et des mécanismes assurant l'autogamie pallieront au moins partiellement l'absence des pollinisateurs — abeilles, sphinx, colibris ou chauves-souris. Les graines seront formées en moins grand nombre, c'est vrai, mais est-ce si grave? Les animaux ne sont plus là pour prélever l'effrayante taxe dont ils avaient l'habitude et qui était une cause majeure de mortalité des plantes.

Les animaux — écureuils, fourmis ou éléphants — n'étant plus là pour disperser les graines, ces dernières vont tendre à germer à proximité de l'arbre qui les a produites et il est raisonnable de s'attendre, dans un délai de quelques siècles, à une lente modification de la répartition de quelques espèces d'arbres dans cette forêt (Daniel Sabatier, communication personnelle).

Il est possible que certaines de ces espèces d'arbres finissent par disparaître, celles qui sont particulièrement dépendantes des animaux pour le déroulement de leur sexualité, comme les figuiers, ou les arbres à gros pollen peu abondant, ou les arbres à sexes séparés — muscadiers, pistachiers, raphias, ormes ou lauriers. Encore n'est-ce nullement certain; on peut aussi assister, et c'est une alternative vraisemblable, à deux modifications capables de les sauver:

— une vigueur végétative considérablement accrue, conséquence normale de l'absence de sexualité ou de l'incapacité pour une plante de produire des descendants (figure 98) ;

— la mise en place de mécanismes de multiplication végétative par marcottes, drageons, etc.; des plantes stériles, comme la jacinthe d'eau ou *Imperata cylindrica*, détiennent des records d'efficacité dans ce domaine; l'absence d'une sexualité fertile n'a pas fait disparaître ces plantes et elle semble même leur avoir donné la possibilité d'envahir des continents entiers.

N'ayons donc pas trop d'inquiétude pour tous ces arbres que notre expérience prive de descendance; ils s'en sortiront. C'est que les

313

Éloge de la plante

Fig. 98. L'influence négative de la fructification sur la croissance des plantes. Ces deux lots de soja ont le même âge et ont poussé dans le même environnement. gauche, la fructification a été rendue impossible par ablation des fleurs, à mesure qu'elles se formaient, pendant toute la saison de croissance. A droite, le lot témoin, à fructification normale [262].

plantes ont une longue habitude des difficultés; contrairement aux animaux, elles ne les fuient pas, elles les tournent à leur profit par la combinaison de leur variabilité génétique interne et de leur longévité. Bactéries et champignons, n'étant pas des animaux, sont toujours là et continuent à vivre de la matière organique produite par les plantes : le recyclage n'est pas affecté, ni les symbioses racinaires.

Il semble, sans qu'il soit possible d'apporter de preuve convaincante, que cette forêt va continuer à vivre, et à vivre bien, de façon indéfinie. Je l'imagine même regagnant lentement le terrain perdu et recouvrant les continents comme elle le faisait avant l'entrée en scène de son seul véritable ennemi, l'être humain. J'ai la conviction que c'est ainsi que les choses se passeraient pour les forêts des régions tempérées où les animaux n'ont pas un rôle décisif dans la biologie

314

L'écologie

des plantes. Pour les forêts tropicales, je pense qu'il en irait de même; laissons prudemment cette question ouverte.

Reprenez votre baguette magique et, cette fois, supprimez toutes les plantes d'une forêt, en conservant seulement la faune. Là, aucun doute n'est permis : attendez-vous, dans un délai de quelques jours, voire de quelques heures, à un spectacle de cauchemar. Au début, les carnivores vont pouvoir se nourrir des herbivores et, lorsque ces derniers vont commencer à mourir de faim, les charognards tireront parti des premiers cadavres. Attendez-vous à des hurlements de panique, à des grappes de fourmis rongant les mammifères sur pied, à des grouillements d'asticots dans des charognes lorsque, au terme de cette hécatombe, effroyable mais rapide, se lèvera l'hom'ble odeur de la mort. Bactéries et champignons, n'étant pas des plantes, sont toujours là, appliqués à faire en sorte que tout soit nettoyé dans les meilleurs délais.

Nous autres humains, si imbus de notre supériorité sur l'ensemble des êtres vivants, croyons-nous pouvoir survivre à la disparition des plantes au niveau mondial? Combien de temps tiendrions-nous ? Quelques semaines ou plutôt quelques jours ? Ne nous leurrions pas; privé des plantes, l'être humain disparaîtrait rapidement, comme tous les animaux. Ces choses-là doivent être redites, notre vanité dût-elle en souffrir. L'être humain a sur les êtres vivants qui l'entourent un pouvoir qu'il juge lui-même excessif; en attendant qu'un contre-pouvoir se manifeste, ne perdons pas de vue que l'homme, malgré les prouesses technologiques dont il est si fier, est totalement incapable de fabriquer un brin d'herbe ou un puceron.

Privés de plantes, donc, tous les animaux disparaîtraient. Presque tous, devrais-je dire, car certaines espèces animales s'en tireraient mieux que la nôtre: celles qui, dans les grandes profondeurs sous-marines, et grâce aux bactéries, savent utiliser une autre énergie que celle qui provient de la lumière solaire. Supprimons les plantes et bientôt nous n'aurons plus que quelques obscurs mollusques, quelques vers disgracieux, groupés autour de

ces petits volcans des abysses que l'on nomme les fumeurs noirs... J'ai à cœur, enfin, de réparer une injustice; car cette vision d'une faune privée de flore a un précédent historique plutôt fâcheux.

315

'I x' _ / m lfl/I/h _ \\ 'SËJ ï À ;5':«\\-___ \ ♦ è Ĩ qfi-ni \

Fig. 99. Les deux arches de Noe'. Imité du Grand Voyage de Dominique Appia [264].

L'écologie

LES DEUX ARCHES DE NOÉ

Dans sa version classique, cette histoire se serait très mal terminée pour les animaux eux-mêmes, par suite de raisons écologiques qui n'échappent à personne. Comment Noé, cet ingrat, a-t-il pu oublier la vigne ? Il faut non pas une arche de Noé mais deux (figure 99). La première s'appellerait Phytton et serait le vaisseau amiral. L'autre, Zoon, n'a pas intérêt à se laisser distancer.

Épilogue

Parce qu'il ramène tout à sa façon d'être et de penser, parce qu'une certaine similitude avec son comportement est la condition sine qua non pour qu'il consente à relever ailleurs que chez lui des soupçons d'intelligence, on peut comprendre qu'il lui soit difficile d'imaginer des émotions sans les substrats matériels où il lui est habituel de les rencontrer.

Michel Luneau, Paroles d'arbre, 1994.

... La plante présente aux yeux spirituels non point un simple objet de vie humble et passive, mais un étrange vœu de trame universelle.

Paul Valéry, Dialogue de l'arbre, 1943.

E1. ESPIRITÜ DE LAS PLANTAS. — Las plantas tienen su sombra que es el mismo espíritu, por eso hay que tocarlas para que el espíritu sienta y se mueva... y también tienen ojos. Más ojos que hojas, porque cada hoja tiene dos y son iguales a los de uno pero chiquiticos. Claro que uno no los alcanza a descubrir, pero son para ellas mirar.

Don Santiago Caicedo, El Mundo y sus casas, 1993.

J'aime, certes, les fleurs. Mais je n'aime pas moins les animaux; sans doute Fanémone le sait puisqu'elle m'apporte, en son centre épanoui, un joli petit hérisson d'étamines, bleu.

Colette, Pour un herbier, 1948.

Le Paradis, n'est-ce pas un appendice de la botanique ?

Émile Michel Cioran, Le Crépuscule des pensées, 1940.

319

Éloge de la plante

Pour terminer notre comparaison entre les plantes et les animaux, je voudrais poser cette question fort peu scientifique z de ces deux règnes, lequel représente le plus grand succès biologique ?

Problème inhabituel, parce qu'il est rare de poser une question dont tout le monde connaît la réponse; et embarrassant, parce que cette ' réponse, pour consensuelle qu'elle soit, a bien peu de chances d'être objective.

Pour critère du succès biologique, nous allons évidemment choisir ceux qui placent l'animal en position de vainqueur — qui lui revient de droit, n'est-ce pas, avant même que le débat ne soit lancé —, comme la possibilité de se déplacer activement ou d'émettre des messages sonores, ou encore le fameux critère du succès reproducteur (fitness), dont nous avons vu ce qu'il valait (chapitre 6). De toute façon, choisir les critères sans qu'ait lieu au préalable un débat loyal entre les représentants des deux partis est contraire à la plus élémentaire rigueur.

Suis-je en train de suspecter l'être humain de partialité ou d'impérialisme dans ses rapports avec ce qu'il considère comme les « formes inférieures de

la vie » ? Une récente étude de Wilkins jette une lumière instructive sur ce sujet.

A QUOI RECONNAÎT-ON LE SUCCÈS ?

Malcolm B. Wilkins, physiologiste à l'université de Glasgow, pose cette question : « Les plantes sont-elles intelligentes ? » [263]. Il prépare le lecteur à une réponse positive à l'aide d'un argumentaire solide. Les plantes, dit-il, sont capables de percevoir non seulement la lumière mais la couleur de cette lumière; elles perçoivent aussi la gravité et savent réagir à des contacts mécaniques par des influx électriques qui ne diffèrent pas de ceux qui circulent dans le système nerveux d'un animal; elles savent compter au moins jusqu'à deux*,

* Wilkins fait ici référence à une plante carnivore, *Dionaea muscipula*, dont le piège ne se referme qu'après deux stimulations de ses poils sensoriels. Un seul stimulus ne suffit pas, mais il est mis en mémoire pendant une minute, dans l'attente du second. Protéique, la proie est digérée ; mais si elle est glucidique, les capteurs chimiques commandent non pas la sécrétion d'enzyme, mais la réouverture du piège au bout de deux ou trois jours.

320

Épilogue

possèdent une certaine mémoire, disposent d'un sens du goût, sont capables d'émettre des bruits, de mesurer le temps, de prendre des dispositions pour

l'avenir, de distinguer entre leurs ennemis et leurs amis, et même de se transférer des gènes les unes aux autres en utilisant des vecteurs appropriés.

Dans ces conditions, sont-elles capables, demande Wilkins, comme nous le sommes nous-mêmes, de faire un usage intelligent de ce flux continu d'information qui leur parvient du milieu qui les entoure ?

La réponse négative de Wilkins surprend un peu. Malgré leur système sensoriel au moins aussi complet que le nôtre, non, dit-il, les plantes ne sont pas intelligentes. Et savez-vous pourquoi? Parce que leurs réponses aux signaux externes ne font l'objet d'aucun choix et que ces réponses — toujours justes — sont programmées.

Est-ce donc à la possibilité d'erreur qu'on évalue la qualité d'une réponse, et l'être humain ne serait-il intelligent que parce qu'il est capable de se tromper ?⁷ Est-il bien avisé de reconnaître l'intelligence aux échecs qu'elle pennet plutôt qu'aux succès qu'elle assure ? N'est-ce pas une bonne option, dans la lutte pour la vie, de confier son destin à un programme infallible ?

Au fond, je crois avec Wilkins que l'idée même d'intelligence ne s'applique pas aux plantes, qu'elle est spécifiquement animale ; en ce sens, intuitivement, le verdict me paraît juste. Quelle honte d'ailleurs, pour un herbivore, d'être moins intelligent que son bol alimentaire! Pour autant il y a de la partialité dans ce jugement émis de façon unilatérale par l'un des protagonistes, sur la base d'un critère qu'il s'est lui-même taillé sur mesure pour s'assurer la victoire; son adversaire est incapable de se défendre puisqu'il est muet, et refuse de prendre un avocat : ce procès, d'ailleurs, ne l'intéresse pas.

Un avocat aurait pourtant la tâche facile et je voudrais résumer ici ce que pourrait être sa plaidoirie.

