POUR LA SCIENCE
HORS-SERIE
Edition française de Scientific American

M 01930 - 101H - F: 7,90 € - RD
NOVEMBRE - DECEMBRE 2018
N° 101

SYMBIOSE
LES PLANTES ONT AUSSI UN MICROBIOTE !

DROIT
LES ARBRES DOIVENT-ILS PLAIDER ?

REPRODUCTION
LA SEXUALITÉ DÉBRIDÉE DES PLANTES

GEOMETRIE
LE NOMBRE D'OR, C'EST TOUT NATUREL

GRAND TÉMOIN
EMANUELE COCCIA

La révolution végétale

DE LA NEUROBIOLOGIE DES PLANTES À LA SYLVOTHÉRAPIE

UN

NE MEURT JAMAIS.

EN TRIANT VOS JOURNAUX, MAGAZINES, CARNETS, ENVELOPPES, PROSPECTUS ET TOUS VOS AUTRES PAPIERS, VOUS AGISSEZ POUR UN MONDE PLUS DURABLE. DONNONS ENSEMBLE UNE NOUVELLE VIE À NOS PRODUITS.

CONSIGNESDETRI.FR

CITEO

Le nouveau nom d'Eco-Emballages et Ecofolio

POUR LA SCIENCE
HORS-SÉRIE

www.pourlascience.fr
70 bis boulevard du Montparnasse – 75014 Pari
Tél. 0155428400

GROUPE POUR LA SCIENCE
Directrice des rédactions: Cécile Lestienn

HORS-SÉRIE POUR LA SCIENCE
Rédacteur en chef adjoint: Loïc Mangi
Maquettiste: Raphaël Queruel

POUR LA SCIENCE
Rédacteur en chef: Maurice Mashaal
Rédactrice en chef adjointe: Marie-Neige Cordonnie
Rédacteurs: François Savatier, Sean Bailly

Développement numérique: Philippe Ribeau-Gésipp
Community manager: Jonathan Morin

Conception graphique: William Londiche
Directrice artistique: Céline Lapert
Maquette: Pauline Bilbault, Raphaël Queruel, Ingrid Leroy
Réviseuses: Anne-Rozenn Jouble et Chantal Ducoux
Marketing & diffusion: Arthur Peys
Direction du personnel: Olivia Le Prévost
Direction financière: Cécile André
Fabrication: Marianne Sigogne et Olivier Lacam
Directeur de la publication et gérant: Frédéric Mério
Anciens directeurs de la rédaction: Françoise Pétry et Philippe Boulanger
Conseiller scientifique: Hervé This

PRESSE ET COMMUNICATION
Susan Mackie
susan.mackie@pourlascience.fr • Tél. 0155428505

PUBLICITÉ France
stephanie.jullien@pourlascience.fr

ABONNEMENTS
Abonnement en ligne: http://boutique.pourlascience.f
Courriel: pourlascience@abopress.fr
Tél.: 0367079817
Adresse postale: Service des abonnements
Pour la Science – 19 rue de l'Industrie – BP 90053
67402 Illkirch Cedex

Tarifs d'abonnement 1 an (16 numéros)
France métropolitaine: 79 euros – Europe: 95 euros
Reste du monde: 114 euros

DIFFUSION
Contact kiosques: À Juste Titres; Stéphanie Troyard
Tél. 0488151243
Information/modification de service/réassort:
www.direct-editeurs.fr

SCIENTIFIC AMERICAN
Editor in chief: Mariette DiChristina
President: Dean Sanderson
Executive Vice President: Michael Florel

Toutes demandes d'autorisation de reproduire, pour le public français ou francophone, les textes, les photos, les dessins ou les documents contenus dans la revue «Pour la Science», dans la revue «Scientific American», dans les livres édités par «Pour la Science» doivent être adressées par écrit à «Pour la Science S.A.R.L.» 62 rue du Faubourg Saint-Denis, 75010 Paris.
© Pour la Science S.A.R.L. Tous droits de reproduction, de traduction, d'adaptation et de représentation réservés pour tous les pays. La marque et le nom commercial «Scientific American» sont la propriété de Scientific American, Inc. Licence accordée à «Pour la Science S.A.R.L.».
En application de la loi du 11 mars 1957, il est interdit de reproduire intégralement ou partiellement la présente revue sans autorisation de l'éditeur ou du Centre français de l'exploitation du droit de copie (20 rue des Grands-Augustins, 75006 Paris).

Origine du papier: Italie
Taux de fibres recyclées: 0 %
«Eutrophisation» ou «Impact sur l'eau»:
P_{tot} 0.008 kg/tonne
Ce produit est issu de forêts gérées durablement et de sources contrôlées

PEFC 10-32-2813 / Certifié PEFC / pefc-france.org

ÉDITORIAL

LOÏC MANGIN
Rédacteur en chef adjoint

Des extraterrestres dans le jardin

Après un long périple, un astronaute débarque sur une planète lointaine, inconnue, et l'explore. Il découvre rapidement une forme de vie, bien différente de celles auxquelles il est habitué. Aucun langage commun n'est possible. L'explorateur se rend bien compte que ces extraterrestres n'ont pas de mauvaises intentions à son égard, et il ressent de la sympathie pour eux, mais il ne sent pas de les comprendre. C'est ainsi que le botaniste Francis Hallé [illegible] nos relations avec le monde végétal et les arbres en particulier.

Nous vivons sur la même planète, nous en avons dans nos jardins, et pourtant, nous ne nous soucions guère des plantes, sauf pour les exploiter. «Il y a quelque chose, nous dit le philosophe Emanuele Coccia, qui nous empêche de reconnaître aux pins, aux rosiers ou aux pissenlits le même statut que nous reconnaissons non seulement à nous-mêmes, les humains, mais aussi aux chiens, aux chats, aux oiseaux.»

Le mouvement est en train de s'inverser aussi bien auprès du grand public que dans le monde des chercheurs. Le premier plébiscite *La Vie secrète des arbres*, de l'ingénieur forestier Peter Wohlleben. Les seconds découvrent les capacités insoupçonnées du végétal et les ressorts des nombreux bienfaits qu'il nous procure.

Comme pour nous faire pardonner de les avoir si longtemps négligées, et peut-être aussi pour mieux nous en rapprocher et espérer les comprendre, nous traitons les plantes avec un excès d'anthropomorphisme, par exemple en leur conférant une «intelligence» équivalente à la nôtre. C'est une erreur, et ce numéro est là pour rétablir l'équilibre: pour leur rendre justice, nous devons nous intéresser aux plantes pour ce qu'elles sont, à savoir des êtres exceptionnels. D'ailleurs, «dire que les plantes sont intelligentes, confie Francis Hallé, c'est les sous-estimer...»

SOMMAIRE

POUR LA SCIENCE
HORS-SÉRIE
N° 101
Novembre-décembre 2018

La révolution VÉGÉTALE

DES ANIMAUX COMME LES AUTRES ?

Constituez votre collection de *Hors-Séries Pour la Science*
Tous les numéros depuis 1996
pourlascience.fr

P. 6
Repères
L'indispensable pour apprécier ce numéro

P. 10
Avant-propos
EMANUELE COCCIA
« La vie des arbres est devenue une question politique »

P. 16
Et pourtant elles bougent !
C. Lenne, O. Bodeau et B. Moulia
Les plantes perçoivent leur environnement et s'y adaptent par divers mouvements.

P. 24
Le charme discret… de la racine
S. Uroz, A. Deveau, F. Martin et A. Cébron
Les plantes aussi ont un microbiote, associé à leurs racines, leurs feuilles, leurs graines…

P. 30
Une communication pleine de sens
Catherine Lenne
Dotées de nombreux sens, les plantes échangent quantité d'information et de matière

P. 36
La neurobiologie végétale, une idée folle ?
François Bouteau et Patrick Laurenti
Les plantes communiquent par des signaux électriques: tout comme les neurones.

P. 42
Des plantes aux animaux, et *vice versa*
Marc-André Selosse
La distinction entre un animal et un végétal n'est pas aussi nette qu'on le croit.

En couverture :
© TonelloPhotography

DES ÊTRES D'EXCEPTION

LES ARBRES ET NOUS, UN AVENIR COMMUN

RENDEZ-VOUS

par Loïc Mangin

P. 50
Quand les plantes font des maths
Teva Vernoux, Christophe Godin et Fabrice Besnard
Les végétaux fabriquent des géométries complexes où le nombre d'or apparaît souvent

P. 60 Portfolio
Des arbres de collection
Avec plus de 2500 espèces, l'Arboretum de Versailles-Chèvreloup est un régal pour les yeux

P. 66
Les reines de la manipulation
Bruno Corbara
Des plantes émettent des signaux qui piègent les animaux afin de les exploiter

P. 72
La très riche sexualité des plantes
Pierre-Olivier Cheptou
Les modes de reproduction des plantes à fleur sont d'une diversité étonnante.

P. 78
Le règne des plantes-garous
Aditee Mitra
Parfois, de minuscules créatures marines photosynthétiques se mettent en chasse...

P. 88
Comme un arbre dans la ville...
Serge Muller
On ne compte plus les services écologiques rendus par les arbres en milieu urbain.

P. 92
Une forêt de bienfaits
Alix Cosquer
Se rapprocher de la nature, en pratiquant des «bains de forêt», rime avec bénéfices

P. 98
À chacun sa nature
Philippe Descola
On ne protégera la nature qu'en abandonnant la vision occidentale que nous en avons.

P. 102
Faire droit au vivant
Catherine Larrère
La nature et le vivant sont désormais des sujets de droit, et peuvent plaider leur cause

P. 108
À lire en plus

P. 110
Rebondissements
L'hypothèse AC/DC est contredite ! • Le big data au service du big data • Le gène zombie des éléphants • La réponse est dans le vent... de molécules •

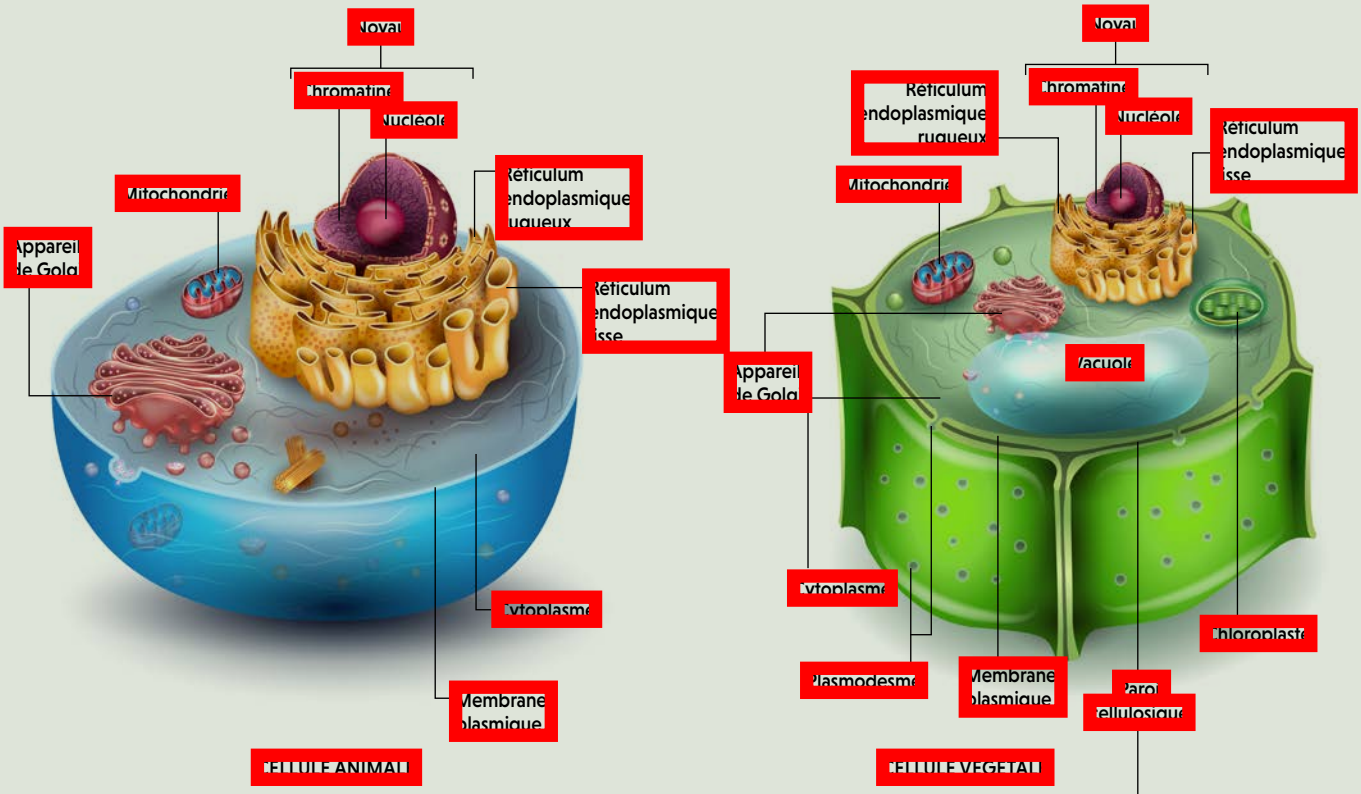
P. 114
Données à voir
À l'heure de la *data cuisine*, on représente les données avec des plats cuisinés !

P. 116
Les incontournables
Des livres, des expositions, des sites internet, des vidéos, des podcasts... à ne pas manquer.