ÉLOGE DE LA PLANTE

Qu'elle soit profondément différente de l'animal, c'est un lieu commun. Ce que l'on réalise moins, c'est que la biologie actuelle, conçue sur la base de ce que nous savons de l'animal, ne tient pratiquement aucun compte des plantes. Cela est dû en partie au retard de

321

Éloge de la plante

nos connaissances dans le domaine végétal, lequel nous réserve encore de grandes surprises; dû aussi aux réticences des biologistes à accepter les nouveautés venues des plantes, comme en témoignent les exemples de l'hétérogénéité génétique au sein d'un même arbre ou des transferts d'information génétique entre espèces différentes par des voies non sexuelles.

L'actualité scientifique vient d'ajouter des exemples caractéristiques : on sait que l'influence de la Lune sur les plantes, reconnue par toutes les cultures populaires, a toujours été niée par la science officielle; que les arbres soient soumis à des marées d'amplitude mesurable n'est admis que depuis quelques mois [265].

Le génome humain compte 26 000 gènes (Science, 291, n° 5 507, février 2001); lorsqu'on a appris que le génome du riz en comptait 50 000, presque le double, beaucoup de biologistes ont été fort surpris. Persuadés que l'homme, l'organisme le plus évolué de tous, devait avoir davantage d'information génétique qu'une simple plante, il leur a soudain fallu admettre que le nombre des gènes ne traduisait pas le niveau de perfectionnement de l'organisme. Encore que...

Le généticien Axel Kahn, dans une conférence publique (13 janvier 2004), expose un point de vue extraordinairement novateur: « Vous aviez raison,

dit-il à ses collègues biologistes, plus un organisme est évolué plus il a de gènes ; nous devons nous rendre à l'évidence, le riz est plus évolué que nous. » L'auditoire, plutôt choqué, presse l'orateur d'expliquer ce paradoxe. « Essayez, répond Axel Kahn, de passer votre vie entière le pied dans l'eau, avec pour toute nourriture le gaz carbonique et la lumière solaire ; de toute évidence, vous n'y parviendrez pas. Le riz, lui, en est capable, grâce à son génome beaucoup plus complet que celui de l'être humain; ce dernier, comme les autres animaux mobiles, vit dans des conditions faciles et relativement à l'abri des contraintes. »

On le voit bien, la biologie est taillée sur mesure pour l'animal et l'homme, tandis que la plante doit se soumettre à des séjours répétés dans le lit de Procruste. Des concepts aussi fondamentaux que ceux d'individu, de génome, de sexualité, d'espèce ou d'évolution sont à aménager, ou à transformer, pour accéder à une biologie objective, débarrassée du zoocentrisme et de l'anthropocentrisme. Cette situation est d'autant plus paradoxale qu'à chacun des niveaux d'analyse apparaissent les éléments qui fondent une véritable supériorité de la plante sur l'animal.

322

Épilogue

La cellule végétale est probablement la plus perfectionnée des deux; de la cellule animale elle réalise la quasi-totalité des fonctions en y ajoutant la clé de toute la biologie : la photosynthèse. Elle parvient pourtant à conserver sa totipotence, ce dont la cellule animale n'est pas capable.

La plante est fixe, c'est un fait, et cela signifie qu'elle affronte l'adversité au lieu de la fuir, comme le fait si fréquemment l'animal. En conséquence, elle a dû développer d'énormes capacités de résistance, dont une bonne part lui vient de sa plasticité génétique. Organisme peu intégré, elle met à profit le

fait qu'elle est, selon l'expression de Tsvi Sachs, de l'université de Jérusalem, une « population d'organes redondants qui sont en compétition les uns avec les autres » [266], pour promouvoir le génome le mieux adapté aux conditions du moment; si les conditions changent, elle met en œuvre une variante du génome initial, mieux adaptée au nouvel environnement.

ÿ/v/zntttÿâ 'ÿ/Mlûæ

Fig. 100. Dispersion ou concentration. Les plantes concentrent l'énergie, les animaux la dispersent.

323

Éloge de la plante

DISPERSION OU CONCENTRATION

De toute évidence, les animaux ont atteint un niveau extrême dans la sophistication des structures, des mécanismes, des fonctions et des comportements mais, ne nous y trompons pas, C'est au prix d'une constante dispersion d'énergie par prédation sur les plantes. Il n'est pas difficile de mener une vie brillante lorsqu'on gaspille les ressources des autres et, comme on sait, la dolce vita n'est pas le lot des travailleurs.

Car les plantes, pendant ce temps, édifient 99 % de la biomasse des multicellulaires, avec une très grande sobriété de moyens — trois types

des organes seulement, de l'eau et des excréments comme squelette —, et cette édification s'effectue par concentration d'énergie.

Elles ne sont pourtant pas des structures rudimentaires; elles atteignent, elles aussi, un niveau élevé de sophistication dans leurs systèmes de captation des signaux externes ou de corrélation entre organes. C'est vrai qu'elles sont silencieuses; elles communiquent autrement.

Les plus grands êtres vivants, et ceux qui vivent le plus longtemps, sont des plantes; ces dernières sont aussi à l'origine de la plupart des chaînes alimentaires, elles structurent nos paysages, abritent les animaux, participent à la formation des sols et au contrôle local des climats, rafraîchissent l'air et sont capables, dans une certaine mesure, de le nettoyer de ses polluants. Grâce à la photosynthèse, la plante fournit à l'animal son énergie, sa nourriture et l'air qu'il respire.

Son succès biologique n'apparaît nulle part mieux que dans le domaine alimentaire : la plante ne dépend pas de l'animal, alors que ce dernier dépend d'elle pour sa survie quotidienne. L'homme, lui aussi, dépend totalement des plantes pour son alimentation : qu'il soit végétarien ou non, peu importe; sans les plantes, je crois qu'il devrait se nourrir d'eau et de sel! L'homme, un sommet évolutif autoproclamé. . .

Toutefois, dans sa relation à l'animal, elle ne se contente pas de jouer le rôle passif d'une ressource nutritive sans défense. Lorsqu'elle en a besoin, elle sait lui emprunter sa mobilité, son rythme temporel accéléré, ses formes globuleuses, ses odeurs discutables; en manipulatrice avertie, elle sait utiliser les points faibles de son partenaire, l'amener à collaborer et atteindre ainsi ses fins.

À ma connaissance, cette description des faits ne contient pas de contre-vérité; et pourtant, elle n'est pas réaliste, car notre langage même n'est pas adapté à la plante, elle ne sait pas, elle n'utilise rien, elle n'a ni besoins, ni projets, ni buts. Nous parlons un langage d'animaux qui se prête mal à la relation d'une vérité végétale; mais les anthropomorphismes sont préférables à d'ennuyeuses périphrases, aussi n'avons-nous guère le choix. Le langage des plantes, si elles en avaient un, serait peut-être un peu lent. . .

Au moins notre langage peut—il nous permettre de faire Féloge de leurs qualités esthétiques : les plantes sont belles, et elles sentent bon, mortes ou vivantes. Nous leur devons une part de notre équilibre mental, comme on peut en juger par leur nécessaire présence dans les villes. Une très grande partie de la beauté du monde leur est due. À mon avis, c'est plus que de la simple beauté.

LES PLANTES SONT-ELLES DES PERSONNES ?

Question stupide, diront certains, et c'est déjà céder à l'obscurantisme que de la poser. C'est en tout cas une question imprudente et difficile, que je n'ai pas la prétention de résoudre; je voudrais seulement apporter un éclairage latéral, capable de susciter la réflexion.

Sous les tropiques humides, les membres des ethnies forestières sont unanimes à considérer que les plantes sont, d'une certaine manière, « des personnes ». Ces croyances, propagées par les guérisseurs, ont été répertoriées chez les Amérindiens Embera du Chocô colombien [267] ou les Achuar d'Équateur [268]; elles se généraliseraient à l'ensemble des groupes amérindiens des basses terres forestières sud-américaines (Darell Posey, communication personnelle).

En Europe, ces idées-là choquent; mais qui faut-il croire, de l'Occidental¹ qui nie la personnalité des plantes sans jamais avoir accordé beaucoup

d'attention à ces dernières, ou du guérisseur, qui passe sa vie entière au contact des flores les plus riches du monde, pénétrant l'intimité de milliers de plantes, devenant pour elles davantage qu'un familier, un complice ? J'ignore si les plantes ont une personnalité réelle, mais je me demande qui, des deux, a le plus d'autorité dans un domaine aussi subtil.

Je n'ai pas grand-chose à ajouter au débat; seulement ceci, que

325

Éloge de la plante

savent bien tous ceux qui ont cultivé des plantes pour leur plaisir et si elles ne se défendent jamais lorsqu'on leur fait du mal, elles sont très sensibles aux attentions, même maladroitement, qu'on leur accorde. Un peu de bon sens et de respect, un peu de bonne terre, un peu de chaleur, d'eau et de lumière, contre un résultat magique; beaucoup de nos contemporains, fort heureusement, en tiennent compte, et ceux-là m'approuveront.

Avez-vous remarqué, avec Cioran, qu'un jardin botanique est souvent l'image du Paradis ? Un zoo, quoi qu'on fasse, ressemble plutôt à l'Enfer.

LE DOUBLE VISAGE DE LA BOTANIQUE

L'officielle, la Botanique majuscule, c'est celle qui se collectionne, se conserve et s'analyse dans les muséums, celle qui édite ses diagnoses latines et ses séquençages d'ADN, ses courbes et ses graphes dans des revues spécialisées où l'on n'autorise que des termes rigoureux, sinon élégants, celle que l'on présente à des congrès devant un auditoire de

collègues qui n'écoutent guère mais attendent de parler à leur tour. Cette Botanique-là, il faut le dire, ne jouit pas d'une image radieuse et elle évoque dans l'esprit du public une tour d'ivoire à la fois poussiéreuse et ésotérique, plutôt qu'un jardin d'Eden. Comme il faut s'y attendre, cette botanique officielle régresse, les pouvoirs publics ne remplacent plus ses enseignants lorsqu'ils disparaissent, ne financent plus l'entretien de ses collections historiques et laissent envahir ses laboratoires par des corporations plus agressives et plus rentables.

Il est caractéristique de notre époque que cette Botanique ne soit pas aimée des technocrates qui dirigent la recherche scientifique ; ils lui préfèrent des activités plus lucratives à court terme. L'avenir est noir de ce côté-là et marqué de la mélancolie de ce qui s'éteint. En France, la botanique officielle est en train de disparaître, alors que les amphithéâtres sont pleins d'étudiants que les plantes passionnent.

Fort heureusement il y a Paume, la botanique non officielle, la botanique parallèle, bien vivante celle-là, et foisonnante, bourgeonnante, drageonnante, polymorphe et multicolore, éclectique, inclassable, érotique, païenne, inconcevable pour les directeurs généraux, les recteurs et les ministres.

326

Épilogue

Cette botanique-là, pas toujours orthodoxe aux yeux de la science officielle, peu soucieuse de limites nettes et, de fait, mal séparée de l'agriculture biologique, de l'écologie militante, de l'homéopathie, de l'art de vivre, de la gastronomie et de la magie, cette botanique-là est tout simplement celle des amoureux des plantes, celle de Pierre Lieutaghi et de ses potagers médiévaux, de Gilles Clément et de son jardin en mouvement, de René

Hebding et de ses serres aux merveilles, de Patrick Blanc et de ses jardins verticaux, de Maurice Chaudière et de sa garrigue fruitière, celle des bonsaïs et de l'ikebana, des journées de Courson et du Radeau des cimes, de la Garance voyageuse, de la Hulotte et des Fous de palmiers; c'est que l'espèce humaine a besoin des plantes, spécialement à notre époque où l'environnement se détériore; c'est pourquoi, sous une forme ou sous une autre, officielle ou parallèle, la connaissance des plantes resurgit dans notre société malgré les bouleversements qui la secouent, comme un pissenlit ressort de terre toujours au même endroit, malgré les labours...