P. 118
Spécimen
Les zèbres, rayés de la carte ?

P. 120
Art & Science
Se mettre à l'heure des moines

Pour ne pas se planter...

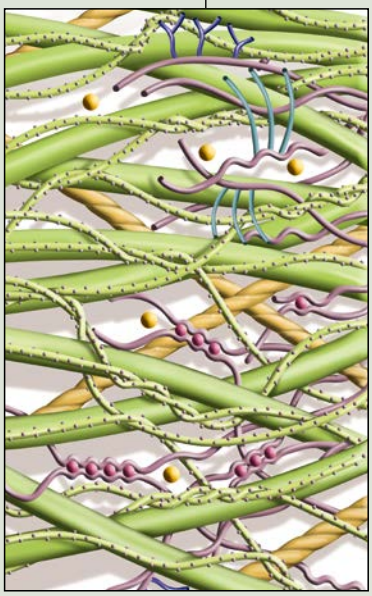


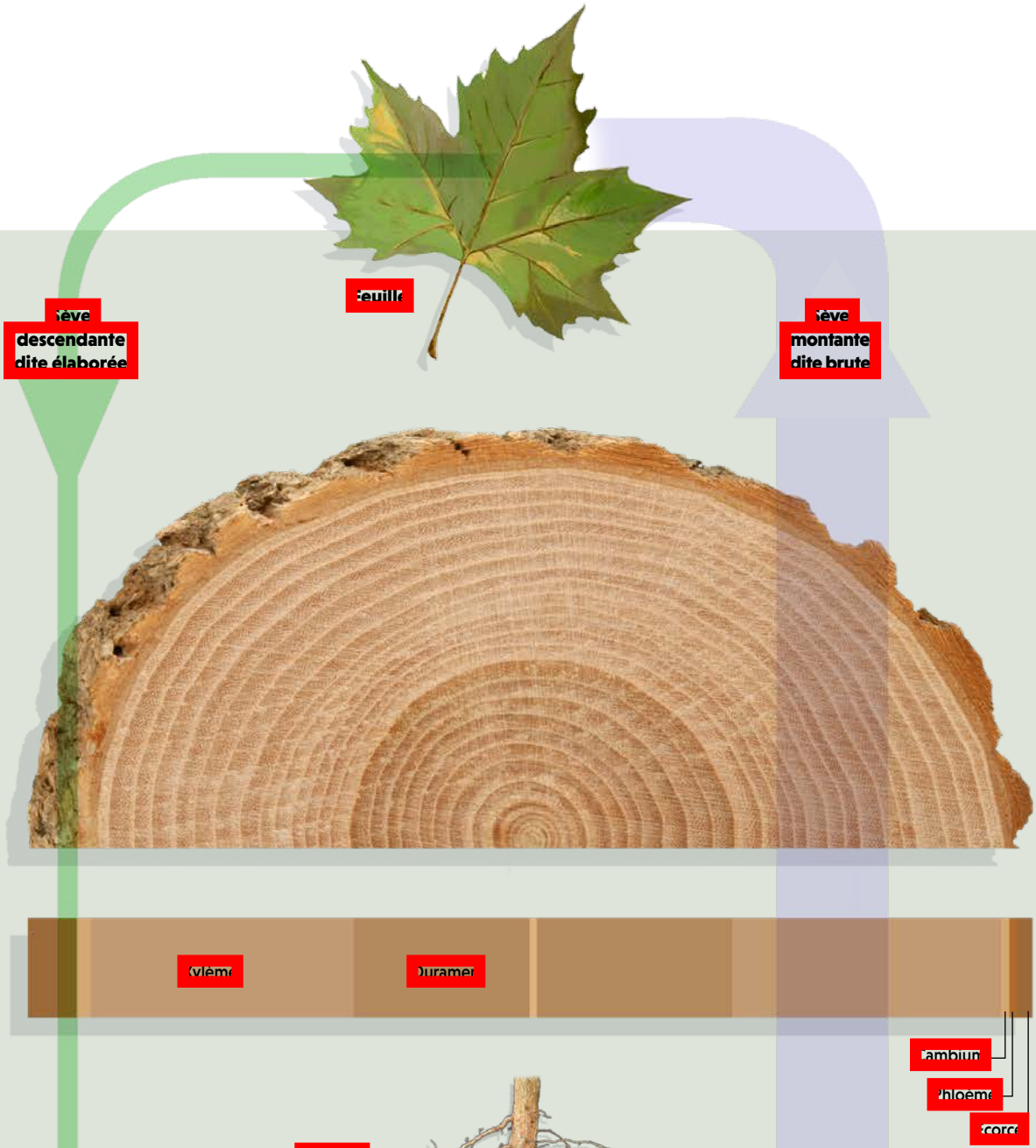
Animal ou végétal ?

Les cellules animales et végétales ont beaucoup de points communs (**noyau, réticulum endoplasmique, mitochondrie...**). Néanmoins, elles se distinguent à deux niveaux. D'abord, les cellules végétales contiennent des chloroplastes (*ci-dessus*), des organites, où se déroule la photosynthèse, et une vacuole, où sont emmagasinés les déchets, les toxines... Cette vacuole occupe parfois l'essentiel du volume cellulaire.

Ensuite, les cellules végétales sont ceintes d'une paroi riche en microfibrilles de cellulose (*ci-contre, en vert*) : de 200 nanomètres d'épaisseur en moyenne, elle résiste à des pressions de 15 bars. Cette armature confère au végétal ses propriétés mécaniques et autorise ainsi le séquoia Libby à culminer à 112 mètres de hauteur dans le parc national Redwood, en Californie.

Autre particularité des plantes, la paroi est percée de plasmodesmes : toutes les cellules sont ainsi reliées en un réseau où circulent composés, agents pathogènes parfois, et même signaux électriques. ■





Anatomie d'un arbre

Dans un arbre, on distingue la sève brute (de l'eau et des sels minéraux), qui monte des racines vers les feuilles et la sève élaborée (riche en sucres produits par photosynthèse), qui suit un chemin inverse. La première circule dans les vaisseaux du xylème, la seconde dans ceux du phloème. Ces deux tissus sont constitués de longues cellules connectées formant des « tuyaux ». Ils sont fabriqués par le cambium, un tissu assurant la croissance en épaisseur et produisant du bois (vers l'intérieur) et de l'écorce (vers l'extérieur). Le rythme saisonnier de ces activités se traduit par les cernes de croissance du bois. Au cœur du tronc, le duramen correspond aux zones d'accroissement les plus anciennes.

ANGIOSPERME

Ensemble des plantes à fleurs, c'est-à-dire dont les graines sont enfermées dans une cavité, à l'inverse de celles des **GYMNOSPERMES** (les conifères par exemple).

AUTOTROPHIE

Synthèse de substances organiques à partir de substances inorganiques. Les plantes sont autotrophes, car elles fabriquent leur propre alimentation, à l'inverse des **hétérotrophes***, qui se nourrissent de matière organique.

CHLOROPHYLLE

Ce pigment vert, situé dans les chloroplastes, intercepte l'énergie lumineuse pour la transférer à différents composés qui vont la convertir en énergie chimique, c'est-à-dire l'« enfermer » dans des molécules de glucides : c'est la **photosynthèse***.

CYANOBACTERIES

Ces bactéries sont aussi nommées « algues bleues ». Elles ont inventé la photosynthèse productrice d'oxygène (ce n'est pas la seule) il y a 2,45 milliards d'années et ont été internalisées par **endosymbiose*** chez l'ancêtre des végétaux terrestres.

ENDOSYMBIOSE

Forme de symbiose où l'un des partenaires est contenu dans l'autre. L'organisme interne est un endosymbionte. Les mitochondries et les **plastes*** auraient à l'origine été des organismes endosymbiotiques.

MERISTEME

Tissu composé de cellules indifférenciées et constituant les zones de croissance des plantes. Grâce aux nombreuses divisions cellulaires qui y ont lieu, la plante peut créer de nouveaux organes et croître tout au long de sa vie.

MYCORHIZE

Association symbiotique entre des champignons et les racines des plantes. Dans la plupart des cas, chaque partenaire tire profit de cette alliance.

PHOTOSYNTHESE

Processus par lequel les plantes vertes et d'autres organismes synthétisent des matières organiques, des glucides, grâce à l'énergie lumineuse, en absorbant le dioxyde de carbone de l'air et en rejetant l'oxygène.

PHYLLOTAXIE

Géométrie qui caractérise la disposition autour d'un axe de croissance de tout élément botanique : feuille, branche, bourgeon, fruits, fleurs, pétales, étamines...

PLASTE

Organite cellulaire propre aux végétaux où a lieu la **photosynthèse***. Quand il contient de la chlorophylle, c'est un **CHLOROPLASTE**.

PLASMODESME

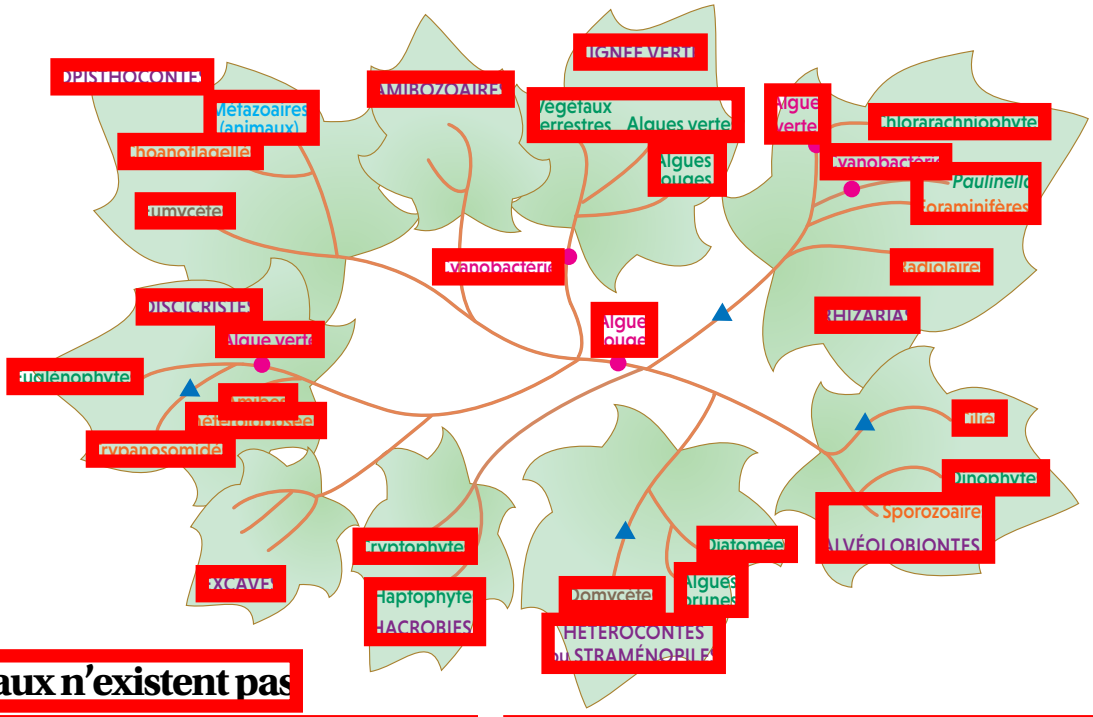
Canal traversant la paroi cellulaire des plantes et constituant une voie de passage.

STOMATE

Ouverture à la surface des feuilles permettant les échanges gazeux.

TROPISME

Mouvement d'une plante, ou d'un de ses organes, en direction d'un stimulus particulier, par exemple la lumière.



Les végétaux n'existent pas

Algue, champignon, végétal... Ces termes sont utiles dans le langage courant, mais ne sont fondés que sur des ressemblances acquises indépendamment par divers organismes : ils ne reflètent aucune parenté évolutive. De fait, sur cet arbre phylogénétique des eucaryotes, on constate que les végétaux, les champignons et les algues ne correspondent pas à un groupe monophylétique (un ancêtre et tous ses descendants). Ainsi, les lignées qui ont « adopté » la photosynthèse *(en vert)*, par suite d'endosymbiose *(les ronds roses, le nom indique l'origine de leur plaste, l'organite où a lieu la photosynthèse)*, sont représentées dans six groupes. Certaines lignées naissent de la perte *(les triangles bleus)* d'un plaste. Les champignons *(en marron)* sont constitués de deux lignées éloignées.

Dans l'intérêt de la science

mathieu vidard

la tête au carré
14:05-15:00

france inter venez

franceinter.fr

EMANUELE COCCIA

« La vie des arbres est devenue une question politique au même titre, ou presque, que celle des migrants »

Quel regard portez-vous sur le succès des livres dédiés au végétal ?

Emanuele Coccia : On peut faire plusieurs remarques à propos du plus vendu d'entre eux, *La Vie secrète des arbres*, par Peter Wohlleben. D'abord, à l'occasion d'une rencontre organisée en Allemagne, il m'a raconté que ce livre était son seizième ! Sans grand succès. Mais cette fois-là, il avait décidé de revenir aux fondamentaux de la discipline, la botanique, et surtout de renoncer à tout discours alarmiste, voire apocalyptique, sur l'état du monde naturel. Ce parti pris, et son écho auprès du grand public, sont très instructifs.

Autre enseignement, cette réussite est rassurante. On ne peut qu'être soulagé de savoir que beaucoup de gens (2 millions de lecteurs en Allemagne, 700 000 en France…) sont prêts à lire un ouvrage sur les arbres !