C'est la plante entière, des racines aux fleurs, dans son terroir, et avec les usages qui ont été les siens au cours des âges, dont la connaissance nous est nécessaire, parce que nous avons besoin de la percevoir avec nos sens, pas de façon intellectuelle et dévitalisée; c'est ce que les spécialistes souvent ne comprennent pas, qui réduisent la plante à un nombre chromosomique, à une séquence de paires de bases, à un binôme latin, à l'image électronique d'un organite, à un point sur une courbe, à une référence bibliographique, à une information dans une mémoire d'ordinateur, à un culot de centrifugation ou à un cal au fond d'un tube.

Que se passe-t-il alors? La foule observe, avec le respect dû à la science officielle, mais elle se détourne, car en vérité ce que fait le jardinier l'intéresse beaucoup plus; et le jardinier a des complices, l'horticulteur et l'herboriste, le vigneron et le guérisseur, le paysagiste et le poète, qui ont sur leurs épaules, sans s'en douter peut-être, la responsabilité de maintenir en vie une connaissance très antique, pleine d'avenir et indissolublement liée à l'espèce humaine.

Je n'arrive pas à me satisfaire de cette botanique à deux visages; je voudrais une science unifiée, ouverte au monde entier mais refusant l'obscurantisme, rigoureuse mais sans jargon, accueillante aux compétences de l'amateur, capable de satisfaire aux passions de la jeunesse, réhabilitant l'observation, associant le travail de terrain aux recherches en laboratoire, la géographie des plantes aux études de

Éloge de la plante

fossiles, Pethnobotanique aux mathématiques, la génétique à Pana- lyse de la forme, sachant faire appel aux techniques biologiques les plus futuristes sans renier la valeur de ses outils traditionnels.

Je rêve d'une botanique qui saurait se détermiiner de façon auto- nome, selon ses propres règles, cessant d'être à la traîne derrière la physiologie animale ou humaine ; prenant en compte la plante en elle- même, comme une forme de vie originale, comme un modèle en matière d'autonomie et de restauration de l'environnement, elle pour- rait reprendre sa place au centre des sciences de la vie.

Lorsque les dégradations de notre cadre de vie nous inquiètent, lorsque le trio béton-bitume-bagnole prend la couleur de l'Enfer et l'odeur de Fégout, nous devrions nous inspirer des plantes, de leur sobriété, de leur prudence, de leur dignité; l'avenir de la planète serait moins sombre.

Dans notre monde de frime, de fric, de pub, de bruit, de pollution et de brutalité, quel meilleur témoignage que celui des plantes, belles et utiles, discrètes et autonomes, silencieuses et d'une totale non- violence ?

Bibliographie

1. MASCLEF, A., Atlas des plantes de France, utiles, nuisibles et ornementales, Paris, Paul Klincksieck, 1891.
2. BIAGGI, V., et ARNAUD, J ., Poulpes, seiches et calmars. Mythes et gastronomie, Jcanne Laffitte, s.d.

3. MARGULIS, L., et SCHWARTZ, K.V., Five Kingdoms. An Illustrated Guide to the Phyla of Life on Earth, New York, W.H. Freeman & Co., 2^e édition, 1988.
4. BROSSE, J., L'Ordre des choses, préface de Gaston Bachelard, Paris, Plon, 1958.
5. LIEUTAGHI, R. La Plante compagne. Pratique et imaginaire de la flore sauvage en Europe occidentale, Genève, Conservatoire & J.B., 1991.
6. REY, A., et al., Dictionnaire historique de la langue française, Paris, Le Robert.
7. SIMPSON, G.G., L'Évolution et sa signification, Paris, Payot, 1951.
8. BERNARD, C., Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux, Paris, 2 vol., I : 1878; II : 1879.
9. FINCHAM, J.R.S., « Genetics at First Sight. Analyse d'un ouvrage de E.F. Keller consacré à la vie de B. McClintock », Nature, 304, 28, 1983.
10. KELLER, E.F., A Feeling for the Organism. The Life and Work of Barbara McClintock, Freeman, 1983.
11. TREWAVAS, A., « Possible control points in plant development », in Smith et Grieson (éd.), The Molecular Biology of Plant Development, Berkeley, University of California Press, 1982, chap. 2, p. 7-27.
12. NINI, J., Stéréomagie, Paris, Éd. du Seuil, coll. « Science ouverte », 1994.
13. DARLEY, M.W., « The essence of "plantness" », The American Biology Teacher, 52, 6, 1990, p. 354-357.
14. VÉLJEUX, D., L'Arbre de rêve. Imaginaire dans le test de l'arbre, Paris, M.A. Éditions, 1982.
15. BROSSE, J., Mythologie des arbres, Paris, Plon, 1989.

16. VAN STEENIS, C.G.G.J., « Autonomous evolution in plants. Differences in plant and animal evolution », Gardens' Bulletin, Singapour, 29, 1976, p. 103- 126.

17. VALENTINE, J ., « L'évolution des plantes et des animaux pluricellulaires », Évolution, n° spécial de Pour la science, 1980, p. 84-97.

329

Éloge de la plante

18. PROST, M., « Le monde des plantes et des animaux. Les différences et les res- semblances » (en polonais), Medycyna weterynaryjna, 48 (9), 1992, p. 387- 390.

19. REEVES, H., et OBRENOVITCH, J., Compagnons de voyage, Paris, Éd. du Seuil, 1992.

20. THOM. R., « Comparaison des morphogenèses animale et végétale », Mor- phogenèse et Dynamique, Orbis Publishing, 1993, p. 137-138.

21. SOUTHWOOD, T.R.E., « Interactions of plants and animals. Patterns and pro- cesses », Oikos, Copenhagen, 44, 1985, p. 5-11.

22. THOM, R., Stabilité structurelle et morphogenèse. Essai d' une théorie géné- rale des modèles, Reading, Massachusetts, W.A. Benjamin Inc., 1972.

23. BOUTOT, A., Ul'nvention des formes, Paris, Odile Jacob, 1993.

24. PASSET, R., L'Économie et le Vivant, Paris, Payot, 1979.

25. DYSON. F., « Energy in the universe », Scientific American, septembre 1971, p. 50-59.

26. RUDAUX, L., et VAUCOULEURS, G. de, *Astronomie. Les astres*, l'Univers, Paris, Larousse, 1948.
27. VOGEL, S., *Life's Devices. The Physical World of Animal and Plants*, Princeton University Press, 1988.
28. DITTMER, H.J., « A quantitative study of the roots and root hairs of a winter rye plant (*Secale cereale*) », *Am. J. Bot.*, 24, juillet 1937, p. 417-420.
29. KING, I., *Reaching for the Sun. How Plants Work*, Cambridge University Press, 1997.
30. JOURDAN, C., *Modélisation de l'architecture et du développement du palmier à huile*, thèse, université Montpellier-II, 1995.
31. WEAVER, J.E., « The ecological relations of roots », *Carnegie Inst. Wash. Publ.*, 286, 1919, p. 1-128.
32. PELTON, J., « Studies on the life history of *Symphoricarpos occidentalis* Hook. in Minnesota », *Ecol. Monogr.*, 23, 1953, p. 17-39.
33. HLADIK, C.M., « Surface relative du tractus digestif de quelques primates. Morphologie des villosités intestinales et corrélations avec le régime alimentaire », *Mammalia*, 31, 1, 1967, p. 120-147.
34. CHIVERS, D.J., et HLADIK, C.M., « Morphology of the gastrointestinal tract in primates. Comparisons with other mammals in relation to diet », *Journal of Morphology*, 166, 1980, p. 337-386.
35. D'ARCY THOMPSON, W., *On Growth and Form*, Cambridge University Press, 1917; trad. fr. : *Forme et Croissance*, Paris, Éd. du Seuil, 1994.
36. NOWARRA, H.J., *Die deutsche Luftrüstung, 1933-1945*, Coblenz, Bernard & Graefe Verlag, 1993.
37. GRASSÉ, P.P. (éd.), *Traité de zoologie*, Paris, Masson, à partir de 1955.

38. FRANC, A., Traité de zoologie, t. V, III, Mollusques opisthobranches, Paris, Masson, 1968.

39. PARENTI, L.R., « Bilateral asymmetry in phallostetid fishes (Atherinomorpha) with description of a new species from Sarawak », Proc. Calif. Acad. Sci., 44 (10), 1986, p. 225-236.

330

Bibliographie

40. POLICANSKY, D., « La dissymétrie des flets », Pour la science, juillet 1982.

41. GRASSÉ, P.P., L'Évolution du vivant, Paris, Albin Michel, coll. « Sciences d'aujourd'hui », 1973.

42. LARPENT, J.-P., De la cellule à l'organisme. Acrasiales, myxomycètes, myxo- bactériales, Paris, Masson, 1970.

43. BONNER, J.T., CHIQUOINE, A.D., et KOLDERIE, M.Q., « A histochemical study of differentiation in the cellular slime molds », J. Exp. Zool., 130, 1955, p. 133-158.

44. RAPER, K.B., « Pseudoplasmodium formation and organization in Dictyostelium discoideum », J. Elisha Mitchell Sci. Soc., 56, 1940, p. 241-282.

45. Lenz, K.U., « Plant construction related to plant reproduction », in Evolution of Natural Structures. Principles, Strategies and Models in Architecture and Nature, Stuttgart, Universität Stuttgart, 1994.

46. POLAK, M., et TRIVERS, R., « The science of symmetry in biology », *Tree*, 9, 4, avril 1994.
47. GOULD, S.J., *La vie est belle. Les surprises de Févolution*, Paris, Éd. du Seuil, 199 1 .
48. SCHONEN, S. de, « Symétrie et cerveau », in *La Symétrie aujourd'hui* (ouvrage collectif), Paris, Éd. du Seuil, 1989.
49. THOM, R., *Esquisse d' une sémiophysique*, Paris, InterÉditions, 1988.
50. HAWKJNS, C., *Les Monstres*, Paris, Albin Michel, 1990.
51. HUYGEN, W., *Les Gnomes*, Paris, Albin Michel, 1979.
52. MEZIÈRES, J.-C., et CHRISTIN, P., *L'Empire des mille planètes*, Paris, Dargaud, 197 1 .
53. TARDI, *Momies en folie*, Paris, Casterman, 1978.
54. GIDOIN, J .-M., *Contes pour nos enfants*, Paris, Sélection du ReadeFs Digest, 1991.
55. WYNDHAM, 1., *The Day ofthe Trifiîds*, Penguin Books, 1954.
56. ALBERTS, B., BRAY, D., et al., *Molecular Biology ofthe Cell*, 1983 ; trad. fr. : *Biologie moléculaire de la cellule*, Marianne Minkowski (trad.), Paris. Flam- marion, coll. « Médecine-sciences », 1986.
57. SOUEGES, R., « Les premières divisions de l'œuf et les différenciations du sus- penseur chez le *Capsella bursa-pastoris* Moench. », *Ann. des Sc. Bot.*, 10° série, I, 1, 1919, p. 1-28.
58. CORNER, E.J.H., « Transference of function », *Journal ofthe Linnean Society ofLondon, Botany*, LVI, 365, 1958, p. 33-40.
59. LEAVITT, R.G., « A vegetative mutant, and the principle of homeosis in plants », *Botanical Gazette*, 47, 1909, p. 30-68.

60. SATTler, R., « Homeosis in plants », Amer. J. Bot., 75 (10), 1988, p. 1606- 16 17.

61. MEYEROWITZ, E., « La génétique des fleurs », Pour la science, 207, 1995, p. 58-66.

62. LE GUYADER, H., « Évolution des complexes homéotiques et récapitulation », Bull. Soc. Zoo]. Fr., 119, 2, 1994, p. 127-148.