Enfin, de façon moins anecdotique, je pense que ce phénomène est le résultat de plusieurs mouvements qui ont eu lieu dans les sciences naturelles et dans la société tout entière.

Lesquels ?

Emanuele Coccia : Quand on regarde l'histoire des sciences naturelles – les sciences du vivant –, la suprématie de la zoologie saute aux yeux. Dès Aristote, c'est à elle que l'on a toujours posé les questions les plus métaphysiques, philosophiques sur la vie. Depuis toujours, la vision sur le vivant est fortement zoocentrée, l'animal l'emporte sur la plante, mais aussi sur la bactérie, le virus, le champignon…

Darwin et Lamarck se sont interrogés sur les origines de la vie essentiellement en regardant les animaux. Pour des raisons auxquelles je n'ai pas réfléchi, la plupart des grands ouvrages biologiques du passé traitent de zoologie – même les grands débats entre Cuvier, Buffon, Geoffroy Saint-Hilaire tournent autour de cette discipline.

BIO EXPRESS

2005
Thèse en philosophie médiévale et philologie, à l'université de Florence, en Italie.

2008
Professeur assistant en histoire de la philosophie, à l'université de Fribourg-en-Brisgau, en Allemagne.

2011
Maître de conférences à l'EHESS.

2016
La Vie des plantes. Une métaphysique du mélange, Payot et Rivages, Paris.

Soufrant d'une sorte de complexe d'infériorité par rapport à la zoologie, la botanique était figée dans un cadre morphologico-systématique. On était surtout étonné par la variété du végétal, et l'on s'attachait seulement à le décrire et le classer. La botanique était incapable d'aller au-delà, d'étendre sa portée. En d'autres termes, l'étude des plantes n'avait jamais posé la question du vivant en tant que tel.

Qu'est-ce qui a changé ?

Emanuele Coccia : Depuis cinquante ans, des botanistes ont eu le courage de faire ce pas en avant. Francis Hallé en France, Stefano Mancuso en Italie, Karl Niklas aux États-Unis… se sont emparés de leur discipline pour poser des questions plus vastes, plus profondes sur l'idée de vie et en fin de compte universaliser leur science.

Et c'est ce que fait Peter Wohlleben dans son livre. Il a certes soulevé des critiques, notamment pour anthropomorphisme poussé à l'extrême, mais on lui pardonne, vu l'engouement suscité envers les plantes. En caricaturant un peu, l'une des thèses fondamentales de son livre est : pour comprendre ce qu'est le vivre-ensemble, nous devons regarder les plantes. De fait, il décrit la forêt comme un exemple parfait de cohabitation, très peu conflictuel.

Cet idéalisme ne lui a-t-il pas aussi été reproché ?

Emanuele Coccia : Oui, mais il s'explique. D'abord, il a des racines anciennes. Ce n'est pas un hasard si ce livre a pu être proposé en Allemagne, où il s'inscrit dans la plus pure tradition du romantisme et de la philosophie naturelle.

Ensuite, je pense qu'il faut le lire comme le symptôme d'une grande révolution, un de ces mouvements que j'évoquais, qui a bousculé la biologie dans les années 1970, à la suite des travaux de Lynn Margulis. Cette microbiologiste américaine a montré que les cellules eucaryotes (avec un noyau) seraient nées d'une suite d'associations symbiotiques entre différents procaryotes.

Grâce à cette théorie endosymbiotique, la biologie a abandonné le paradigme belliciste, c'est-à-dire l'idée que la nature est un espace de compétition, de lutte de tous contre tous. Le génie de Darwin consista à faire de ces conflits perpétuels le moteur de l'évolution dans la nature. Avec lui, la guerre n'était plus contradictoire avec l'idée d'harmonie et d'équilibre naturel.

Cependant, l'endosymbiose découverte par Lynn Margulis raconte une autre histoire : l'une des plus grandes inventions du vivant, en l'occurrence la cellule eucaryote, ne relève pas de la guerre ou de la compétition, mais d'une symbiose, d'une coopération.

Ces travaux ont eu des répercussions dans d'autres domaines, notamment en anthropologie. Ce fut une révolution culturelle, la nature cessant d'être un monde de compétition pour devenir un havre de paix et d'harmonie. Au fond, le livre de Wohlleben est un peu le dernier avatar de ce bouleversement de la pensée. Et cette bienveillance est bien plus facile à démontrer chez les plantes qu'avec un lion dévorant une gazelle !

C'est une des clés de son succès. En ces temps d'incertitude et de tensions, un livre où la collaboration est montrée comme une force créatrice interpelle les lecteurs, sensibles à ce type de message. Ils en ont même besoin.

Justement, les préoccupations écologiques du grand public favorisent-elles cette ferveur pour les plantes ?

Emanuele Coccia : C'est effectivement une autre raison importante. Nous vivons sous une menace forte et nous prenons conscience à quel point l'humanité a profondément modifié l'ordre naturel. En conséquence, nous sommes devenus beaucoup plus attentifs aux autres formes de vie et aux interactions entre espèces, humaine, animales, végétales…

Ce mouvement va de pair avec l'entrée spectaculaire de l'écologie dans l'échiquier politique. La vie des abeilles, celle des arbres… sont devenues des questions politiques au même titre, ou presque, que la vie des migrants. C'est une révolution inouïe du point de vue de l'histoire des mentalités, de l'histoire de la pensée politique et morale en Occident.

Depuis cinquante ans, des botanistes se sont emparés de leur discipline et l'ont universalisée

Bien sûr, plusieurs auteurs anciens avaient avancé ce genre de thèse, mais ils restaient isolés. Là, on assiste à un phénomène de masse : aujourd'hui chacun est prêt à reconnaître que la disparition des abeilles est une question politique concernant non pas une nation, mais l'humanité tout entière.

On peut faire de nombreux reproches à l'écologie politique. Je pense notamment qu'elle n'a pas été capable de se libérer de son héritage théologique, ce qui entrave son efficacité. Il n'empêche, grâce à elle, tout un tas de questions longtemps monopolisées par les scientifiques sont désormais celles de n'importe quel citoyen lambda. Toutes les nouvelles pratiques que l'on voit apparaître, le retour à l'horticulture urbaine, la fascination pour les pratiques japonaises de sylvothérapie, la passion pour les fleurs… en découlent.

Les citoyens ont part ailleurs été préparés à regarder les plantes d'une autre façon. Prenez le film *Avatar* par exemple où, sur la planète Pandora, tous les êtres vivants, végétaux compris, sont interconnectés et sur un pied d'égalité.

Et puis, on y pense rarement, mais depuis les années 1970 nous avons progressivement été obligés de reconnaître que l'humain n'est pas le seul à incarner une intelligence. On en a d'abord attribué une à de plus en plus d'animaux, et aujourd'hui, avec la révolution de l'informatique, nous sommes prêts à en conférer une à des machines. Demain, ce sera au tour des bactéries : c'est un des sujets de recherche du neurobiologiste Antonio Damasio.

Alors, pourquoi pas les plantes ? Le pas a été franchi par Stefano Mancuso, l'un des fondateurs avec František Baluška, de l'université de Bonn, en Allemagne, de la neurobiologie végétale. Ils n'hésitent pas à parler d'intelligence des plantes, ce qui leur est beaucoup reproché.

Dans ce domaine, on doit prendre garde à ne pas projeter sur les plantes ou

sur des bactéries des formes d'intelligence humaine. Notre façon de penser doit être renouvelée, et même inversée en présupposant chez les formes de vie végétale ou microbienne que certains comportements sont intelligents. D'un point de vue philosophique et également dans la pensée de tous les jours, c'est le défi qui nous attend: élargir les modèles de rationalité, de *logos*...

Dans votre essai *La Vie des plantes*, vous dites que nous ne pourrons jamais comprendre une plante sans avoir compris ce qu'est le monde. L'inverse n'est-il pas aussi vrai ?

Emanuele Coccia : Tout à fait. L'une des idées fondamentales du livre est que les plantes sont à l'origine de notre monde, à plus d'un titre. D'abord, elles ont contribué à produire massivement l'oxygène de l'atmosphère, et donc à rendre habitable la Terre. Ensuite, elles constituent le premier maillon des chaînes trophiques, ou alimentaires.

En conséquence, le monde est essentiellement végétal. De façon plus poétique, le monde est plus un jardin qu'un zoo. Plus encore, les plantes sont les jardiniers de la Terre, en ce qu'elles le transforment, le façonnent. Mon postulat est que pour comprendre le monde, il faut comprendre son origine et donc les plantes. À l'inverse, comprendre les plantes signifie comprendre l'origine du monde. En d'autres termes, la plante est un prisme idéal pour observer le monde tel qu'il est.

Ce chiasme est l'inspiration de mon livre au point que je l'ai subdivisé en trois parties correspondant chacune à une partie du corps végétal: la feuille, la racine et la fleur. Pour chacune, je superpose les deux éléments, le monde et la partie végétale, afin de parler des deux à la fois.

Peut-on voir ce qu'il en est avec la feuille ?

Emanuele Coccia : La feuille est la partie (on ne peut pas vraiment parler d'organe à son propos) la plus importante d'un végétal. Goethe, avec bien d'autres botanistes, n'a cessé de répéter que la plante n'existe que pour les feuilles. C'est l'endroit où les choses les plus importantes, notamment la photosynthèse, se déroulent.

Je m'intéresse d'abord à ce qui distingue fondamentalement les corps végétal et animal, notamment d'un point de vue anatomique. Depuis son développement embryonnaire, le corps animal doit produire des espaces intérieurs et des volumes. C'est l'inverse chez la plante dont toute la vie se passe en surface, celle des feuilles, qu'elle cherche à démultiplier. En quelque sorte, on pourrait dire que l'animal est un être à trois dimensions, et le végétal à deux seulement.

Partant de cette idée, on comprend mieux d'autres caractéristiques des plantes, par exemple leur tendance à l'infini que le corps animal n'a pas. La plupart des corps animaux ont dissocié la croissance et la reproduction: la deuxième commence à la fin de la première. Le corps végétal, lui, ne cesse pas de s'accroître: les organes reproducteurs sont essentiellement des formations temporaires, produites puis rejetées, qui sont renouvelées chaque année.

Dans ce chapitre, je m'interroge aussi sur ce qui relie animaux et végétaux, et plus largement unifie le monde: le souffle, un geste apparemment anodin mais qui ne l'est pas. Dans le souffle, s'exprime parfaitement l'identité du vivant.

Le souffle est un mouvement curieux, double, par lequel à la fois on intègre une grande partie du monde, en la prenant dans notre corps, en l'inspirant, et en même temps nous meublons le monde. Il y a un renversement perpétuel entre le contenant et le contenu, entre le sujet et l'objet.

Qu'en est-il de la racine ?

Emanuele Coccia : Ce qui m'intéresse avec la racine, c'est d'abord d'inverser l'idée qu'elle est la partie la plus importante, la plus originelle d'une plante, alors que d'un point de vue évolutif, elle est apparue très tard, bien après la sortie des eaux et l'invention de la vie végétale.

En outre, la racine permet au corps végétal d'être un corps amphibie, beaucoup plus que la grenouille, vivant à la fois dans deux milieux totalement différents. La plante vit dans un milieu aérien, lumineux, mais aussi, grâce à la racine, dans un milieu souterrain, empli d'eau.

Que nous dit la racine du monde ?

Emanuele Coccia : Elle nous rappelle que notre monde est bel et bien héliocentrique. Et ce qui est intéressant dans les mouvements de la racine, c'est que d'un point de vue astronomique elles permettent *via* la plante au Soleil d'habiter la Terre, car elle transforme la lumière et l'énergie solaire et les insère dans la masse terrestre. La plante enracine le Soleil dans la Terre.

Cette vision héliocentrique a pourtant été oubliée par de nombreuses sciences, notamment sociales, qui sont restées ptolémaïques, géocentrées.

Venons-en à la fleur...

Emanuele Coccia : Dans ce chapitre, je suis parti de l'idée d'un élève de Friedrich von Schelling, un philosophe du romantisme allemand, selon qui la fleur correspond à un cerveau. Cette thèse, très belle,

Les stoïciens voyaient dans la semence des plantes, les graines, l'incarnation de l'intelligence

était déjà développée dans l'Antiquité, mais on l'a oubliée. Les stoïciens, par exemple, voyaient dans la semence des plantes, les graines, l'incarnation de l'intelligence, du *logos*... Pourquoi ? Parce que selon eux, une entité était intelligente dès lors qu'elle pouvait insuffler de la forme à de la matière: c'est exactement le cas d'une graine!

Or la fleur qui produit les graines est aussi une zone de mélange, en l'occurrence des gènes lors de la reproduction. La rationalité va donc de pair avec l'idée de brassage, de nouveauté... En fin de compte se dessine ce que je nomme une métaphysique du mélange: nous sommes le produit du mélange et nous sommes destinés à nous mélanger pour rester en vie. Chaque être vivant, humain, animal, végétal, devient alors un organe de la Terre. ■

PROPOS RECUEILLIS PAR LOÏC MANGIN

Chez votre marchand de journaux

le 7 novembre

Suivez-nous sur: @pourlasciencemag @pourlascience

Le piège d'une dionée s'est refermé, implacable, sur l'impudent insecte qui s'était aventuré sur les feuilles de la plante. Il n'a pas eu le temps de s'enfuir, tant le mouvement fut rapide.

DES ANIMAUX COMME LES AUTRES ?