331

Éloge de la plante

63. JURGENS, G., « Genes to greens. Embryonic pattern formation in plants >>, Science, 256, avril 1992, p. 487-488.

64. COEN, E.S., et MEYEROWNZ, E.M., « The war of the whorls. Genetic interactions controlling flower development », Nature, 353, septembre 1991, p. 31- 37.

65. HONG MA, « The unfolding drama of flower development. Recent results from genetic and molecular analyses », Genes and Development, 8, 1994, p. 745- 756.

66. SCHMIDT, R.J., VEIT, B., MANDEL, M.A., HAKES, S., et YANOFISKY, M.F., « Identification and molecular characterization of ZAGI, the maize homologue of the Arabidopsis floral homeotic gene, AGAMOUS », Plant Cell, 5, 1993, p. 729-737.

67. STARLING, E., The Chemical Correlation of the Functions of the Body, Croonian Lecture, Londres, Royal College of Physicians, 20 juin 1905.

68. HAECKEL, E., The Evolution of Man, Londres, 1879.

69. WEYERS, J ., << Do plants really have hormones '7 » , New Scientist, 17 mai 1984, p. 9-13.
70. WENT, F.W., et THIMANN, K.V., Phytohormones, New York, Macmillan, 1937.
71. CHAMPAGNAT, P., « Deux aspects du développement des végétaux », in H. Le Guyader (éd.), Développement des végétaux. Aspects théoriques et synthétiques, Paris, Masson, 1987, p. 3-21.
72. TREWAVAS, A., « How does plant growth substance work ? », Plant Cell and Environment, 4, 1981, p. 203-228.
73. LIBBERT, E., et MANTEUFFEL, R., « [Interactions between plants and epiphytic bacteria regarding their auxin metabolism », Physiol. Plantarum, 23, 1970, p. 93-98.
74. CLINE, M.G., « Concepts and terminology of apical dominance », Am. J. Bot, 84 (8), 1997, p. 1064-1069.
75. RoLAND, J.-C., et ROLAND, F., Atlas de biologie végétale, Paris, Masson, 6^e édition, 1995.
76. SATILER, R., et JEUNE, B., « Multivariate analysis confirms the continuum view of plant form », Annals of Botany, 69, 1992, p. 249-262.
77. MARGARA, J., Bases de la multiplication végétative. Les méristèmes et l'organogenèse, Paris, INRA, 1982.
78. HAGEMANN, W., « Vergleichende Morphologie und Anatomie. Organismus und Zelle, ist eine Synthese möglich? », Ber. Deutsch. Bot. Ges. Bd., 95, 1982, p. 45-46.
79. OLDEMAN, R.A.A., L'Architecture de la forêt guyanaise, mémoire n° 73, Paris, ORSTOM, 1974.
80. MOFFEIT, M., Le Monde des cimes. Exploration de la canopée tropicale, Paris, Arthaud, 1995.

81. VALÉRY, F., Cahier VIII, édition fac-similé, Paris, CNRS.
82. PONGE, F., Le Parti pris des choses, Paris, Gallimard, réédition, 1996.
83. VALANTIN, M., Tel est pris qui croyait prendre, Chai du Terra], Empreintes de Pan, 1996.

332

Bibliographie

84. HALLÉ, F., et OLDEMAN, R.A.A., Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux, Paris, Masson, 1970.
85. HALLÉ, F., OLDEMAN, R.A.A., et TOMLINSON, P.B., Tropical Trees and Forests. An Architectural Analysis, Berlin, Springer Verlag, 1978.
86. BOARDMAN, R.S., et al. (éd.), Animal Colonies. Development and Function through Time, Stroudsburg, Pennsylvanie, Dowden, Hutchinson & Ross Inc, 1973.
87. FITZROY, R., Narrative of the Surveying Voyages of HMS Adventure and Beagle between the Years 1826 and 1836, 1839.
88. FABRE, J.-H., La Plante. Leçons à mon fils sur la botanique (1876), Paris, Privat, 1996.
89. OLDEMAN, R.A.A., « Uarchitecture de la végétation ripicole forestière des fleuves et criques guyanais », *Adansonia*, N.S., 12, 2, 1972, p. 253-265.
90. ERRERA, L., Exposés de physiologie générale, 1910.
91. SOUEGES, R., La Segmentation, Paris, Hermann & Cie, 1935.
92. SLATKIN, M., in Greenwood et al. (éd.), Evolution. Essays in Honour of J. Maynard-Smith, Cambridge University Press, 1987.
93. BERNARD, L., BESSIS, M., et DEBRU, C. (air), Soi et Non—soi, Paris, Éd. du Seuil, 1990.
94. BURNET, F.M., Cellular Immunology. Self and Non-self, Cambridge University Press, 1969.
95. DAUSSET, L., « La définition biologique du soi », in Bernard et al. (éd.), Soi et Non-soi, Paris, Éd. du Seuil, 1990, p. 19-26.
96. CHAUDIÈRE, M., « Créons des forêts fruitières », *Les Quatre Saisons du jardinage*, 77, novembre-décembre 1992.
- 97.

BEIGEMISHEV, V.N., Principles of Comparative Anatomy of Invertebrates (en russe, 1964); trad. angl., Oliver et Boyd (trad.), University of Chicago Press, 1970. 98. RASMONT, R., « Les éponges : des métazoaires et des sociétés de cellules », colloques internationaux du CNRS, Biologie des spongiaires, 291, 1979, p. 21-29. 99. COATES, A.G., et JACKSON, J.B.C., « Morphological themes in the evolution of clonal and asexual marine invertebrates », in Jackson et al. (éd.), Population Biology and Evolution of Clonal Organisms, Yale University Press, 1985, p. 67-106. 100. SHLATO, B., Hornbill and Dragon — Kalimantan — Sarawak — Sabah — Brunei, Jakarta, Elf-Aquitaine Indonésie, 1989.

101. WATKINSON, A.R., et Wilmers, L., « Some life-history consequences of modular construction in plants », Phil. Trans. R. Soc. Lond., B 313, 1986, p. 31-51.

102. HEYWOOD, V.H., Flowering Plants of the World, Londres et Sydney, Croom Helm, 1985.

103. BUSS, L.W., The Evolution of Individuality, Princeton, Princeton University Press, 1987.

104. BOURDU, R., et VERNIER, M., Arbres souverains, Paris, éd. du May, 1988.

105. HOLLOBLER, B., et WILSON, E.O., Voyage chez les fourmis. Une exploration scientifique, Paris, Éd. du Seuil, 1996.

333

Éloge de la plante

106. ROSNAY, J. de, L'Aventure du vivant, Paris, Éd. du Seuil, 1988.

107. ROBERT, D., et ROLAND, J.-C., Biologie végétale. Caractéristiques et stratégie évolutive des plantes, t. I, Organisation cellulaire, Paris, Doin, 1989.

108. CRUIZIAT, P., et LE GUYADER, H., Un exemple de fonction en physiologie végétale : les relations plante—eau, Solignac, École européenne de biologie théorique, 2-22 septembre 1990.

109. MATILE, P., The Lytic Compartment of Plant Cells, Vienne, Springer Verlag, 1975.

110. MARGULIS, L., et FESTER, R., Symbiosis as a Source of Evolutionary Innovation. Speciation and Morphogenesis, Cambridge, Mass., The MIT Press, 1991.

111. GOULD, S.J., L'Éventail du vivant. Le mythe du progrès, Paris, Éd. du Seuil, 1997.

112. TREWAVAS, A.J., « Resource allocation under poor growth conditions. A major role for growth substances in developmental plasticity », in D.H. Jennings et A.J. Trewavas (éd.), Plasticity in Plants, University of Cambridge, 1986.

113. KAPLAN, D.R., « The relationship of cells to organism in plants. Problem and implications of an organismal perspective », Int. J. Plant. Sci., University of Chicago, 153, 1992.

114. KAPLAN, D.R., et HAGEMANN, W., « The relationship of cell and organism in vascular plants. Are cells the building blocks of plant form ? », Bioscience, novembre 1991, p. 693-703.

115. HABER, A.H., CARRIER, W.L., et FOARD, D.E., « Metabolic studies of gamma-irradiated wheat growing without cell division », Am. J. Bot., 48, 6, 1961, p. 431-438.

116. LUNEAU, M., Paroles d'arbre, Paris, Julliard, 1994.

117. BIERNE, J., « De la biologie de la régénération à la biotechnologie de l'embryogenèse somatique chez les animaux », communication au colloque Embryotech' 94, Laon, 25-26 octobre 1994.
118. JULLIEN, M., « Les cultures de cellules chez les végétaux supérieurs et leurs applications », in R. Chaussat et C. Bigot (éd.), *La Multiplication végétative des plantes supérieures*, Paris, Gauthier-Villars, 1980, p. 161-190.
119. NATIONAL RESEARCH COUNCIL, *Casuarinas. Nitrogen-fixing Trees for Adverse Sites*, NRC Report, National Academic Press, 1984.
120. VALÉRY, P., *Histoires brisées*, 1950.
121. NEISH, A.C., « Coumarins, phenylpropanes and lignin », in J. Bonner et J.E. Vasser, *Plant Biochemistry*, Academic Press, 1965.
122. RUMELHART, M., « À la conquête de l'infiniment ligneux », *Carnets du paysage*, Arles, Actes Sud (sous presse).
123. CORBIN, A., *Le Miasme et la Jonquille*, Paris, Flammarion, 1986.
124. BUFFON, G.L., *De l'homme*, Paris, Maspero, 1971.
125. GRASSÉ, P.P., *L'Évolution du vivant*, Paris, Albin Michel, 1973.
126. GOULD, S.J., *Un hérisson dans la tempête. Essais sur des livres et des idées*, Paris, Grasset, 1994.

127. DAUCHEZ, A., Histoire de l' homme goémon, inédit, copyright Famille Halle, 1900.
128. VAN HOVEN, W., « Mortalities in Kudu populations related to chemical defence in trees », in Edelin, C. (éd.), L'Arbre. Biologie et développement, Montpellier, 1991.
129. GILBERT, L.E., « Ecological consequences of a coevolved mutualism between butterflies and plants », in L.E. Gilbert et P.H. Raven (éd.), Coevolution of Animals and Plants, University of Texas Press, 1975.
130. GILBERT, L.E., « Evolutionary responses of Passiflora to Heliconius attack », in W.P. Price, T.M. Lewinson, G.W. Fernandes et W.W. Benson (éd.), Plant-Animal Interactions, New York, John Wiley & Sons, 1991, p. 403- 427.
131. TAYLOR, T.N., et TAYLOR, E.L., The Biology and Evolution of Fossil Plants, Prentice Hall, New Jersey, 1993.
132. CORNER, E.J.H., « The Durian theory, or the origin of the modern tree », Annals of Botany, N.S. 13, 52, 1949. p. 367-414.
133. BALDRI, I., DOUGAN, J., et HOWARD, G.E., « Volatile flavouring constituents of Durian », Phytochemistry, 11, 1972, p. 2081-2084.
134. JAUBERT, J.-N., « Chimie, parfums et arômes végétaux », in Parfums de plantes, Paris, MNHN, 1987.
135. RAYNAL. A., « Le monde des plantes, un monde d'odeurs », in Parfums de plantes, Paris, MNHN, 1987.
136. KULLENBERG, B., et BERGSTROM, G., « Hymenoptera aculeata males as pollinators of Ophrys orchids », Zoologica Scripta, 5, 1976, p. 13-23.
137. MCLAREN, N., La Poulette grise, figures peintes sur pellicule. 1947.
138. LEAR, E., Nonsense Botany, 1871.