Sentir, écouter, voir, toucher... les plantes sont en de nombreux points comparables aux animaux quant à leurs capacités sensorielles. L'analogie va plus loin, avec notamment les nombreux moyens de communication dont les végétaux disposent. Les arbres échangent des informations par voie aérienne, mais aussi souterraine grâce à un *wood wide web* qu'ils tissent avec des champignons. Mieux, dans les plantes, des phénomènes bioélectriques s'apparentent à l'activité de neurones et mettent en jeu des acteurs moléculaires dont beaucoup sont homologues à ceux des animaux. C'est au point que l'on parle de neurobiologie végétale ! La frontière entre animal et végétal est assurément floue. D'ailleurs, existe-t-elle vraiment ?

L'ESSENTIEL

- On a longtemps cru les plantes passives et dépourvues de capacités perceptives
- En réalité, elles sont sensibles à de multiples stimulus, telles la lumière ou la gravité, et sont même sensibles à leur propre posture.
- Elles sont aussi capables de mouvements rapides, fondés sur le gonflement réversible de certaines cellules, ou de mouvements lents, liés à la croissance, grâce auxquels elles se redressent, se courbent ou tournent sur elles-mêmes...

LES AUTEURS

CATHERINE LENNE est chercheuse au laboratoire Piaf (INRA-UCA), à l'université Clermont-Auvergne.

OLIVIER BODEAU était doctorant à l'Institut d'histoire et de philosophie des sciences et des techniques, à Paris.

BRUNO MOULIA dirige le laboratoire Piaf (INRA-UCA), à l'université Clermont-Auvergne.

Et pourtant elles bougent !

Se tourner vers le Soleil, s'enrouler sur un support, se rétracter lors d'un choc... Les plantes sont beaucoup plus mobiles qu'on ne le pense.

Une mouche, par l'odeur d'un nectar attirée, se pose sur une feuille étrange, hérissée de piquants. L'insecte, à la recherche de la nourriture promise, erre sur la surface verte et rouge. Elle effleure un poil, puis un second... et le piège se referme soudain, les deux parties de la feuille se rapprochent : les piquants deviennent des barreaux. La mouche ainsi emprisonnée est la victime d'une dionée attrape-mouche (*Dionaea muscipula*), une plante carnivore. Cette scène contredit de façon spectaculaire la supposée passivité des plantes. De fait, on a longtemps cru les plantes incapables de percevoir leur environnement et d'y répondre par des mouvements actifs adaptés (*voir l'encadré page 20*). Il est temps de déconstruire cette idée reçue.

Elle s'explique en partie par la lenteur de l'essentiel des mouvements en jeu. Mais ils sont réels : les fleurs s'ouvrent et se ferment, des tiges artificiellement penchées se redressent et s'élancent vers le ciel, les lianes explorent l'espace puis s'enroulent autour d'un support... Qui plus est, et la dionée attrape-mouche le prouve, certaines plantes sont même capables de mouvements rapides et étonnants.

Ces dernières années, notamment grâce à de nouvelles techniques d'imagerie *in vivo*, on a découvert chez les plantes une sensorimotricité complexe et généralisée. De quoi s'agit-il ? D'une sensibilité qui leur permet d'effectuer des mouvements adaptés à leur environnement. Par sensibilité, on entend une capacité à percevoir divers

Le palmier *Socratea exorrhiza* marche. En développant ses racines d'un côté et en abandonnant celles de l'autre, il peut se déplacer vers la lumière.

stimuli (lumière, température, gravité, pression mécanique, substance chimique…). Et la motricité implique des mouvements actifs utilisant l'énergie des cellules. Cette sensorimotricité a probablement favorisé les plantes à fleurs (les Angiospermes) lorsqu'elles ont colonisé la terre ferme il y a environ 140 millions d'années.

Chez les animaux, les stimulus physiques ou chimiques sont captés par des cellules particulières et traduites en signaux électriques : les influx nerveux. Chez les espèces dotées d'un système nerveux central, ces signaux sont acheminés jusqu'au cerveau ou la moelle épinière, où ils sont intégrés avec d'autres informations pour former une perception de l'environnement extérieur. Une réaction motrice (mobilisant les muscles) peut alors se déclencher. Quand la moelle épinière est le seul centre nerveux impliqué, le mouvement est stéréotypé, c'est un réflexe.

Chez les plantes, les perceptions et les réactions qui s'ensuivent reposent à la fois sur des mécanismes locaux et sur la circulation d'hormones et de signaux électriques comparables, dans une certaine mesure, à l'influx nerveux (*voir La neurobiologie végétale, une idée folle ?, par F. Bouteau, page 36*). Les mouvements, en revanche, ne dépendent pas de muscles. Mais de quels mouvements parle-t-on ?

LA VISION DES PLANTES

L'étude des mouvements des plantes en réponse à des stimulus a fait l'objet d'une longue série de découvertes, qui s'accélère aujourd'hui. Au XIXe siècle, Charles Darwin a étudié avec son fils Francis la réaction des plantes à une perturbation environnementale. Ils ont par exemple éclairé latéralement des graminées qui venaient de germer et constaté qu'elles se courbent lentement, finissant par s'aligner sur la direction de la source lumineuse. De tels mouvements directionnels en réaction à une anisotropie du milieu sont des tropismes (du grec *tropein*, tourner).

Jusqu'à ces dernières années, les tropismes ont été classés selon la nature du facteur orientant le mouvement. Celui de l'expérience des Darwin est ainsi un phototropisme, lié à la lumière. À la fin des années 1990, les biologistes ont mis en évidence un autre type de phototropisme, associé à des longueurs d'onde particulières : lorsque des réflecteurs renvoient une lumière caractéristique de celle réfléchie par les tissus chlorophylliens des végétaux, les plantes situées à proximité s'en écartent (leur croissance s'oriente dans la direction opposée) ou accélèrent leur croissance en hauteur. Ainsi, les plantes « voient » leurs voisines (*voir Une communication pleine de sens, par C. Lenne, page 30*).

En 1999, l'un de nous (B. Moulia) et ses collègues ont même montré qu'un plant de maïs peut détecter les autres végétaux à plus de trois mètres de distance. Grâce à cette capacité sensorimotrice, les plantes évitent que leurs voisines ne leur fassent trop d'ombre, ce qui est utile dans la compétition entre espèces ou entre individus partageant la même niche écologique.

Il existe de multiples tropismes. L'héliotropisme, un type particulier de phototropisme, est lié à la course du soleil (ainsi, avant la floraison, le capitule du tournesol suit le soleil). Le gravitropisme est lié à la perception de la verticale (il peut concerner les racines, qui s'enfoncent dans le sol parallèlement au champ de pesanteur, ou les tiges et les troncs inclinés, qui se redressent vers le ciel). Le thigmotropisme est lié à une stimulation tactile (le grec *thigmo* signifie toucher). C'est ainsi que des lianes s'allongent jusqu'à toucher un support, puis s'enroulent autour de lui.

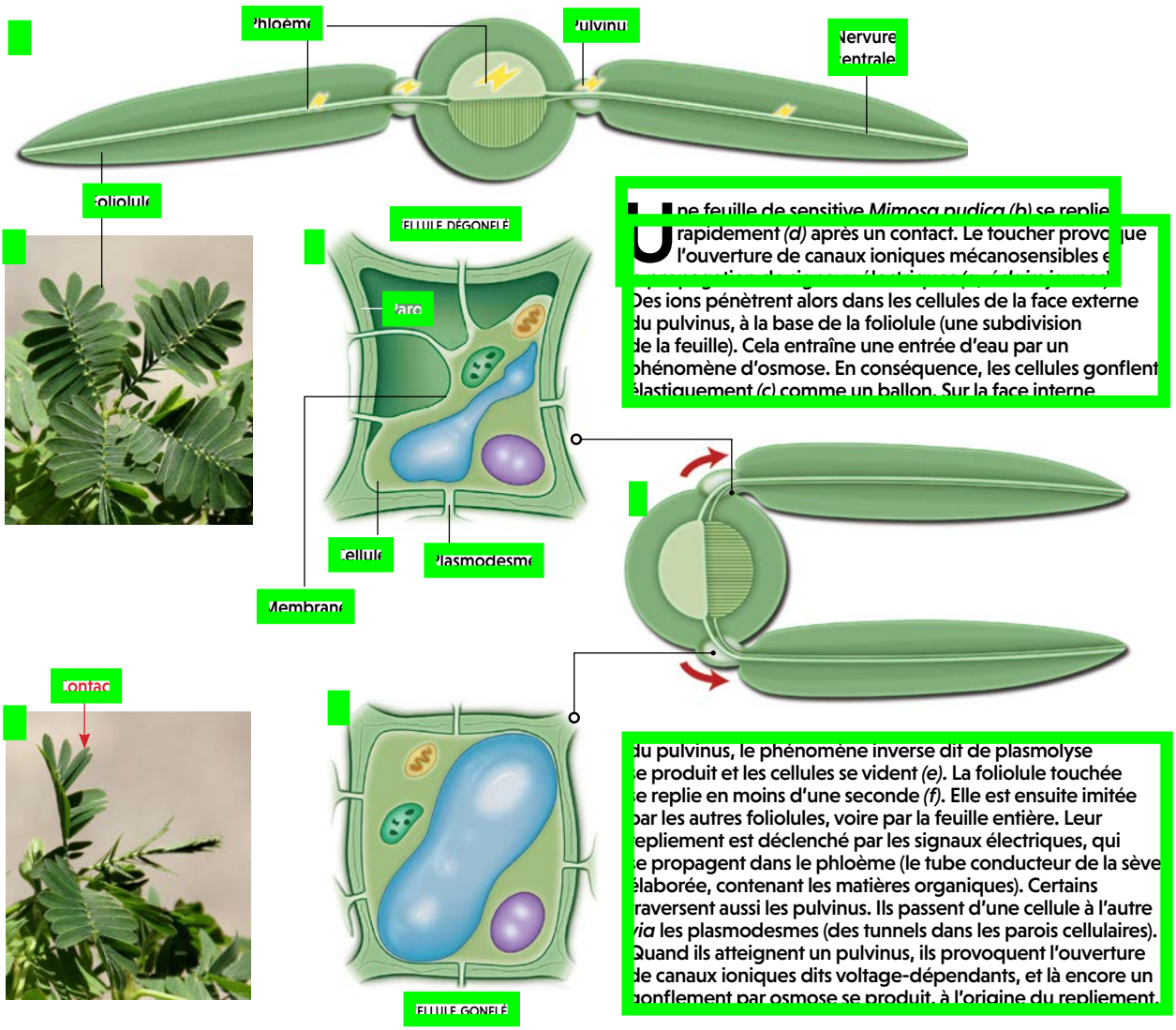
Distinctes des tropismes, les nasties sont des mouvements non orientés. Ils peuvent être déclenchés par la lumière (photonastie, comme avec le pissenlit qui s'ouvre le matin et se referme plus tard dans la matinée), par la température ambiante (thermonastie, comme avec les tulipes qui s'ouvrent quand elles sont placées au chaud) ou par une stimulation tactile (thigmonastie).

Ce dernier cas est le premier exemple connu de sensorimotricité, car il est associé à des réponses rapides. C'est le cas de la dionée attrape-mouche, mais aussi de la sensitive (*Mimosa pudica*), une petite plante tropicale d'origine américaine, replie ses feuilles en quelques secondes quand on les touche.

Certaines plantes, tel le haricot, manifestent une troisième catégorie de mouvements actifs, la circumnutation consistant en des révolutions régulières : le sommet de la jeune tige monte en spirale, jusqu'à ce qu'il touche un support. La

UN PLANT DE MAÏS PEUT DÉTECTER LES AUTRES VÉGÉTAUX À PLUS DE TROIS MÈTRES DE DISTANCE

UNE PUDEUR DE SENSITIVE



Une feuille de sensitive *Mimosa pudica* (*b*) se replie rapidement (*d*) après un contact. Le toucher provoque l'ouverture de canaux ioniques mécanosensibles [illegible]. Des ions pénètrent alors dans les cellules de la face externe du pulvinus, à la base de la foliolule (une subdivision de la feuille). Cela entraîne une entrée d'eau par un phénomène d'osmose. En conséquence, les cellules gonflent élastiquement (*c*) comme un ballon. Sur la face interne du pulvinus, le phénomène inverse dit de plasmolyse se produit et les cellules se vident (*e*). La foliolule touchée se replie en moins d'une seconde (*f*). Elle est ensuite imitée par les autres foliolules, voire par la feuille entière. Leur repliement est déclenché par les signaux électriques, qui se propagent dans le phloème (le tube conducteur de la sève élaborée, contenant les matières organiques). Certains traversent aussi les pulvinus. Ils passent d'une cellule à l'autre *via* les plasmodesmes (des tunnels dans les parois cellulaires). Quand ils atteignent un pulvinus, ils provoquent l'ouverture de canaux ioniques dits voltage-dépendants, et là encore un gonflement par osmose se produit, à l'origine du repliement.

circumnutation évolue ensuite en thigmotropisme et la tige s'enroule autour de l'obstacle.

Enfin, la croissance en hauteur est, elle aussi, influencée par divers facteurs, tels que les sollicitations mécaniques (la thigmomorphogénèse). Par exemple, quand on courbe une plante et qu'on la relâche (imitant ainsi l'effet du vent), elle ralentit sa croissance en hauteur pour privilégier son épaisseur. Nous avons montré en 2000 que cette adaptation est déclenchée par une sensibilité à la déformation de certaines cellules.

Cette classification est aujourd'hui remise en cause, accusée d'être trop restrictive. Elle suggère qu'un stimulus unique déclenche un comportement stéréotypé, alors qu'on s'est aperçu que les plantes combinent de multiples signaux et mouvements. En 2012, Mieke de Wit, de l'université d'Utrecht aux Pays-Bas, et ses collègues ont montré que l'arabette des dames (*Arabidopsis thaliana*), une plante formant une rosette de feuilles horizontales plaquées au sol, perçoit les contacts prolongés avec ses voisines. Ce toucher appuyé entraîne le redressement des feuilles en quelques heures, ce qui accentue la réflexion de certains rayonnements caractéristiques. Ce «geste» est alors perçu par les voisines et provoque l'arrêt de leur croissance foliaire, limitant ainsi les risques de se faire de l'ombre.

Comment les plantes exécutent-elles les mouvements observés? Les mécanismes des mouvements rapides, tels ceux de la sensitive,

sont connus depuis plusieurs décennies (*voir l'encadré page précédente*) : le déploiement et le repliement des feuilles sont provoqués par les variations de volume des cellules situées à leur base, qui agissent comme un vérin hydraulique.

Ces changements sont le fruit de phénomènes d'osmose, c'est-à-dire d'une diffusion de l'eau à travers la membrane cellulaire du milieu le moins concentré en composés divers (l'extérieur de la cellule) vers le milieu le plus concentré (l'intérieur de la cellule). Grâce à ce déplacement de liquide, les cellules végétales sont remplies d'eau sous pression. Cette pression, dite de turgescence, atteint cinq à dix fois la pression atmosphérique (près de 100 fois supérieure à celle des cellules animales et deux à quatre fois plus que dans les pneus des voitures).

Ce mécanisme moteur hydro-osmotique se retrouve dans tous les mouvements réversibles. Ainsi, la plupart des mouvements dits de veille-sommeil (ceux des fleurs qui s'ouvrent le jour et se ferment la nuit) reposent sur le gonflement et le dégonflement réversibles des cellules de la base des pétales.

Les autres mouvements lents sont irréversibles. C'est le cas des plantes placées horizontalement, qui se redressent en un temps dépendant de leur taille: une dizaine d'heures pour une plante en germination (croissant encore en longueur), trois mois pour un petit arbre.

LE REDRESSEMENT PRODUCTIF

Chez les jeunes plantes herbacées et les arbres de moins d'un an, le redressement est dû à une croissance plus rapide d'un côté que de l'autre: le végétal se courbe alors dans la direction de moindre expansion. Le moteur de la croissance est aussi la pression hydrostatique d'origine osmotique: grâce à des pompes ioniques (qui consomment de l'énergie pour transporter des ions à travers la membrane cellulaire) et divers autres mécanismes, la concentration des cellules en certains composés change, ce qui modifie la pression hydrostatique interne par osmose; on parle d'osmorégulation.

Mais contrairement au mouvement de la sensitive, les parois cellulaires se ramollissent, et ce, de façon contrôlée. Les cellules s'allongent ensuite moins vite d'un côté de la tige que de l'autre. Après cette phase, les parois durcissent à nouveau. Ainsi, une jeune plante placée à l'horizontale se redresse grâce à un allongement moindre des cellules du côté concave, dû à un ralentissement de la croissance cellulaire.

Dans le cas d'un arbre mature poussant dans une pente, dont le tronc s'arque lentement par la base pour retrouver la verticale, le moteur ne peut être identique. D'une part, les forces hydro-osmotiques ne sont pas assez puissantes; d'autre part, la taille des cellules ne varie plus à la base du tronc. Dans cette zone, seule une croissance dite secondaire se déroule encore, c'est-à-dire une production de bois provoquant l'épaississement. Le bois est formé de plusieurs types cellulaires et comprend notamment des fibres, constituées de cellules mortes aux parois épaissies et collées les unes aux autres par la lignine, qui augmentent sa rigidité. Le redressement est provoqué par la fabrication d'un bois spécial, dit de tension, dont les fibres se rétractent peu à peu. Comme il ne se dépose que d'un côté, il forme une sorte de hauban interne, qui entraîne la flexion de l'arbre.

La plupart des mouvements végétaux résultent de tels phénomènes de croissance contrôlée. Certains vont jusqu'à considérer la croissance en hauteur comme une forme de motricité, dirigée vers le haut. Or les plantes croissent toute leur vie, d'où des capacités

LA LENTE REMONTÉE DES PLANTES SUR L'ECHELLE DU VIVANT

Depuis la naissance de la physiologie en Grèce antique, on distingue la vie [illegible] fonctions de nutrition et de croissance, et la vie « de relation », où l'organisme interagit avec l'environnement grâce à des organes sensoriels et moteurs. Les végétaux n'auraient accès qu'à la première. On parle ainsi de vie végétative pour décrire le fonctionnement automatique des poumons, de l'estomac, des intestins... L'appareil nerveux qui en règle le fonctionnement est aussi qualifié de végétatif. Sur cette sorte de tronc commun aux végétaux et aux animaux, nos organes sensoriels et moteurs ajouteraient une enveloppe animale.

Cette représentation des plantes comme des organismes passifs remonte au moins à Aristote. Dans son traité *De l'âme*, le philosophe grec leur reconnaissait pourtant une faculté à se mouvoir (leur croissance était assimilée à un mouvement), mais non couplée à la capacité de sentir. Il distinguait différentes âmes dans la nature (l'âme étant entendue comme ce qui anime la matière d'un organisme): l'âme nutritive, la plus basse, qui permet aux êtres vivants de se reproduire, de croître et de se nourrir; l'âme sensitive, qui confère le pouvoir de sentir les propriétés du monde environnant; et enfin, l'âme rationnelle ou intellective, qui préside à la pensée. Selon Aristote, les végétaux n'ont que la première, tandis que les animaux possèdent aussi la deuxième et que les trois réunies sont l'apanage de l'homme.

Dès l'Antiquité, les végétaux sont ainsi placés tout en bas de l'échelle. Cette conception aura la vie longue. En 1753, Buffon compare le végétal à « un animal qui dort » et, en 1800, le physiologiste Bichat formule la même idée: « On dirait que le végétal est l'ébauche, le canevas de l'animal, et que, pour former ce dernier, il n'a fallu que revêtir ce canevas d'un appareil d'organes extérieurs, propres à établir des relations ». La notion moderne de vie végétative radicalisera ce modèle, faisant de la sensorimotricité la ligne de rupture entre l'animal et le végétal. Cette idée n'a commencé à être remise en cause qu'au milieu du XIXe siècle, par les Darwin père et fils (Charles et Francis) et par les physiologistes allemands des végétaux, en particulier Wilhem Pfeffer et Julius von Sachs. Ils ont mis en évidence une certaine réactivité des plantes aux perturbations extérieures. Les recherches ultérieures ont amplifié leurs découvertes et révélé chez les plantes une sensorimotricité riche et originale, dont on commence juste à apercevoir l'ampleur. Elles ont permis de dépasser un double obstacle épistémologique, d'origine anthropomorphique. Tout d'abord, croissance et mouvement nous semblent des processus séparés, de vitesses différentes, mais chez les plantes, ils se confondent: la croissance est le moteur de la motricité. En outre, la sensorimotricité animale est fondée sur des organes dédiés et localisés (les yeux, les mains, les muscles, etc.), tandis que chez les plantes, elle est plus répartie. C'est pourquoi sa mise en évidence a été moins immédiate.

motrices permanentes. Celles-ci sont assurées par les mêmes tissus qui servent à la rigidité. Il n'y a donc pas de distinction entre squelette et «muscle», ni entre croissance et mouvement.

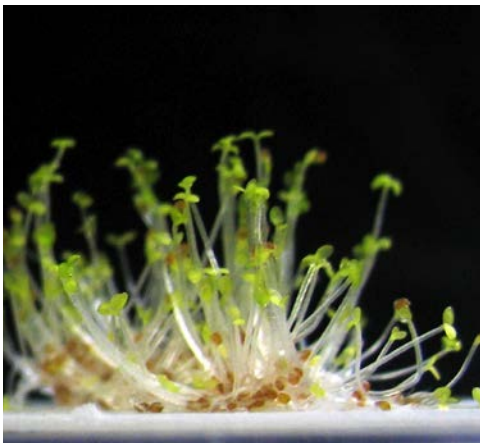
Comment les différents signaux sont-ils perçus et de quelle façon agissent-ils sur les moteurs des mouvements? Nous l'avons vu, quand on appuie sur une feuille de sensitive, on provoque l'ouverture de canaux ioniques mécanosensibles. Cependant, la réaction de la plante ne se limite pas à cette transformation mécanique du stimulus et met en jeu une sensibilité complexe.

DES PLANTES IRRITABLES

Cette idée avait été ébauchée par Claude Bernard. En 1878, il a «endormi» une sensitive avec de l'éther. Pour des raisons encore mal comprises, les feuilles de la plante ainsi traitées ne bougent plus quand on les touche. Le père de la méthode expérimentale en physiologie en a conclu qu'à l'instar des tissus animaux, les plantes ont une «irritabilité», définie comme «la propriété de réagir d'une certaine manière sous l'influence des excitants extérieurs», et que l'irritabilité végétale et la sensibilité animale ne diffèrent qu'en degré. Il considérait que la première était une forme élémentaire de la seconde, même si celle-ci, contrairement à l'irritabilité végétale, peut impliquer une perception consciente.

Les feuilles de la sensitive sont divisées en folioles, elles-mêmes scindées en foliolules. Or la foliolule touchée n'est pas la seule à se replier: elles le font toutes, l'une après l'autre, en partant de celle qui a été touchée. Un signal se propage donc rapidement dans la feuille. Ce signal, qui déclenche le gonflement et le dégonflement des cellules, est de nature électrique. Les expériences du biologiste indien Jagadish Chandra Bose l'ont montré dès les années 1900. Au repos, la membrane cellulaire est polarisée négativement, c'est-à-dire que le potentiel électrique intracellulaire est inférieur au potentiel extracellulaire, en raison de différences de concentration ionique. Quand on stimule une foliolule, des électrodes placées sur le pétiole de la feuille (la partie qui la connecte à la tige) enregistrent une réponse comparable au potentiel d'action d'un neurone: le potentiel électrique augmente brièvement, puis redescend au-dessous de sa valeur initiale, avant de revenir à la normale.

Les cellules végétales transmettent donc des signaux électriques comparables aux influx nerveux des animaux – bien que la plante ne possède pas de nerfs. Ces signaux se propageraient dans le pulvinus et dans le phloème, le tissu conducteur de la sève élaborée (*voir les Repères, page 6*), en partie constitué de cellules vivantes. Comme dans de nombreux tissus végétaux, les cellules y partagent la même membrane plasmique: elles communiquent par des plasmodesmes, sortes de tunnels creusés dans les parois (*voir les Repères, page 6*). Les signaux électriques se propageraient



Lors d'un phototropisme, les plantes se courbent lentement vers une source lumineuse. Comme la plupart des mouvements végétaux, cet effet résulte d'un phénomène de croissance différentielle: la face éclairée de la tige pousse moins vite que la face opposée, d'où une courbure dirigée vers la source.

le long de cette membrane commune. Ainsi, le phloème constituerait une sorte de grand axone (*voir La neurobiologie végétale, une idée folle ?, par F. Bouteau, page 36*).

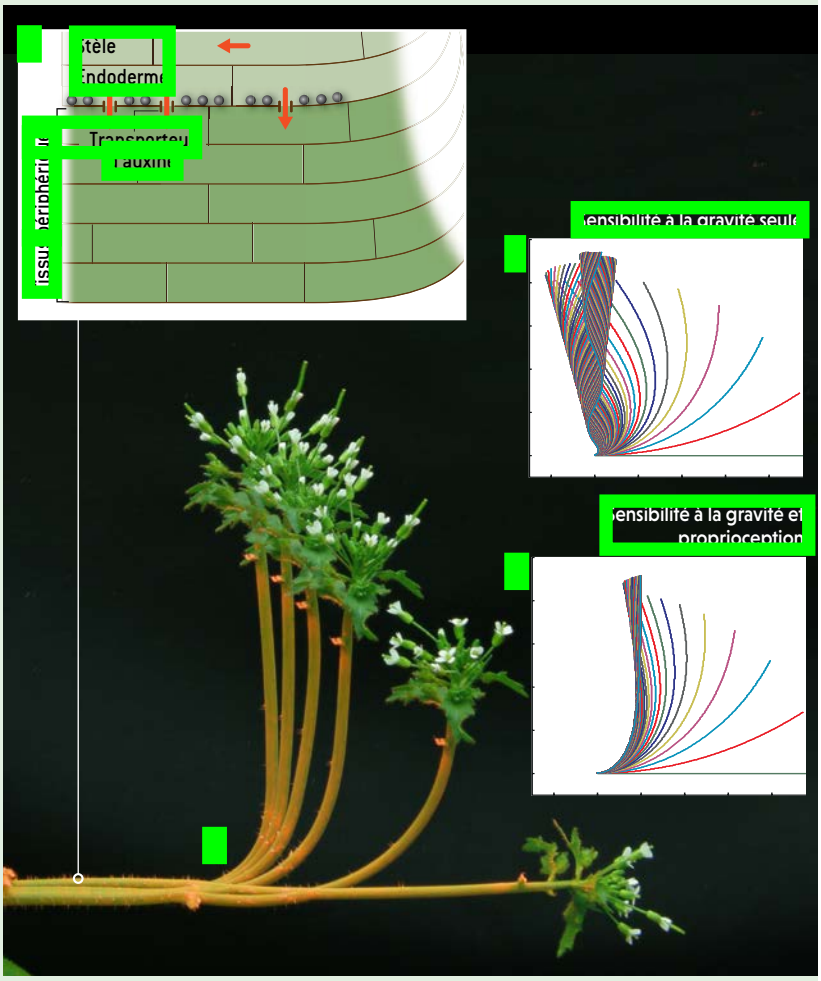
Les signaux électrochimiques du phloème ne sont pas les seuls à contrôler des mouvements. Prenons le cas d'une lumière latérale, qui a pour effet de courber les tiges vers la source lumineuse. La zone de perception de la lumière se situe au sommet de la tige et la zone de réaction, où les cellules s'allongent, plus bas. Entre les deux zones circule un signal de nature chimique, identifié depuis les années 1920: il s'agit d'une hormone de croissance, l'auxine. Selon le modèle de Cholodny-Went (du nom des deux biologistes qui l'ont proposé de façon indépendante en 1927 et 1928, le Russe Nikolai Cholodny et le Néerlandais Frits Went), l'éclairement anisotrope de la tige provoque une redistribution latérale d'auxine vers la face ombrée. La concentration de l'hormone augmente sur cette face et y stimule l'allongement des cellules. La croissance différentielle qui en résulte produit la courbure.