139. SUTHERLAND, W.J., et WATKINSON, A.R., « Do plants evolve differently ? », *Nature*, vol. 320, 27 mars 1986, p. 305.
140. ATGER, C., et EDELIN, C., « Stratégies d'occupation du milieu souterrain par les systèmes racinaires des arbres », *La Terre et la Vie*, 49, 1994, p. 343-356.
141. WEISMANN, A., *Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung*, 1892.
142. Buss, L.W., « Evolution, development, and the units of selection », *Proc. Nat. Acad. Sci., États-Unis*, 30, 1983, p. 1387-1391.
143. WALBOT, V., et CULLIS, C.A., « The plasticity of the plant genome. Is it a requirement for success ? », *Plant Molecular Biology Reporter*, 1, 4, 1983, p. 3-11.
144. WALBOIS, V., « On the life strategies of plants and animals », *Trends in Genetics*, 1, 6, 1985, p. 165-169.
145. HARPER, J.L., *Population Biology of Plants*, Londres, Academic Press, 1977.
146. SILANDER, J.A., « Microevolution in clonal plants », in Jackson et al. (éd.), *Population Biology and Evolution of Clonal Organisms*, Yale University Press, 1985, p. 107-152.
147. JENNINGS, D.H., et TREWAVAS, A.J. (éd.), *Plasticity in plants. Symposium of the Society for Experimental Biology*, University of Cambridge, U.K., 1986.
148. GREENE, E., « A Diet-induced developmental polymorphism in a caterpillar », *Science*, vol. 243, 1989, p. 643-646.

Éloge de la plante

149. MEYER, A., « Phenotypic plasticity and heterochrony in *Cichlasoma managuense* (Pisces, Cichlidae) and their implications for speciation in cichlid fishes », *Evolution*, 41, 1987, p. 1357-1359.
150. PUTZ, F.E., « Vines in treetops. Consequences of mechanical dependence », in M.D. Looman et N. Nadkarni (éd.), *Forest Canopies*, Orlando, Academic Press, 1994, 24 p.
151. DUHANIEL DU MONCEAU, H.R., *La Physique des arbres*, Paris, 1758.
152. RICHARDS, P.W., *The Tropical Rain Forest. An Ecological Study*, Cambridge University Press, 1952.
153. LARSON, D.W., KELLY, P.E., et MATHIAS-SEARS, U., « Calling nature's bluff. The secret world of cliffs », *Yearbook of Science and the Future*, Chicago, Encyclopaedia britannica, 1995, p. 26-47.
154. GRIME, J.P., CRICK, J.C., et RINCON, J.E., « The ecological significance of plasticity », in D.H. Jennings et A.J. Trewavas (éd.), *Plasticity in Plants*, 1986, p. 5-25.
155. BENNETT, M.D., SMITH, J.B., et HELSOP-HARRISON, J.S., « Nuclear DNA amounts in angiosperms », *Proc. R. Soc. Lond., B* 216, 1982, p. 179-199.
156. WALBOT, V., et CULLIS, C.A., « Rapid genomic change in higher plants », *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 36, 1985, p. 367-397.
157. KLEKOWSKI, E.J., *Mutation, Developmental Selection and Plant Evolution*, New York, Columbia University Press, 1988.

158. KESSLER, B., et RECHES, S., << Structural and functional changes of chromo- somal DNA during aging and phase change in plants », Elsevier, Chromo- somes Today, vol. 6, 1977, p. 237-246.
159. DUCREUX, G., et LE GUYADER, H., « L'invention de la cellule méristema- tique », Bull. Soc. Zool. Fr., 120 (2), 1995, p. 139-155.
160. MICHAUX-FERRIÈRE, N., « Évolution du fonctionnement méristématique au cours du développement chez *Pteris cretica* L. Apports des moyens d'étude modernes », Saussurea, 5, 1974, p. 49-60.
161. GILL, D.E., « Individual plants as genetic mosaics. Ecological organisms versus evolutionary individuals », in MJ. Crawley (éd.), Plant Ecology, Blackwell Scientific Publications, 1986, chap. 10, p. 321-343.
162. KLEKOWSKI, E.J., et KAZARINOVA-FUKSHANSKY, N., « Shoot apical meris- tems and mutation. Fixation of selectively neutral cell genotypes », Am. J. B022, 71 (1), 1984, p. 22-27.
163. KLEKOWSKI, E.J., et KAZARINOVA-FUKSHANSKY. N., « Shoot apical meris- tems and mutation. Selective loss of disadvantageous cell genotypes », Am. J. BOL, 71 (1), 1984, p. 28-34.
164. BoRGES, J.L., et GUERRERO, M., Manuel de zoologie fantastique, Paris, Jul- liard, 1965.
165. WHrrHAM, T.G., et SLOBODCHIKOFF, C.N., « Evolution by individuals, plant- herbivore interactions and mosaics of genetic variability. The adaptive signi- ficance of somatic mutations in plants. » Œcologia, 49, 1981, p. 287-292.
166. CHARLESWORTH, D., « A High mutation rate in a long lived perennial plant », Nature, 340, 1989, p. 346-347.

Bibliographie

167. CROW, J.F., et KIMURA, M., *An Introduction to Population Genetics Theory*, États-Unis, Alpha Editions, 1970.
168. MCCLINTOCK, B., « The significance of responses of the genome to challenge », *Science*, vol. 226, 1984, p. 792-801.
169. MEINS, F., « Heritable variation in plant cell culture », *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 34, 1983, p. 327-346.
170. BERTIN, L., *La Vie des animaux*, Paris, Larousse, 1950, 2 vol.
171. LEWIS, W.H., « Extreme instability of chromosome number in *Claytonia virginica* », *Taxon*, 19, 1970, p. 180-182.
172. LEWIS, W.H., « Chromosomal drift, a new phenomenon in plants », *Science*, 168 (3935), 1970, p. 115-116.
173. COOK, C.D.K., *Water Plants of the World*, La Haye, 1974.
174. THOMSON, J.D., HERRE, E.A., HAMRICK, J.L., et STONE, J.L., « Genetic mosaics in strangler fig trees. Implications for tropical conservation », *Science*, 254, 22 novembre 1991, p. 1214-1216.
175. PUTZ, F.E., et HOLBROOK, N.M., « Notes on the natural history of hemiepiphytes », *Selbyana*, 9, 1986, p. 61-69.
176. SHIGO, A.L., *A New Tree Biology. Fourth Printing. Shigo and Trees*, Durham, 1991.
177. MURAWSKI, D.A., « Genetic variation within tropical tree crowns », in F. Hallé et al. (éd.), *Biologie d'une canopée de forêt équatoriale III*, 1998.
178. SACHS, T., « Patterned differentiation in plants », *Differentiation*, 11, 1978, p. 65-73.

179. LINTILHAC, P.M., « Positional controls in meristem development. A caveat and an alternative », in *Positional Controls in Plant Development*, Cambridge, 1984, p. 83-105.
180. SACHS, T., « Epigenetic selection. An alternative mechanism of pattern formation », *J. Theor. Biol.*, 134, 1988, p. 547-559.
181. KLEKOWSKI, E.J., KAZARINOVA-FUKSHANSKY, N., et FUKSHANSKY, L., « Patterns of plant ontogeny that may influence genomic stasis », *Am. J. Bot.*, 76 (2), 1989, p. 185-195.
182. PERRIN, Y., *Optimisation du rajeunissement des clones d'Hevea brasiliensis en vue de leur microbouturage in vitro ; mise en œuvre de techniques morphogénétiques et biochimiques*, thèse, université Montpellier-II, 1994.
183. GILL, D.E., et HALVERSON, T.G., « Fitness variation among branches within trees », in B. Shorrocks (éd.), *Evolutionary Ecology*, Blackwell Sci. Publ., 1984, p. 105-116.
184. ANTOLIN, M.F., et STROBECK, C., « The population genetics of somatic mutation in plants », *Am. Nat.*, 126, 1985, p. 52-62.
185. PELT, J.-M., *Mes plus belles histoires de plantes*, Paris, Fayard, 1986.
186. KONDRASHOV, A.S., et CROW, J.F., « Haploidy or diploidy : which is better ? », *Nature*, vol. 351, 23 mai 1991, p. 314-315.
187. P113301, V., RICHERDS, S., et VALERO, M., « Transition from haploidy to diploidy », *Nature*, vol. 351, 23 mai 1991, p. 315-317.

188. ASSIM (Association des enseignants d'immunologie des universités de langue française), Immunologie générale, MEDSI-MacGraw Hill Publ. Company, 1991, 2^e édition.
189. TONEGAWA, S., « Somatic generation of antibody diversity », Nature, 302, avril 1983, p. 575-581.
190. WINTER, D.B. et GEARHART, P.J., « Another piece in the hypermutation puzzle », Current Biology, 5, 12, 1995, p. 1345-1346.
191. COUVENS, R., et HUTCHINGS, M.J., « The relationship between density and mean frond weight in monospecific seaweed stand », Nature, 301, 1983, p. 240-241.
192. MARTINH, E., et SANFELICES, B., « Size hierarchy and the $-3/2^{\circ}$ "power law" relation in the coalescent seaweed *Iridea laminarioides* », J. Phycol., 28, 1992, p. 259-264.
193. STEPHILNSON, T.A., « Development and formation of colonies in Pocillopora and Porites », Sci. Rep. Great Barrier Reef Exped., 3, 1981, p. 113-134.
194. VAN DUYL, F.C., BAK, R.P.M., et SYNGESMA, L., « The ecology of the tropical compound ascidian *Trididemnum solidum* I. Reproductive strategy and larval behaviour », Mar. Ecol. Prog. Ser., 6, 1981, p. 35-42.
195. KNIGHT-JONES, E.W., et MOYSE, L., « Intraspecific competition in sedentary marine animals », Symp. Soc. Exp. Biol., 15, 1961, p. 72-95.
196. JACKSON, J.B.C., BUSS, L.W., et COOK, R.E., Population Biology and Evolution of Clonal Organisms, Yale University Press, 1985.
197. BRADSHAW, A.D., « Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants », Advances in Genetics, 13, 1965, p. 115-155.
198. BRADSHAW, A.D., « Some of the evolutionary consequences of being a plant ». Evolutionary Biology, 6, 1972, p. 25-47.

199. GOTTLIEB, L.D., « Genetics and morphological evolution in plants », *The American Naturalist*, 123, 1984, p. 681-709.
200. CULLIS, C.A., « Phenotypic consequences of environmentally induced changes in plant DNA », *TIG*, vol. 2, fasc. 12, 1986. p. 307-309.
201. RUELLÉ. D.. *Hasard et Chaos*, Paris, Odile Jacob, 1991.
202. GOUYON. P.H., « Le néodarwinisme ne menace pas Péthique. Les individus sont des artifices inventés par les gènes pour se reproduire », *La Recherche*, 292, novembre 1996, p. 88-92.
203. DAWKINS, R., « La loi des gènes », *Pour la science*, 219, janvier 1996.
204. SACHS, T., « Variable development as a basis for robust pattern formation », *J. Theor. Biol.*, 170, 1994, p. 423-425.
205. VERHEY, S.D., et LOMAX, T.L., « Signal transduction in vascular plants », *J. Plant Growth Regul.*, 12, 1993, p. 179-195.
206. Ratel-mou, J.-H., *L'Émancipation de la vie*, Paris, Flammarion, 1993.
207. LANDMAN, O.E., « The inheritance of acquired characteristics », *Annu. Rev. Genet.*, 25, 1991, p. 1-20.
208. MONOD, J., « Remarks on the mechanism of enzyme induction », in Gae-bler. O.H. (éd.), *Enzymes = Unit: of Biological Structure and Function*, Henry Ford Hosp. Int. Symp., 1956. p. 7-28.

209. DARMENCY, H., « Genetics of herbicide resistance in weeds and crops », in S.B. Powles et J.A.M. Holtum (éd.), *Herbicide Resistance in Plants. Biology and Biochemistry*, Lewis Publishers, États-Unis, 1994.
210. WENT, F.W., « Parallel evolution », *Taxon*, 20, 2-3, 1971, p. 197-225.
211. BARTHÉLÉMY, D., *Convergences géographiques. L'hypothèse d'une transmission d'information génétique par des voies non sexuelles*, DEA, université Montpellier-II, 1983.
212. FRIEDMANN, E, et CADET, T., « Observations sur Phétérophylle dans les îles Mascareignes », *Adansonia*, série 2, 15, 4, 1976, p. 423-440.
213. BARLOW, B.A., et WIENS, D., « Host-parasite resemblance in Australian mistletoes. The case for cryptic mimicry », *Evolution*, 31, 1977, p. 69-84.
214. DAWSON, J.W., « A comment on divaricating shrubs », *Tuatara*, 11, 3, 1963, p. 193-194.
215. GREENWOOD, R.M., et ATKINSON, I.A.E., « Evolution of divaricating plants in New Zealand, in relation to moa browsing », *Proc. N.Z. Ecol. Soc.*, 24, 1977, p. 21-33.
216. BURROWS, C.J., MCCULLOCH, B., et TROTTER, M.M., « The diet of moas », *Records of the Canterbury Museum*, 9, 6, 1981, p. 309-336.
217. PIROZYNSKI, K.A., « Coevolution by horizontal gene transfer. A speculation on the role of fungi », in K.A. Pirozynski et D.L. Hawksworth (éd.), *Coevolution of Fungi with Plants and Animals*, Academic Press, 1988.
218. LAPLACE, Y., *Cinq Semaines auprès des "aux" de Verzy*, rapport de stage, Nancy, ENGREF, 1977.
219. MARTIN, J.P., et FRIDOVICH, I., « Evidence for a natural gene transfer from the ponyfish to its bioluminescent bacterial symbiont *Photobacter leiognathi* », *J. Biol. Chem.*, 256, 1981, p. 6080-6089.

220. PASTEUR, G., Biologie et Mimétismes, de la molécule à l'homme, Paris, Nathan, coll. « Science et nature », 1995.
221. WIENS, D., « Mimicry in plants », *Evolutionary Biology*, vol. 11, 1978, p. 365-403.
222. TILL-BOTTRAUD, L, et GOUYON, P.H., « Intra-versus interplant Batesian mimicry ? A model on cyanogenesis and herbivory in clonal plants », *Am. Nat.*, 139, 1992, p. 509-520.
223. WHITE, J., « Plant merism », in Dirzo et Sarukhan (éd.), *Perspectives on Plant Ecology*, Sinauer, Mass., 1984, p. 15-47.
224. STEVENS, P.F., « Metaphors and typology in the development of botanical systematics, 1690-1960, or the art of putting new wine in old bottles », *Taxon*, 33 (2), mai 1984, p. 169-211.
225. PUNK, V.A., « Special concerns in estimating plant phylogenies », in *Advances in Cladistics*, New York, The New York Botanical Garden, 1981.
226. GOREAU, T.F., GOREAU, N., et GOREAU, T.J., « Coraux et récifs coralliens », *Pour la science*, 24, 1979, p. 77-88.
227. HARPER, J., ROSEN, B.R., et Wnma, J., préface à « The growth and form of modular organisms », *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, B313, 1986, p. 3-5.
228. SCHUHMACHER, H., *L'Univers inconnu des coraux*, Paris-Bruxelles, Elsevier Séquoia, 1977.

229. EDELIN, C., The Monapodial Architecture. The Case of Some Tree Species from Tropical Asia, Kepong, Forest Research Institute of Malaysia, Research Pamphlet n.° 105, 1990.
230. DAUGET, J.-M., « Application of tree architectural models to reef-coral growth forms », *Marine Biology*, 111, 1991, p. 157-175.
231. DAUGET, J.—M., « La réaction aux traumatismes. Comparaison entre les arbres et les coraux », *La Terre et la Vie*, 40, 1985, p. 113-118.
232. NG, F.S.P., « Shyness in trees », Kuala Lumpur, *Nature malaysiana*, Tropical Press, vol. 2, n°2, 1977, p. 34-37.
233. GREEN, G., « Ecology of toxicity in marine sponges », *Mar. Biol.*, 40, 1977, p. 207-215.
234. HASHIMOTO, Y., *Marine Toxins and Other Bioactive Marine Metabolites*, Tokyo, Japan Scientific Societies Press, 1979.
235. COLL, J.C., LA BARRE, S., SAMMARCO, P., WILLIAMS, W.T., et BACKUS, G.J., « Chemical defences in soft corals of the Great Barrier Reef. A study of comparative toxicities », *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 8, 1982, p. 271-278.
236. DYRYNDA, P.E.J., « Defensive strategies of modular organisms », *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, B 313, 1986, p. 227-243.
237. HYLANDS, P.J., « Maximising diversity in plant based drug discovery », in *Drugs from Nature. Conference*, Londres, 8-9 décembre 1994.
238. VERON, J.E.N., *Corals in Space and Time. The Biogeography and Evolution of the Scleractinia*, Australie : UNSW Press, États-Unis et Europe : Ithaca, Cornell University Press, 1995.
239. LABOREL, J., *Madrépores et hydrocoralliaires récifaux des côtes brésiliennes. Résultats scientifiques des campagnes de la Calypso*, Paris, Masson, 1970.

240. HUMPHREYS, T., « Biochemical analysis of sponge cell aggregation », Symp. Zool. Soc. Land, n°25, 1970, p. 325-334.

241. VAN DE VYVER, G., et WILLENZ, P., « An experimental study of the life cycle of the freshwater sponge *Ephydatia fluviatilis* surroundings », Wilhelm Roux's Archiv, 177, 1975, p. 41-52.

242. KENYON, J.C., « Chromosome numbers in ten species of the Coral Genus *Acropora* », Proc. of the 7th Internat. Coral Reef Symposium, Guam, vol. 1, 1992, p. 471-475.

243. HALLÉ, F., Un monde sans hiver. Les Tropiques, nature et sociétés, Paris, Éd. du Seuil, 1993.

244. WHEELER, W.M., « The ant-colony as an organism », J. Morph., 22, 1911,

p. 307-325.

245. RAYNER, A.D.M., et FRANKS, N.R., « Evolutionary and ecological parallels between ants and fungi », Tree, 2, 5, 1987, p. 127-133.

246. NEJGRELLE, R.R.B., « Sprouting after uprooting of canopy trees in the Atlantic rainforest of Brazil », Biotropica, 27 (4), 1995, p. 448-454.

247. BARNESLEY, M., « Iterated function systems and the global construction of fractals », Proc. R. Soc. London, A 399, 1985, p. 243-275.

248. KITTEL, C., Introduction à la physique de l'état solide, Paris, Dunod, 1958.

Bibliographie

249. DEKEYSER, W., et AMELINCKX, S., Les Dislocations et la Croissance des cristaux, Paris, Masson, 1955.
250. DOFFIN, H., « La phyllotaxie et les caractères cristallographiques des végétaux en tant que corps solides réguliers », Travaux du Lab. de Biol. Vég. Fac. Sci. Poitiers, article XIV, 1959, p. 3-14.
251. MONOD, J., Le Hasard et la Nécessité, Paris, Éd. du Seuil, 1970.
252. CALRNS-SMITH, A.G., The Life Puzzle. On Crystals and Organisms and on the Possibility of a Crystal as an Ancestor, Édimbourg, Oliver & Boyd, 1971.
253. DOUADY, S., et COUDER, Y., « Phyllotaxis as a physical self-organized growth process », Physical Review Letters, 68, 13, 1992, p. 2098-2101.
254. DOUADY, S., et COUDER, Y., « Les spirales végétales », La Recherche, n° 250, janvier 1993.
255. FAVRE, C., et FAVRE, D., Naissance du quatrième type, Barret-le-Bas, Le Souffle d'or, coll. « Parole », 1991.
256. WHITE, J., « The plant as a metapopulation », Ann. Rev. Ecol. Syst., 10, 1979, p. 109-145.
257. HUBBARD, S.D., « Herbivory and its impact on plant reproduction », in J. et L. Lovett Doust (éd.), Plant Reproductive Ecology. Patterns and Strategies, 1988, p. 246-263.
258. WALLER, D.M., « Plant morphology and reproduction », in J. et L. Lovett Doust (éd.), Plant Reproductive Ecology. Patterns and Strategies, 1988, p. 203-227.

259. ANDREWS, J. I., Comparative Ecology of Microorganisms and Macroorganisms, Springer Verlag, 1991.
260. JACOB, F., La Logique du vivant, Paris, Gallimard, 1970.
261. CORLISS, J.B., DYMOND, J., et al., « Submarine thermal springs on the Galapagos Rift », Science, 203, 1979, p. 1073.
262. LEOPOLD, A.C., « The biological significance of death in plants », in L.A. Behnke (éd.), The Biology of Aging, New York, Plenum Publ. Corp., 1978, p. 101-114.
263. WILKINS, M.B., « Are plants intelligent? », in P. Day et C. Catlow (éd.), Bicycling to Utopia, Oxford University Press, 1995.
264. APPIA, D., Le Grand Voyage, poster, Meilen, Suisse, Wizard & Genius, 1977.
265. ZÜRCHER, E., CANTIANI, M.G., SoRBEIn-GUERRI, F., et MICHEL, D., « Tree stem diameters fluctuate with tides », Nature, 392, 1998, p. 665-666.
266. SACHS, T., NOVOPLANSKY, A., et COHEN, D., « Plants as competing populations of redundant organs », Plant, Cell and Environment, 16, 1993, p. 765-770.
267. GOMEZ DIAZ, J. A., Ethnobotanique de trois communautés amérindiennes Embera dans la région Pacifique de Colombie, thèse, université Montpellier-II, 1996.
268. DESCOLA, P., « Les cosmologies des Indiens d'Amazonie », La Recherche, 292, 1996, p. 62.

ADN, 85,126,132, 133,135, 13s, 143, 182, 204, 246, 254, 326.

Adulte, 18, 68, 90, 91, 96-98, 107, 206, 207, 238, 250, 251, 258, 276, 280.

Agriculture, Agronomie, 94, 97, 125, 262, 309, 327.

Algues, 15, 16, 69, 143, 156, 169, 170, 186, 191, 208, 209, 238, 246, 256, 268, 281.

Allèles, Allèlique, 184, 212, 217-219, 233, 245.

Allogamie, 119, 238.

Allogreffe, 221, 223.

Aliment, Alimentation, 20, 27, 41, 42, 45-47, 53, 87, 101,107, 125, 137, 140, 141, 143, 157, 160, 164, 172, 179, 182, 188, 197, 211, 225, 262, 270,

A 303, 305, 306, 308, 309, 312, 324.

Ame, 20, 299, 300, 301.

Amorphe, 55, 58, 61, 77.

Annuelle, 121, 124, 126, 194, 212, 279, 304, 305.

Anomalie, 204, 207.

Antigènes, 235, 236, 237.

Anticorps, 235, 236.

Anthropocentrisme, 15, 107, 175, 322.

Anus, 74, 89, 202.

Arbre, Arboriculture, 18, 19, 26, 28, 31-33, 35, 36, 42, 44, 52, 53, 71, 82, 98-106, 112-115, 119—125,128, 158- 164, 172-176, 180, 181, 194, 198-201, 211, 212, 215-230, 235, 238, 239, 251, 255, 262, 264, 268, 269,

271-275, 278-282, 284, 285, 289- 291, 293, 300, 306, 311, 313, 322.
Architecture, 23, 39, 111-116, 120-123, 143, 206, 212, 220, 239, 270.

Atrazine, 244, 245, 246.

Auxine, 94, 137, 162.