Par quel mécanisme une lumière anisotrope déclenche-t-elle la redistribution latérale de l'auxine? Sous un éclairage homogène, l'hormone, synthétisée au sommet des tiges, circule vers le bas de la plante. Le transport a lieu de cellule en cellule, dans les tissus vivants des nervures (les

LES CLÉS DU REDRESSEMENT

Quand on incline une jeune pousse, elle se redresse peu à peu (*a*, les positions successives d'une tige d'arabette des

l'action de l'auxine, une hormone de croissance produite au sommet de la plante et qui descend par son centre (la stèle et l'endoderme). Dans une tige verticale, l'auxine ne fait que descendre, car elle est pompée à travers les membranes par des « transporteurs » situés sur la face inférieure des cellules. L'inclinaison horizontale de la tige entraîne une relocalisation de ces pompes sur la face cellulaire latérale, maintenant orientée vers le bas *(b)*. L'hormone est pompée à travers les membranes *(flèches rouges)* et se concentre alors sur la face inférieure de la plante *(la concentration est d'autant plus élevée que le vert est foncé)*, qui pousse plus vite, d'où la courbure vers le haut. La relocalisation des transporteurs d'auxine serait provoquée par des statocytes *(b, les grains noirs)*, des grains d'amidon qui pèsent sur le fond des cellules et sont donc à l'origine de la sensibilité de la plante à la pesanteur. Cependant, quand on simule le redressement de la plante en supposant qu'il n'est piloté que par cette sensibilité, on constate qu'elle oscille autour de la position verticale (*c*, les positions successives de la tige). Pour que la simulation reproduise la rectitude observée dans la nature *(d)*, il faut supposer que chaque cellule perçoit sa déformation et réagit de façon à minimiser la courbure, c'est-à-dire que la plante est dotée d'une proprioception.



cellules qui entourent les vaisseaux de transport de la sève) ou dans l'épiderme. Des protéines spécialisées, les transporteurs d'auxine, assurent la traversée des membranes cellulaires. Celles qui pompent l'hormone hors des cellules ne sont localisées que sur leur face inférieure, ce qui explique que l'auxine ne circule que vers le bas.

Lors de la réponse phototropique, la lumière agit sur des pigments solubles, les phototropines, dont elle provoque la phosphorylation (l'ajout d'un groupe phosphate). Cela déclenche, par un mécanisme qui reste à préciser, la relocalisation des transporteurs membranaires d'auxine sur les faces latérales des cellules, du côté opposé à la lumière. Dès lors, l'hormone se propage latéralement et s'accumule sur la face ombrée.

De même, des pigments photosensibles, les phytochromes, sont en cause dans la perception des plantes voisines déjà évoquée. Ces pigments influent sur l'expression du génome d'une façon qui dépend de leur configuration tridimensionnelle. Or cette configuration varie selon les longueurs d'onde reçues. Il en résulterait une modulation de l'expression du génome, qui modifierait la croissance.

Dans les autres tropismes, l'auxine semble jouer un rôle: dans une racine placée à l'horizontale, par exemple, la croissance différentielle des deux faces qui entraîne la courbure vers le bas est aussi liée à une redistribution latérale de l'hormone. Celle-ci s'accumule sur la face inférieure, dont elle inhibe l'allongement. L'effet est inversé par rapport à la tige, car il dépend de la concentration d'auxine et de l'organe végétal (tige ou racine) : l'hormone stimule la croissance au-dessous d'une concentration critique et l'inhibe au dessus. Or cette concentration critique est, dans la racine, 10000 fois inférieure à celle de la tige. Comme dans le phototropisme, la redistribution de l'hormone repose sur la migration des transporteurs d'auxine. Les mécanismes qui provoquent cette migration restent à élucider, mais ils doivent être liés à la capacité des plantes à percevoir la verticale.

La gravité est perçue dans les pointes des racines, ainsi que dans les tissus périphériques des tiges chez les jeunes plantes herbacées et les rayons ligneux du bois chez les arbres. Dans les deux cas, des cellules spécialisées,

nommées statocytes, contiennent des grains d'amidon, les statolithes, plus denses que le cytoplasme environnant. D'une taille de l'ordre du micromètre, ces grains se déposent sous l'action de la gravité sur le fond de la cellule. La plante dispose ainsi de petits « plombs cellulaires » qui lui indiquent le sens de la gravité (la direction « bas »). Ce dispositif ressemble dans son principe à notre propre système de perception de la gravité.

On pense que le poids des statolithes sur le fond des cellules, ainsi que celui de la cellule appuyant sur la paroi qui l'entoure, provoquent l'ouverture de canaux mécanosensibles. En conséquence, des courants ioniques locaux sont créés lorsqu'on incline la tige ou la racine. Ces courants déclencheraient une série de réactions locales, qui aboutiraient à la redistribution des transporteurs d'auxine.

Cependant, l'un d'entre nous (B. Moulia), en collaboration avec Stéphane Douady, physicien au Cnrs, et Renaud Bastien, alors doctorant à l'Inra, a montré que la sensibilité à la gravité ne suffit pas à expliquer les caractéristiques exactes du redressement gravitropique des tiges. En 2013, ces chercheurs ont simulé ce redressement sur ordinateur, en supposant que le mouvement n'était piloté que par la perception de l'écart angulaire de la tige par rapport à la verticale. Le tronc oscillait alors autour de cette dernière, car chaque élément de tige essayait de se redresser indépendamment en entraînant les autres.

PERCEVOIR SON CORPS

Pour obtenir l'alignement sur la direction de la gravité observé dans la nature, il faut supposer que la courbure est rectifiée en continu en tout point de la tige. Il doit donc exister un mécanisme correcteur qui permet à la plante de contrôler sa posture. Il s'agit d'un phénomène de proprioception, terme qui étymologiquement signifie « perception de la configuration géométrique du corps ». Il est comparable à celui rencontré chez les animaux et les humains, même s'il est fondé sur des mécanismes locaux et non sur un traitement nerveux central.

Après avoir incorporé une telle proprioception à leur modèle, les chercheurs ont simulé le redressement de 11 espèces de plantes à fleurs terrestres, qu'ils ont filmé et quantifié par ailleurs. Leur simulation a reproduit fidèlement le redressement de toutes les tiges, de la minuscule germination du blé aux troncs de peupliers. Ainsi, la coordination de millions de cellules motrices est possible par la combinaison d'une perception locale de l'inclinaison et de la déformation (la courbure) des cellules. C'est une nouvelle preuve que les plantes sont capables d'intégrer plusieurs signaux et ne se contentent pas d'une réponse réflexe déclenchée par un stimulus unique, comme on le pensait récemment encore.

Comment la courbure est-elle perçue et intégrée ? Pour le déterminer, B. Moulia et ses collègues ont réexaminé les travaux antérieurs où la modification de la courbure et la redistribution latérale de l'auxine étaient mesurées. Cette redistribution se révèle trop lente pour provoquer la modification de courbure observée. L'auxine ne semble donc pas intervenir dans la correction proprioceptive de la courbure, même si des travaux supplémentaires seront nécessaires pour le confirmer. Là encore, des canaux mécanosensibles pourraient être en cause.

Ainsi, les plantes réajustent leur posture en permanence, en réponse à plusieurs types de signaux, telles la lumière, la gravité et la déformation. L'ensemble des signaux perçus sont intégrés pour conduire à une coordination des mouvements. L'originalité de la sensitive n'est pas tant sa sensibilité ni sa motricité, mais sa rapidité, qui rend ses mouvements perceptibles. Les mécanismes de sensorimotricité se sont probablement développés lors de la colonisation de la terre ferme, permettant aux plantes de pousser vers le haut en l'absence d'un fluide porteur.

L'étude des mécanismes en jeu demande des analyses allant de l'échelle moléculaire à celle de la plante entière, et associant biologistes, mécaniciens et physiciens. On commence seulement à comprendre les réseaux de signalisation et de régulation impliqués dans la coordination des mouvements végétaux. En particulier, l'auxine semble jouer un rôle important pour traduire les perceptions en motricité et elle interagit avec d'autres signaux (courants ioniques, potentiels d'action, hormones).

Soulignons l'originalité et l'élégance des mécanismes développés par l'évolution végétale. La sensorimotricité des plantes est fondée sur un nombre restreint de structures. Les mêmes cellules assurent à la fois la fonction squelettique et la fonction motrice, et les « influx nerveux » sont transportés par la voie « vasculaire ». En outre, l'ensemble du corps de la plante est doué de sensorimotricité.

Ces découvertes ont remis en cause nombre de nos repères épistémologiques et brouillé la frontière entre les plantes et les animaux. Certains chercheurs, comme Tony Trewavas, de l'université d'Édimbourg, ou Francisek Baluska et Stephano Mancuso, de l'université de Florence, envisagent ainsi un traitement complexe de l'information chez les végétaux, qui permettrait d'adapter le comportement moteur à la combinaison de signaux reçus de l'environnement. On parle de neurobiologie végétale. Le terme est contesté, mais il révèle le bouleversement de nos conceptions. ■

BIBLIOGRAPHIE

D. CHAMOVITZ, *La plante et ses sens,* Buchet-Chastel, 2014.

A. BARBACCI ET AL., A robust videogrametric method for the velocimetry of wind-induced motion in trees, *Agricultural and Forest Meteorology,* vol. 184, pp. 220-229, 2014.

R. BASTIEN ET AL., A unifying model of shoot gravitropism reveals proprioception as a central feature of posture control in plant, *PNAS,* vol. 110, pp. 755-760, 2013.

Advances in plant tropisms, *American Journal of Botany,* vol. 100, n°1, janvier 2013.

Les végétaux insolites, *Dossier Pour la Science,* n°77, 2012.

P. PELLEGRIN, Aristote, *Les Génies de la Science,* n° 25, 2005.

L'ESSENTIEL

- Comme les animaux, les plantes partagent leur vie avec une multitude de microorganismes.
- Ces communautés bactériennes et fongiques se sont spécialisées en fonction des parties de la plante qu'elles colonisent.
- Ce microbiote rend de nombreux services à la plante, qui contrôle en partie sa composition.
- L'étude de l'arabette révèle le rôle du microbiote et une partie des mécanismes de sa sélection.

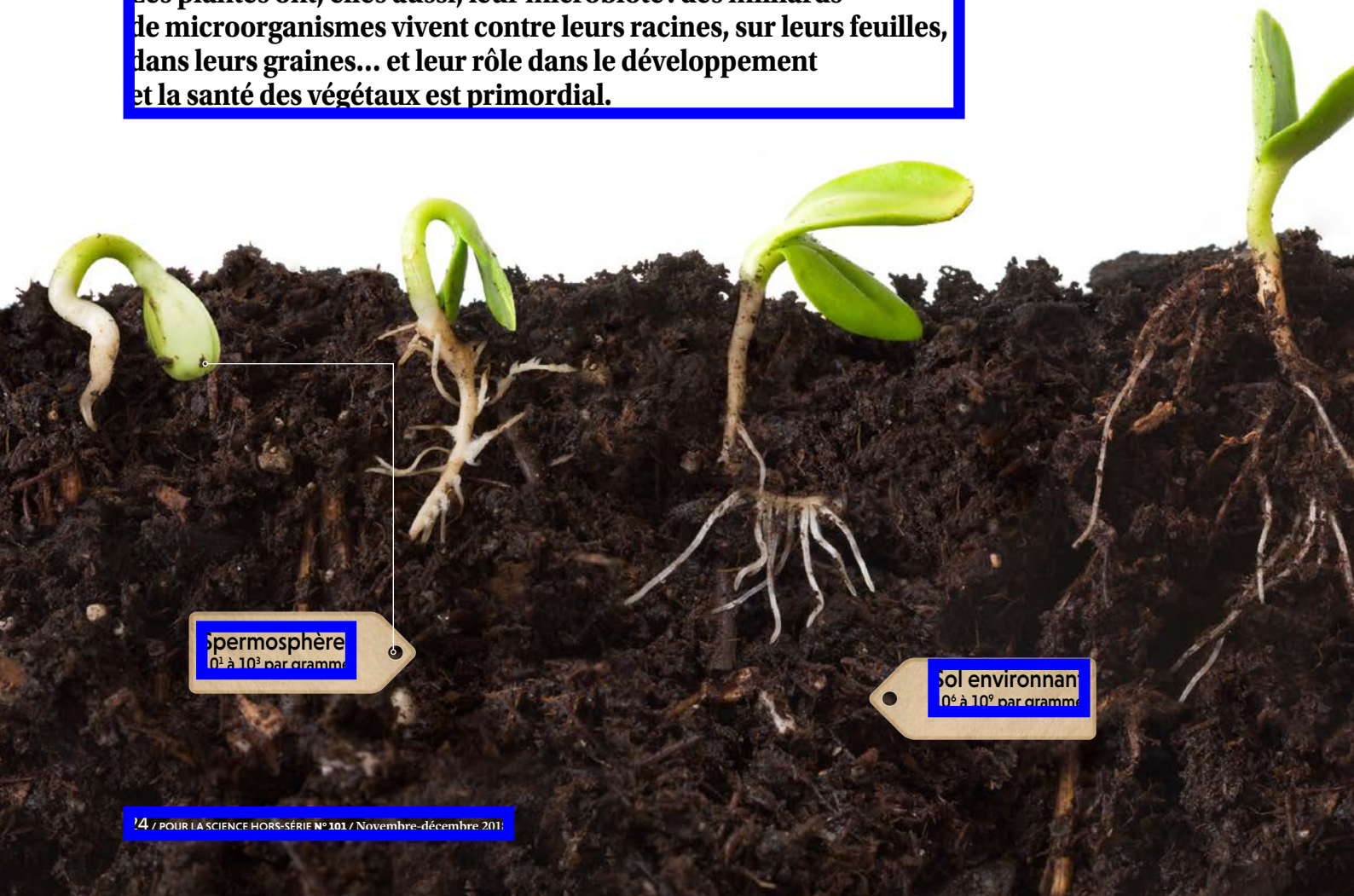
LES AUTEURS

STEPHANE UROZ est directeur de recherche de l'Inra dans l'unité Interactions arbres-microorganismes (unité mixte Inra-université de Lorraine), où travaillent également AURELIE DEVEAU, chargée de recherche, et FRANCIS MARTIN, directeur du laboratoire d'excellence arbre.

AURELIE CEBRON est chargée de recherche CNRS au Laboratoire interdisciplinaire des environnements continentaux (unité mixte CNRS-université de Lorraine).

Le charme discret... de la racine

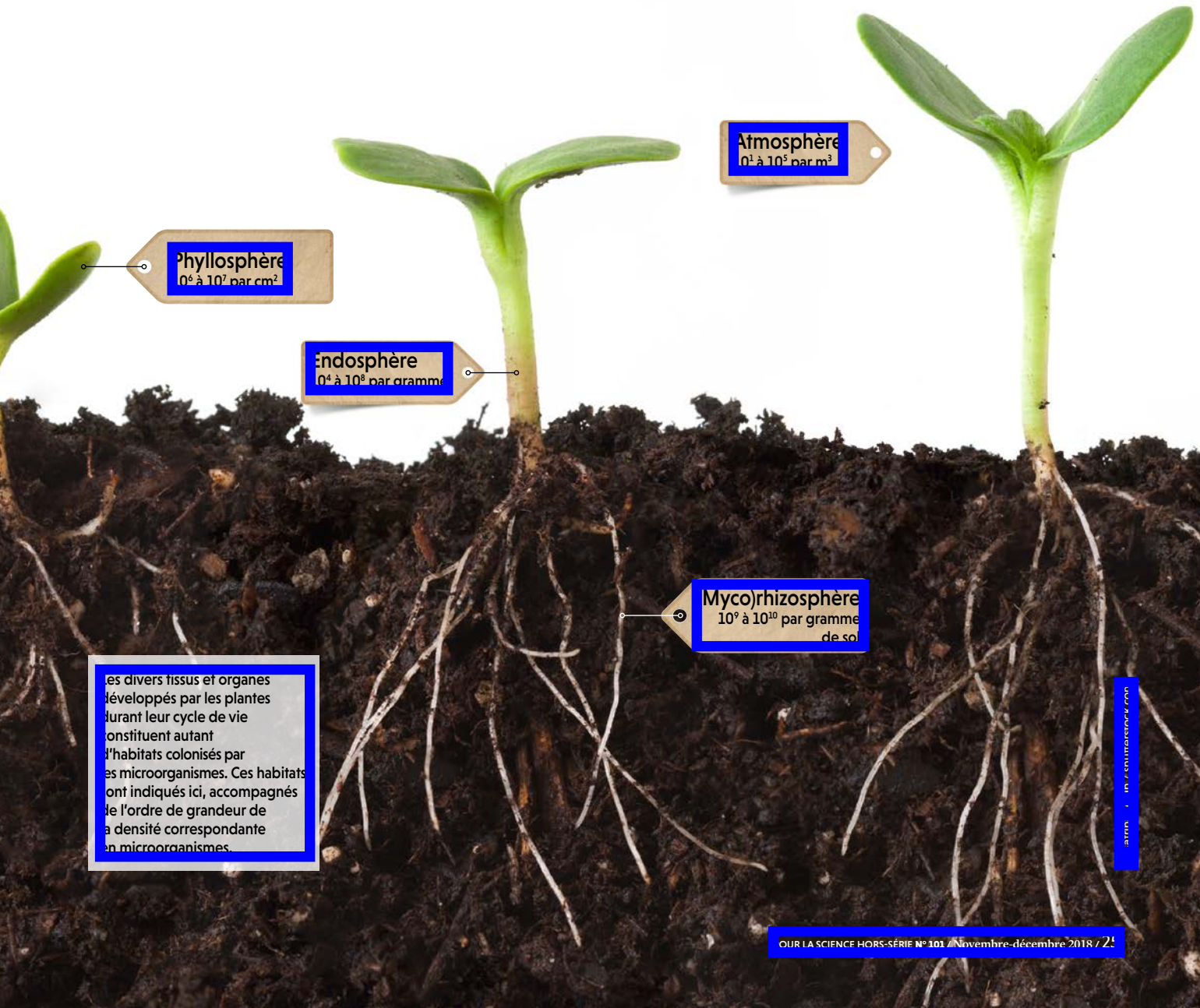
Les plantes ont, elles aussi, leur microbiote : des milliards de microorganismes vivent contre leurs racines, sur leurs feuilles, dans leurs graines... et leur rôle dans le développement et la santé des végétaux est primordial.



En 2015 sortait dans les librairies un ouvrage dont le succès créa la surprise : ***Le Charme discret de l'Intestin.*** L'auteur, Giulia Enders, s'y livrait à un vibrant plaidoyer des milliards de microorganismes qui habitent dans notre intestin et vantait les nombreuses vertus de cette population (bactéries, champignons, virus...) sur notre santé. En un mot, elle mettait sous le feu des projecteurs le microbiote. Notre intestin n'est pas le seul organe concerné, ni l'humain le seul être vivant doté d'un microbiote. De fait, des microbiotes ont aussi été mis en évidence chez d'autres animaux. Et les plantes? Ont-elles aussi un microbiote?

Oui: les plantes ne poussent pas de façon axénique, c'est-à-dire en l'absence de tout germe, dans la nature. Au contraire, elles hébergent de nombreux microorganismes – bactéries ou champignons – bénéfiques ou néfastes à leur surface, dans leurs tissus et au voisinage de leur système racinaire (*voir la figure ci-dessous*).

Dès leur apparition dans les milieux aquatiques puis lors de la colonisation des environnements terrestres, les plantes ont été en



Les divers tissus et organes développés par les plantes durant leur cycle de vie constituent autant d'habitats colonisés par des microorganismes. Ces habitats sont indiqués ici, accompagnés de l'ordre de grandeur de la densité correspondante en microorganismes.

interaction avec les microorganismes. La longue évolution des plantes et des microorganismes, parfois commune, a conduit au développement de nombreux types d'alliance allant de la symbiose stricte à des interactions bénéfiques ou au contraire néfastes avec des microorganismes hétérotrophes (se nourrissant de composés organiques). L'ensemble de ces interactions contribue à la nutrition et à la santé des plantes et conditionne leur développement. C'est l'équivalent du microbiote humain !

Mieux comprendre le microbiote des plantes pourrait nous aider à développer des modes de culture plus adaptés et plus respectueux de la qualité des sols. Plus encore, on pourrait utiliser ces connaissances pour, par exemple, dépolluer les sols.

Mais en quoi consiste le microbiote des plantes ? Pendant son développement, une plante passe de l'état de graine à celui d'adulte caractérisé par une partie aérienne et par une partie racinaire. On peut dès lors se demander si une plante héberge un microbiote ou plusieurs.

PLUSIEURS MICROBIOTES PLUTÔT QU'UN SEUL

Cette question est longtemps restée sans réponse – jusqu'à l'essor récent de nouvelles techniques de séquençage d'ADN à haut débit, qui ont permis aux biologistes d'identifier finement les microorganismes contenus dans les différentes parties des plantes, aux différents stades de leur cycle de vie. Ces études sont en général fondées sur la reconnaissance de séquences d'ADN particulières, servant de marqueurs phylogénétiques, que l'on compare avec les séquences de référence enregistrées dans des bases internationales de données. On peut ainsi déterminer les espèces ou les genres microbiens présents.

Qu'ont révélé ces études? Dès le stade de la graine, un microbiote complexe est déjà en place à l'intérieur et à sa surface, ce qui suggère que la plante mère transmet un microbiote à sa descendance (les graines). Ce microbiote est composé de bactéries et de champignons promoteurs de croissance, qui peuvent aider à l'installation de la future plante (en permettant un meilleur accès aux nutriments par exemple), mais aussi de pathogènes qui peuvent au contraire éliminer les graines mal formées. Dès la germination de la graine dans le sol, s'enclenche une phase d'interaction avec le microbiote indigène du sol, au niveau de la zone entourant la graine, la spermosphère.

Ensuite, lors de sa croissance, la plante développe un ensemble d'interfaces avec son environnement: les racines, les tiges, les fleurs et les feuilles. Historiquement, c'est le microbiote de la zone racinaire – la rhizosphère – qui a été le plus étudié. Dès 1904, l'un des pionniers de la microbiologie du sol, l'Allemand Lorenz Hiltner, a décrit les propriétés physicochimiques et les fortes densités de microorganismes caractérisant la rhizosphère. Cette zone correspond aux quelques millimètres de terre entourant la racine: elle est sous l'influence des composés chimiques libérés par la racine.

Plus tard, cette définition a été complétée par l'Italien Angelo Rambelli, qui a intégré au concept de rhizosphère la présence et l'action des champignons symbiotiques associés au système racinaire de certaines plantes, d'où le concept de mycorhizosphère (du grec *múkês* pour «champignon» et *rhiza* pour «racine»).

En dehors de la rhizosphère, de nombreuses études ont mis en évidence un microbiote à l'intérieur des tissus des plantes, c'est-à-dire dans l'endosphère ou la surface des feuilles (phyllosphère). Ces microbiotes se distinguent de celui de la rhizosphère, tant en termes de complexité que de densité, bien que beaucoup de groupes bactériens semblent communs. Cette distinction a notamment été mise en évidence récemment par une équipe de chercheurs du laboratoire américain d'Oak Ridge, en comparant les microbiotes rhizosphériques et endosphériques et même phyllosphériques du peuplier.

La surface des feuilles (la phyllosphère) héberge donc elle aussi un microbiote. Mais ce microbiote est-il issu du microbiote du sol, de la plante mère ou au contraire de dépôts atmosphériques? Si la réponse est aisée pour certains pathogènes apportés par le vent tels que la rouille foliaire du peuplier (*Melampsora larici-populina*), il n'en est pas de même pour les autres microorganismes.

En effet, les fortes fluctuations de température et d'humidité, l'irradiation par les ultraviolets et la faible quantité de nutriments disponibles suggèrent que la part stable du microbiote de la phyllosphère doit être adaptée aux conditions régnant à la surface des feuilles. À ce titre,

LES MICROBIOTES ISSUS DU SOL, DE LA RHIZOSPHÈRE ET DE L'ENDOSPHÈRE SONT DIFFÉRENTS ET INTERDÉPENDANTS

L'arabette des dames *(Arabidopsis thaliana)* est devenue la « souris de laboratoire » des botanistes dès le début du XXe siècle grâce à plusieurs avantages : sa petite taille qui autorise la culture simultanée de milliers de plants en laboratoire ; son court cycle de vie (deux mois) ; les milliers de graines qu'elle produit ; son petit génome...

plusieurs travaux sur différentes plantes ont révélé un enrichissement en bactéries capables de dégrader le chlorométhane, un composé produit abondamment par les feuilles végétales, mais qui est aussi un polluant issu de l'industrie.

Ainsi, les différentes interfaces (organes et tissus) de la plante sont chacune caractérisées par un microbiote spécifique, potentiellement capable de promouvoir la nutrition, la santé et la croissance de l'hôte. Cette première description suggère aussi qu'une partie du microbiote spécifique de chaque interface végétale est contrôlée par la plante grâce à des signaux complexes, qui peuvent varier d'une interface à une autre.

Pour autant, comment se structure le microbiote des plantes? Pour mieux le comprendre, de nombreux chercheurs ont multiplié les expériences sur diverses espèces, notamment des arbres comme dans notre équipe, sur les céréales, mais surtout sur l'arabette des dames (*Arabidopsis thaliana*). Cette plante est, dans les laboratoires de biologie végétale, l'équivalent de la souris des laboratoires de biologie animale (*voir la photographie ci-dessus*). Son étude a contribué à la compréhension de multiples processus d'intérêt agronomique (morphogenèse des fleurs et des graines, résistance aux stress, tolérance au broutage...) et à la mise en lumière des mécanismes par lesquels les plantes se défendent. Mais le rôle de son microbiote n'avait jamais été évalué jusque-là.