Axe, 50, 52, 59, 61, 70-72, 78, 83-86, 206, 227, 228, 266, 270, 271, 275, 287, 289, 290.

Bactéries, 15, 65, 67, 68, 116, 131- 133, 139, 153, 242-244, 247, 249, 307, 314, 315.

Biochimie, 13, 132, 151-179, 229, 230, 287.

Biomasse, 135, 152, 324.

Blastopore, 87, 88, 89.

Bois, 18, 52, 129, 144, 156, 269, 270, 235, 303, 306.

Botanique, Botanistes. 20, 92, 113, 120, 185, 188, 189, 193, 238, 255, 262, 294, 297, 311, 319, 326,327.

Bourgeon, Bourgeonnement, 31, 96, 102, 112, 124, 146, 162, 163,206, 226, 227, 275, 277, 290, 295,296, 326.

Bouture, Bouturage, Bouturable, 71, 112, 117, 118, 146, 147, 211, 275, 290,293.

Cambium, 52, 269, 270, 306.

Canopée, 106, 213, 219, 223, 285.

Capselle, 30, 81, s3, 87-89, 96-98, 101,104.

343

Éloge de la plante

Cellule, Cellulaire, 13, 22, 47, 68, 80, 85-89, 91, 97, 100, 101, 120, 126-149, 152, 155, 156, 158, 163, 184, 190, 192, 194, 203, 204, 207, 208- 211, 213, 218, 224, 225, 233, 235- 238, 243-247, 254, 267, 268, 270, 279, 283, 293-297, 323.

Cellulose, Cellulosique, 47, 134-136, 139-143, 152, 153.

Champignons, 13, 15, 37, 67, 133, 138, 254, 266, 267, 289, 290, 306, 314, 315.

Chimère, 209-212, 225, 227.

Chlorophylle, 138, 139, 148, 160, 162, 163, 187, 190, 225-227, 230, 249, 267, 305.

Chloroplaste, 134, 139, 140, 160, 225, 244, 246, 247.

Chromosome, 130, 132, 140, 184, 185, 203-205, 207, 215, 216, 218, 236, 254, 282, 283, 327.

Clone, Cloner, Clonage, 19, 87, 114, 120, 121, 124, 125, 147, 213, 238, 291.

Colonie, Coloniaire, Coloniarité, 111- 113, 115, 120, 122-128, 182, 223, 230, 238, 271, 275, 278-282, 285, 287, 288, 290, 293, 302.

Comportement, se Comporter, 16, 70, 120, 123, 127, 128, 140, 177, 205, 213, 234, 239, 240, 246, 280, 306, 319, 323.

Convergences géographiques, 248-251, 253, 256, 257.

Corail, Coraux, 13, 15, 112, 113, 125, 235, 238, 264, 267-276, 278-285, 296.

Couleur, Coloration, 28, 139, 162, 170, 171, 175-177, 211, 257-259, 268, 305, 320.

Cristal, Cristaux, Cristallographie, 292, 294-297.

Croissance, Croître, 13, 37, 41, 49-51, 60, 61, 93, 99, 100, 102, 105-108, 110, 113, 136-138, 155, 162, 163, 194, 200, 201, 211, 213, 218, 224, 225, 233, 235-238, 243, 244, 246,

344

247, 254, 267, 268, 271, 272, 274, 275, 284, 285, 287, 292-296, 314.

Cyclose, 137, 267.

Cytoplasme, 47, 83, 87, 130, 133, 134, 136, 137, 140, 142-144, 188, 192, 267.

Décroissance, 110, 201. Développement, 22, 26, 74, 80, 83, 89, 95, 97-99, 101, 144, 147, 194, 198, 202, 217, 218, 224, 225, 235, 249, 250, 281.

Différenciation, Différencié, 89, 97, 108, 140, 144, 146-148, 293.

Digestion, Digestif, 46-49, 76, 87, 89, 112, 160, 172, 257, 266, 267.

Diploïde, 184, 185, 187, 188, 190, 191, 195, 203, 206, 207, 233.

Dissuasion, Dissuasif, 163, 164, 287. Divariqué, Divarication, 251-255.

Écologie, Écologiste, Écologique, 13, 19, 80, 116, 125, 203, 205, 234, 235, 275, 301-317, 327.

Embryon, Embryologie, Embryogénèse. 13, 16, 23, 80, 83, 84, 86-91, 96-99, 101, 129, 135, 136, 140, 144, 148, 163, 187, 192-194, 207, 209, 213, 225, 231, 262, 263, 287.

Énergie, Énergétique, 41, 42, 45, 50, 53, 66, 80, 89, 101, 107, 109, 112, 132, 137, 139, 143, 148, 157, 158, 160, 268, 270, 271, 285, 287, 289, 303, 306, 307, 309, 315, 323, 324, 326.

Epiphyte, 248-250, 306.

Espèce, 23, 104, 111, 112, 119, 147, 164, 176, 181, 185, 187, 190, 191, 196, 200, 201, 204, 215, 216, 219, 238, 246, 253-256, 259, 261, 263, 271, 278, 279, 280-284, 287, 290, 306, 322, 327.

Eucaryote, 131-133, 135, 139, 244.

Évolution, Évolutif, 13, 21-25, 79, 30, 120, 131, 135, 139, 160, 164, 179, 181-264, 299, 306, 307, 322-324.

Excrément, Excrémentiel, 110, 149, 153-156, 270, 285, 303, 323.

Fécondation, Fécondable, s1, 86, 175, 179, 182, 187, 189, 192, 194. 231-233.

Feuille, Feuillé, Foliaire, 17, 21, 32, 42, 47, 51, 71, 78, 98, 100, 105, 107-109, 126, 145, 146, 155, 156, 158, 162-171, 175, 176, 184-186, 190, 197, 198, 201, 206, 208, 214, 215, 217-219, 223, 226, 229, 230, 246, 250, 251, 253, 255, 260, 263, 271, 272, 275, 276, 285, 292, 294, 295, 297, 298, 303, 305, 306, 319.

Figuier étrangleur, 218-221 .

Fixé, Fixation, 15, 26, 42, 53, 67, 68, 70, 73, 101, 104, 112, 123, 157, 158, 163, 169, 182, 188, 213, 232, 238, 265, 267, 268, 270, 275, 277, 279, 282, 285, 286-288, 293, 299, 307, 322.

Fleur, Floraison, Fleurir, 28, 30, 40, 71, 84, 94, 96, 98, 106, 139, 156, 162, 168, 170, 171, 173, 175-179, 194, 196, 201, 205, 231, 238, 250, 253, 259, 300, 301, 304, 305, 313, 314, 319, 327.

Forêt, Forestier, Foresterie, 18, 19, 28, 33, 37, 58, 105, 106, 113, 116, 201, 213, 239, 249, 253, 265, 268, 285, 286, 301, 304-306, 309, 311-315, 325.

Forme, 13, 27, 31, 37, 39-128, 131, 133, 153, 168, 170, 177, 189, 196, 197, 202, 206, 211, 217, 224, 225, 230, 250, 267, 268, 281, 283, 284, 293, 297, 299, 324, 326, 327.

Fractale, 47, 51, 292, 294, 300.

Fruit, Fructification, 19, 28, 30, 32, 94, 96, 98, 106, 139, 163, 170, 171-174, 301, 314.

Gamète, 31-33, 91, 135, 147, 169, 175, 179, 183-185, 187-189, 191-194, 208, 231, 233, 283, 287.

Gamétophyte, 183-191, 194, 233.

Gène, Génome, Génétique, Généticien(ne), Génotype, 13, 24-26, 40, 83, 85, 86, 89, 116, 118, 119, 144,

Index

168, 175, 179, 182, 184, 185, 188, 189, 190-195, 202-205, 207, 209-213, 215-219, 222-225, 228-231, 233-242, 244, 246, 247, 249, 253-256, 279, 280, 282, 283, 287, 297, 299, 302, 314, 321-323, 327, 328.

Germen, Germinale, 91, 192-195, 224, 231-233, 240-242, 247, 267, 287.

Graine, 19, 28, 30, 34, 84, 96, 98, 125, 162-164, 169-171, 173, 175, 209, 218, 255, 290, 305, 313.

Gravité, Gravitation, 53-55, 57-59, 65, 66, 71, 74, 111, 301, 320.

Greffage, Greffe, Greffeur, 112, 118, 119, 211.

Haploïde, 184, 185, 187-191, 195, 203, 205-207, 233.

Herbe, 19, 28-30, 35, 82, 120, 125, 132, 176, 218, 244, 245, 256, 265, 279, 304, 305, 315.

Hérédité des caractères acquis (HCA), 241-244, 249.

Hétérotrophe. 267, 309.

Homéosis, Homéotique, 40, 83-86. Hormone, Hormonal, Hormonologie, 89, 91-95, 97, 162, 168, 169, 293. Hybride, Hybridation, 213-216, 264, 280, 282-284, 287.

Immanence, 31, 299, 300. Immobilité, Immobile, 18, 31, 58, 135, 148, 209, 256.

Immortel, Immortalité, 123-126, 182, 193, 212, 249, 275, 288, 291, 293, 302. Immunologie, Immunologique, Immunitaire, 116, 118, 203, 204, 216, 235-237, 279.

Individu, Individualité, Individuel, 74, 91, 100, 104, 110-113, 116, 118-120, 124, 129, 133, 176, 191, 192, 203, 221, 224, 235, 238-241, 245, 247,

271, 275, 279, 287, 300. 322.

Insectes sociaux, 13, 125, 288, 289, 293.

345

Éloge de la plante

Jarüirnlardinier, 15,23, 107, 111, 151, 156, 175, 137, 215,262, 325-327.

Juvénile, Juvénilité, 100, 101, 206, 229.

251, 230, 237.

Krebs (Cycle de), 135, 15s.

Liane. 19, 101, 105, 106, 120, 166, 176, 19s, 234. 306.

Lignine, 133,139. 151, 155,270.

Longévit , 35, 123-125, 211, 212, 224, 234, 26s, 275, 235, 311, 314.

Lymphocytes, 119, 235-237.

Marcottage, 113, 313.

M iose, 182, 184, 233, 282, 283.

Méristème, Méristématique, 50, 52, 71, 85, 96, 97, 100, 101, 107-110, 163, 194, 207-213, 224, 227, 230, 233, 254, 269, 270, 272, 292, 294, 295, 297-299, 306.

Métamorphose, 91, 97, 126, 169.

Mimétisme, 167, 177, 256, 257, 259, 260.

Mitochondries, 130, 132, 133, 135, 138-140, 157, 244.

Mitose, 86, 87, 91, 137, 142, 143, 147, 192, 204, 211, 212, 227, 254.

Mobilité, Mouvement, Mobile. 15, 17, 22, 31, 34, 42, 45, 46, 67, 74, 77, 79, 80, 91, 101, 103-107, 111, 112, 119, 125, 126, 133, 135, 137, 140, 143, 145, 157, 160, 169, 170, 182, 203, 205, 240, 265, 267, 268, 271, 275, 285, 287, 299, 307, 324.

Monopode. Monopodial. 226, 227.

Monstre. Monstrueux, 75, 77, 85, 209.

Morphologie, Morphologique, Morphogénèse, 23, 39, 40, 69, 80, 126, 194, 207, 225, 229, 239, 262, 271, 272, 281, 292-294, 297.

Mort, Mortel, Mortalité, 20, 41, 116, 125-128, 155, 156, 172, 193, 198, 202, 219, 220, 231, 233, 237, 240, 246, 275, 291, 305, 313, 315, 324.

Mutant, Mutation, Mutagène, 83, 84, 143, 182, 203, 204, 207-212, 215,

346

219, 223-227, 229-235, 237, 239, 241, 243, 244, 246, 280-282, 287.

Néoplasme, 281. 282.

Neurone, 89, 144.

Non-soi, 118. 119, 279. Noyau, 81, 130, 131, 133, 140, 144, 184.

Odeur, Odorat, 155, 156, 172-174, 176-179, 324.

Ovule, 31, 170, 133. 136, 133, 139. 195, 233.

Palmier, 19, 43, 44, 61, 121, 215, 326.

Parasite, Parasitisme, 23, 74, 81, 164, 186-191, 234, 251, 254, 266, 279. 303. 308.

Parfum. Parfumeur, 27. 28. 97, 151, 152, 156, 170-172, 176. 177. 301, 305.

Pathogène, 118, 123, 230. 234. 237.

Paysage, 4, 18. 20, 70, 265, 284-287. 310-312, 324, 327.

Phagocytose, 141, 149.

Phase, 182-185, 187, 188, 190, 191.

Phéromone, 169, 177.

Photosynthèse, 50, 97. 107, 139. 140. 160-162, 195, 225. 246, 268, 270. 305, 323, 324.

Phototropisme, 92, 94, 95.

Phylogénèse, Phylum, Phylogénique, 74, 112, 119, 182, 262, 263, 283. 284. 287, 288.

Physiologie, Physiologiste, 23, 26, 37, 91, 92, 94, 95, 97, 152, 205, 221, 223, 279, 306, 320, 328.

Phytochrome, 162, 163.

Phytohormones, 92, 94, 95.

Plantitude, Plantness, 32, 36.

Plastes, 138-140, 149. 244.

Plasticité, 195-205, 224, 225, 229-231, 234, 239, 240, 280-282, 287. 323.

Plastochronc, 297.

Polarité, 55-61, 64-66, 68-81, 83, 86, 271, 287.

Pollen, Pollinisateur, 71, 119, 139, 144, 169-171, 175. 179, 190, 238. 259, 303, 313.

Prédateur, Prédation, 101, 123, 157, 163-166, 168-170, 174, 203, 229- 231, 234, 237, 239, 258-260, 279, 287, 299, 300, 306, 323.

Protéine, Protéique, 132, 133, 135, 152, 153, 155, 156, 158, 160, 204, 236, 320.

Prothalle, 78, 184, 187, 188, 191.

Protiste, 15, 16, 68, 133, 138, 160.

Psychologie, 13, 26, 34, 239.

Racine, enracinement, 16, 21, 31, 43, 44, 47, 50-52, 72, 82, 83, 85, 98, 100, 105, 106, 116, 120, 129, 145- 148, 153, 158, 159, 162, 185, 190, 198-202,

206, 219-221, 223, 228, 255, 279, 288, 290, 293, 296, 302, 306, 311, 314, 327.

Ramification, se Ramifier, 47, 48, 51, 78, 108, 111, 227, 253, 255, 267, 271, 273, 287, 289, 290.

Règne, 13, 15, 16, 23, 36, 66, 83, 86, 98, 102, 135, 149, 181, 231, 260. 262, 267, 302, 303, 320.

Réitération, Réitérats, 113, 115, 116, 120, 121, 125, 128, 198-201, 228. 229, 231, 271, 274, 278, 279, 287, 290, 291, 293.

Respiration, 132, 139, 144, 157, 158, 309.

Sac embryonnaire, 186, 1ss, 190.

Secondaire (Métabolite, Composés), 139, 140, 158, 159, 162, 164, 167-169, 171, 173, 279.

Segmentation, 18, 83, 86.

Sélection, 182, 212, 237, 240, 241, 245, 249, 259.

Sénescence, 23, 108, 124.

Sensibilité, Sensoriel, 31, 74, 95, 160, 176, 207, 230, 239, 245, 287, 320, 321.

Sexe, sexualité, sexuel, 65,74, 86, 106, 108, 110, 116, 153, 157, 168-170, 172, 179, 184, 187, 190-194, 206, 230, 231, 233, 238, 253-256, 275, 280, 287 , 302, 313, 322.

Index

Soi, 118, 119, 279, 291.

Soma, somatique, 148, 187, 190, 192- 195, 203, 204, 207, 212, 219, 223, 224, 227, 230, 232-235, 237, 240- 242, 247, 267, 280-282, 287.

Spéciation, 168-182.

Spermatozoïde, 82, 83, 183, 189.

Spores, 184, 185, 233, 266, 294.

Sporophyœ, 184-189, 191.

Symbiose, 132, 138, 139, 247, 249, 268, 270, 285, 306, 307, 314.

Symétrie, 55, 57-65, 68-81, 83, 86, 175, 182,271, 276,287.

Symplasme, 136, 139, 140.

Sympode, Sympodial, 226, 227.

Systématique, Systématicien, 260-264.

Système nerveux, 88, 89, 172, 284, 320.

Timidité des arbres, 27s, 279.

Totipotence, 71, 98, 140, 147, 148,323.

Transfert horizontal (de gènes), 254, 256.

Transgènes, Transgénique, 256.

Transposon, élément Transposable, 25, 203.

Tropique, Tropical, 105, 111, 113, 121, 125, 159, 173-176, 200, 201, 205, 213, 214, 218, 221, 234, 238, 239, 249, 250, 259, 260. 266, 285. 286, 305,

309, 315, 325.

Turgescence, 136, 137, 141.

Ultra violets (UV), 213. 224. Unitaire, Unité, 111, 112, 115, 12a 123, 125, 126, 132, 271, 275, 302.

Vacuole, s1, s7, 132, 134, 137-140. Virus, 15. 133, 213, 254, 25s.

Xénope, 3o, s1, 33, 86-88, 96-98, 101.104.

Zoocentrisme, 15, 25, 97, 11s, 209, 212, 223, 322. Zooxanthelles, 268, 269, 285.

Table

Remerciements	9
Introduction	13
1. Les plantes, les animaux et Phomme	17
Qui se soucie des palmiers ?	18
Les plantes sont-elles vivantes ?	20
Nous contempler le nombril	21

Une partialité qui confine à Pinjustice	25
Le potager et la paysanne	27
Le maléfice de l'omniprésence	29
❖> et le handicap de l'altérité	30
Un doigt de psychologie	34
La comparaison entre les plantes et les animaux	36
2. Voyage au pays de la forme	39
À quoi sert la forme ?	40
L'appropriation de l'énergie	41
La plante, une vaste surface fixe	42
L'animal, un petit volume mobile	45
❖❖0 avec de vastes surfaces internes	47
Les effets de la croissance	50
La structure de l'espace	53
L'échelle des phénomènes	55
La relation entre la forme des êtres vivants et l'espace	58
Changeons d'échelle	65

Une symétrie radiale et une polarité : les plantes	70
Une symétrie bilatérale et deux polarités : les animaux	73
Et les monstres ?	77
Qu'est—ce qu'un embryon ?	81
Les gènes homéotiques	83
Œuf d'animal, œuf de plante	86
Les animaux sont rigolos	89
Uaffaire des hormones	91
L'action de la lumière reste obscure	95
Modèle réduit contre échantillon	97
Embryogenèse ouverte ou fermée	98
Paroles d'arbres	101
Fixes mais pas immobiles	104
L'échelle de temps des plantes	105
Déplacement et croissance	107
Qu'en pensent les poètes?	110
Unitaires ou coloniales	111
La découverte de la réitération	113
Qu'est-ce qu'un individu ?	116
Un arbre est-il un individu ?	120

Des êtres vivants potentiellement immortels	123
Deux manières de mourir	126
3. La cellule	129
Les constantes de la cellule eucaryote	131
Les différences de structure	135
Une cellule dans une autre !	138
Les différences de comportement	140
Où Phorticulteur précède le biologiste	147
Une préfiguration au niveau cellulaire	148
4. Tout dire sans un mot : la biochimie des plantes	151
La silhouette, cellulose ou protéines	152
Un regrettable manque d'élégance	155
Une vision simple du cycle de Krebs	158
Une biochimie pour la vie quotidienne	159
Une biochimie palliant Pimpossibilité de fuir	163
Un arbre altruiste	165
Un papillon qui mémorise les formes	168

Une biochimie pour emprunter la mobilité des animaux	169
L'anima1 est-il manipulé par la plante 7	171
L'un des sommets de la beauté du monde	173
Des fleurs qui renardent	177
Uaccouplement d'une plante avec un animal	179
. Uévolution	181
Plantes et animaux évoluent-ils de la même façon '7	182
Une plante, deux phases	185
La régression parasitaire de la phase haploïde	188
Un animal, une phase	190
Le soma et 1e germe	192
Les plantes ont-elles un gène '7	194
La plasticité de l'organisme	197
À qui la palme de la plasticité ?	202
La plasticité du génome	203
Les générateurs de la diversité génétique	207
Les cultures de tissus	213
Les hybridations entre espèces différentes	215
La diversité génétique au sein de la plante	218
Les figuiers étrangleurs du lac Gatun	221

Des mécanismes de tri	225
L'action des prédateurs	229
Que signifie la sexualité des plantes ?	231
À quoi sert la diversité génétique dans une même plante ?	234
Le système immunitaire des vertébrés	235
Vie fixée et diversité génétique	238
La résistance des biologistes à l'idée d'une génétique propre aux plantes	239
Darwin ou Lamarck ?	240
Les bactéries sont-elles lamarckiennes ?	243
Comment les mauvaises herbes se défendent contre les herbicides	244
Pourquoi devraient-elles choisir ?	247
Les convergences géographiques	249
Les plantes divariquées de Nouvelle-Zélande	253
Les faux de Verzy	255
Mimes et mimétisme	256
Deux systématiques différentes	261

6. Des êtres vivants différents	265
Le règne des champignons	267
Les arbres et les coraux	268
L'architecture corallienne	271
Retour sur la notion d'individu	275
... et sur la plasticité	280
L'évolution réticulée	283
La forêt et le récif	285
Comment peut-on vivre fixé ?	287
Les plantes et les sociétés d'insectes	288
Éthogenèse ou morphogenèse	293
À la recherche des analogues	293
La plante est-elle un cristal ?	295
Immanence et transcendance	299
7. Uécologie	301
Rendre à la plante son sens réel	302
Alimentation et types biologiques	305
Ambiguïté de la relation mangeur/mangé	307
Climats et paysages	311
Lequel des deux a le plus besoin de l'autre ?	313

Les deux arches de Noé	317
Épilogue	319
À quoi reconnaît-on le succès ?	320
Éloge de la plante	321
Dispersion ou concentration	323
Les plantes sont-elles des personnes ?	325
Le double visage de la botanique	326
Bibliographie	329
Index	344

RÉALISATION: CURSIVES A PARIS IMPRESSION: NORMANDIE
 ROTO IMPRESSION S.A.S. A LONRAI DÉPÔT LÉGAL: OCTOBRE
 2004. N° 68498-3 (034241) IMPRIMÉ EN FRANCE

Éloge de la plante

À l'heure où les grands programmes d'étude du génome humain drainent la majeure partie des crédits de la biologie, un botaniste tente de rétablir un salutaire équilibre. À l'exact opposé d'une Vision anthropocentrique recherchant une explication déterministe, voire mécaniste, du Vivant, Francis Hallé propose ici d'élargir l'horizon de la biologie au monde

végétal en mettant l'accent sur l'observation in situ et l'étude qualitative des plantes.

Une remarquable leçon de biologie incitant à remettre d'urgence la plante à la place, primordiale, qui est la sienne.

Francis Hallé

Botaniste, il a été professeur à l'Institut de botanique de l'université de Montpellier. Spécialiste des Tropiques, il a dirigé les missions du célèbre « radeau des cimes ».

Lacinato kale (détail) © Ryan Mcvay / Getty Images / r Jacob, Paris 6

◆◆◆◆ 5eu11,27

9 7 8 2 0 2 0 6 8 4 9 8 9 ISBN 97882.02 0684989 / Imp. en France 1004.38 €

OceanofPDF.com