UN MICROBIOTE TRÈS STRUCTURÉ

Récemment, plusieurs équipes de recherche, notamment à l'institut Max-Planck de Cologne, en Allemagne, et à l'université de Caroline du Nord, aux États-Unis, ont commencé à caractériser le microbiote de l'arabette pour tenter de comprendre ce qui régit sa composition et son fonctionnement. Ces questionnements sont d'importance: comme la composition du microbiote influe sur la nutrition, sur la croissance et sur la santé de la plante hôte, les réponses aideraient à développer des méthodes agronomiques faisant moins appel aux engrais et à l'utilisation d'organismes génétiquement modifiés.

Pour tenter de comprendre les paramètres régulant le microbiote de l'arabette, les chercheurs ont utilisé des graines collectées dans différentes régions du monde. Ces graines, qui ont un fond génétique différent et portent un microbiote indigène, ont été semées en conditions contrôlées dans différents types de sols. Il s'agissait de comprendre si le microbiote (essentiellement bactérien) de l'arabette est déterminé par le fond génétique de la plante et le microbiote de la graine, ou par celui du sol dans lequel elle était plantée.

Pour chaque type de sol et pour chaque origine d'arabette, une analyse comparative fondée sur le séquençage à haut débit des gènes *16S rDNA* (ils codent un élément des ribosomes, qui produisent les protéines, et constituent un des principaux marqueurs phylogénétiques chez les bactéries) a été réalisée sur des échantillons prélevés dans le sol à distance des racines, dans le sol au contact des racines (la rhizosphère) et à l'intérieur des racines (l'endosphère).

Cette approche a mis en évidence que, pour chaque origine d'arabette et quel que soit le type de sol, les microbiotes issus du sol, de la rhizosphère et de l'endosphère sont tous différents, mais interdépendants. Ainsi, le microbiote rhizosphérique est fortement déterminé par le microbiote du sol, lui-même déterminé par les propriétés physicochimiques de la terre, tandis que le microbiote endosphérique est plus fortement déterminé par l'origine de l'arabette. Par conséquent, le microbiote de l'arabette est en partie déterminé par un héritage de communautés microbiennes endosphériques et par l'enrichissement de taxons particuliers du sol à la surface des racines.

L'effet primordial du sol sur le microbiote de la rhizosphère des arbres a lui aussi été récemment mis en évidence par notre équipe. La comparaison du microbiote sélectionné dans la rhizosphère de hêtres (*Fagus sylvatica*) du même

© POUR LA SCIENCE

âge, mais ayant poussé dans des sols voisins variant par leur niveau de fertilité, a révélé que ces microbiotes différaient selon le type de sol en termeS de diversité taxonomique, tout en conservant des potentiels fonctionnels similaires. Les plantes sélectionneraient à partir du sol des microorganismes avec des fonctions particulières qui leur sont bénéfiques et ce, quelle que soit l'identité de ces microorganismes.

UNE SÉLECTION PAR L'ASPIRINE

Comment s'opère cette sélection? Deux hypothèses ont été proposées. Selon la première, le microbiote résulterait de l'enrichissement en espèces microbiennes spécifiques capables de consommer les nutriments sécrétés par les racines (exsudats) et les dépôts racinaires. Selon la seconde hypothèse, la plante utiliserait son système de défense contre les maladies pour contrôler aussi son microbiote. Précisons que le système de défense des plantes contre des microorganismes pathogènes est en grande partie régulé par trois hormones végétales: l'acide salicylique (le composé précurseur de l'acide acétylsalicylique, c'est-à-dire l'aspirine), l'acide jasmonique et l'éthylène. Ces trois phytohormones, produites seules ou simultanément par les cellules végétales attaquées, activent les mécanismes de défense et signalent au reste de la plante qu'une infection est en cours.

Pour tester ces deux hypothèses, les chercheurs ont comparé les microbiotes de lignées d'arabettes portant des mutations génétiques relatives à la production des trois phytohormones ou des exsudats racinaires avec celui de la lignée sauvage. Cette comparaison a révélé que les microbiotes rhizosphériques des lignées sauvages et mutantes sont très différents, ce qui confirme le rôle des exsudats racinaires déjà mis en évidence sur d'autres plantes.

Ces travaux, menés grâce au séquençage à haut débit, ont en outre mis en évidence pour la première fois que, parmi les phytohormones du système de défense de l'arabette, seul l'acide salicylique joue un rôle notable dans la structuration du microbiote endosphérique, mais non visible sur le microbiote rhizosphérique. Ces résultats suggèrent qu'en fonction de l'intimité de la relation de la plante avec son microbiote (endosphère *vs* rhizosphère), les moteurs de structurations ne sont pas les mêmes.

En résumé, l'arabette sélectionne en partie son microbiote racinaire par l'intermédiaire de son système immunitaire et de la production d'exsudats racinaires; mais la structuration de son microbiote dépendrait aussi fortement d'autres facteurs extrinsèques, dont elle n'a pas la maîtrise (nature du sol, température, humidité…).

Outre cette avancée dans la compréhension de la structuration du microbiote de l'arabette, des études récentes ont confirmé le rôle des microorganismes dans le développement de la plante, en particulier dans sa floraison. Pour ce faire, des chercheurs de l'université Cornell, aux États-Unis, ont sélectionné des arabettes fleurissant précocement ou au contraire tardivement, et récolté leurs graines pendant plusieurs générations. À chaque génération, le microbiote associé aux racines de ces plantes était collecté puis réinoculé à la génération suivante.

Après dix générations, cette démarche devait conduire les chercheurs à la sélection potentielle de deux microbiotes, l'un accélérant la floraison, l'autre la retardant. Ces deux microbiotes ont ensuite été inoculés à des arabettes «naïves», c'est-à-dire qui n'avaient pas subi de sélection, et à des choux. Résultat ? On obtient une floraison précoce avec le microbiote issu de la sélection de plantes à floraison précoce; de même, on constate une floraison retardée quand on réinocule le microbiote issu de la sélection de plantes à floraison tardive.

ESSENTIELS CchampignonS

Les champignons constituent la partie visible du microbiote végétal. En effet, que ce soit dans les couches supérieures du sol ou à la surface des feuilles, les champignons laissent entre-apercevoir des réseaux d'hyphes (filaments longiques), des carpophores (le « champignon » du langage courant) et des symptômes foliaires visibles à l'œil nu.

De nombreuses espèces de champignons établissent des relations équilibrées et durables avec leurs partenaires végétaux (par exemple les symbioses mycorhiziennes ou lichéniques). Ce type d'interaction entre plante et champignon symbiotique est très ancien, puisque dès que les Archégoniates, les ancêtres des plantes actuelles, ont quitté les océans primitifs afin de coloniser la terre ferme, il y a environ 450 millions d'années, elles ont bénéficié de l'aide efficace des champignons symbiotiques. Ces champignons semblent avoir joué dès cette époque reculée un rôle important pour les plantes dans la tolérance à la sécheresse et dans l'accès aux nutriments.

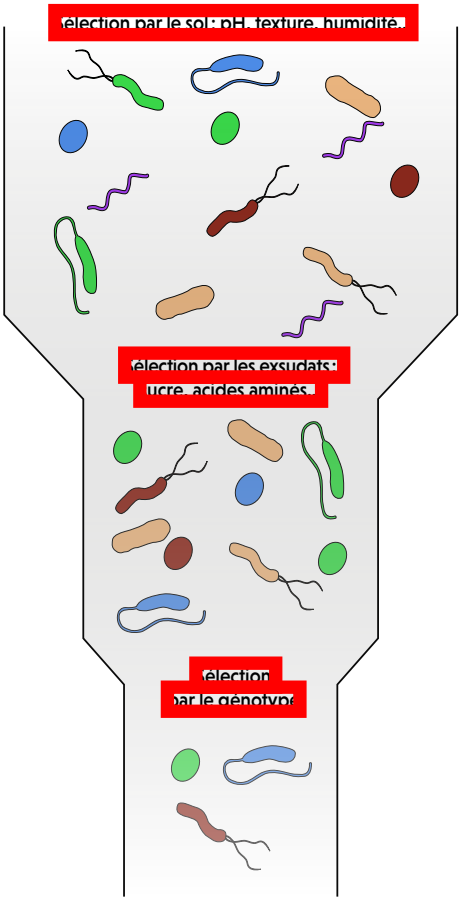
De nos jours, on peut rencontrer différents types de champignons symbiotiques associés aux racines des plantes. Les racines colonisées par ces champignons sont appelées des mycorhizes. L'étude de ces associations symbiotiques a conduit à l'identification de plusieurs types de mycorhizes (endomycorhizes arbusculaires, ectomycorhizes, mycorhizes arbutoïdes, etc.).

Quel que soit le type d'association, les champignons symbiotiques contribuent à la nutrition hydrominérale (eau, azote, phosphore…) de leur hôte végétal et sont capables d'en modifier la physiologie, permettant ainsi à la plante de s'adapter aux conditions environnementales.

L'amélioration de la nutrition des plantes est notamment due à la capacité qu'ont les champignons mycorhiziens de former de véritables réseaux mycéliens issus des racines mycorhizées, qui explorent de grandes surfaces de sol et s'insinuent dans des pores inaccessibles aux racines des plantes. Cette association multiplie ainsi la surface d'absorption des plantes.

Par ailleurs, les champignons mycorhiziens ont aussi une très grande efficacité dans l'altération des minéraux, dans la minéralisation de la matière organique et dans le transfert à la plante de nutriments tels que l'azote, le phosphore et d'autres ions nutritifs. On a estimé qu'en échange de ces nutriments, 5 à 20 % des sucres issus de la photosynthèse sont alloués au symbiote mycorhizien par la plante hôte.

L'association entre plantes et champignons mycorhiziens constitue donc une importante stratégie végétale.



Même si les mécanismes impliqués dans le processus demeurent inconnus, ces résultats ouvrent de nouvelles perspectives sur le plan agronomique: ils suggèrent que l'on pourrait moduler des traits végétaux (floraison, résistance à la sécheresse ou aux maladies) à l'aide du microbiote, indépendamment du fond génétique des plantes. En dehors des aspects agronomiques, le microbiote des plantes joue aussi un rôle important dans les sols pollués par des métaux lourds ou des composés organiques toxiques persistants tels que les hydrocarbures.

Pour pousser sur ces sols, la plupart des plantes acquièrent dans leur rhizosphère un microbiote capable d'immobiliser les métaux ou de biodégrader les polluants organiques, jouant ainsi un rôle de barrière protectrice pour la plante. Toutefois, certaines plantes, dites hyperaccumulatrices, favorisent un microbiote capable de solubiliser les métaux, ce qui augmente leur absorption dans la plante. Ainsi, l'arabette de Haller (*Arabidopsis halleri*) accumule deux fois plus de cadmium dans un sol natif que dans une terre stérilisée. Ce microbiote spécialisé, préadapté et tolérant aux métaux serait même en partie transféré de la plante mère à la descendance, par colonisation des graines.

De la même façon, des microorganismes capables de dégrader les hydrocarbures ont été

LA SÉLECTION DU MICROBIOTE RHIZOSPHÉRIQUE

La comparaison des microbiotes rhizosphériques de diverses plantes provenant de différents sols renseigne sur le processus de sélection. Trois filtres successifs semblent à l'œuvre:

1) Les caractéristiques du sol (son pH, sa texture...).

2) Les composés chimiques produits par les racines, ou «rhizodépôts», dont les bactéries et champignons peuvent se nourrir.

3) Un tri se fait finalement en fonction de certaines des caractéristiques génétiques de la plante (son génotype).

détectés à la surface des graines de certaines plantes et dans leur rhizosphère. Ils procurent à leur plante hôte un avantage adaptatif pour se développer sur les sols pollués. Ces phénomènes naturels peuvent être mis à profit dans la recherche de bioprocédés de dépollution. La mise au point de telles techniques, combinant les potentiels des plantes et de leur microbiote associé – c'est la phytoremédiation –, est aujourd'hui une priorité, car elles constitueraient une alternative à l'excavation et au traitement chimique des polluants.

Quels enseignements tirer de ces premières recherches sur le microbiote des plantes? Grâce à ces approches simplificatrices, fondées sur l'emploi d'un sol stérilisé réinoculé avec des microbiotes plus ou moins complexes ainsi que de plantes mutantes, la compréhension des relations complexes entre la plante et son microbiote a beaucoup progressé. Le rôle de ce dernier dans la nutrition, le développement et la santé des plantes est aussi de plus en plus clair: il est essentiel dans l'accès à des réserves de nutriments non accessibles directement aux racines des plantes. Le microbiote module aussi la physiologie et la phénologie – les événements périodiques qui font la vie des plantes: floraison, chute des feuilles, etc.

UNE BIODIVERSITÉ MENACÉE

Le microbiote constitue aussi une première barrière de défense contre les organismes pathogènes et les polluants. Si une partie de ce microbiote semble être modulée dans sa composition et son activité par la plante elle-même, une part significative provient de l'environnement, et notamment du sol. Les expériences en conditions contrôlées montrent d'ailleurs qu'une plante cultivée en l'absence de tout microorganisme pousse très difficilement et qu'elle est souvent moins résistante aux perturbations environnementales (sécheresse, attaque de pathogènes, pollution).

La biodiversité joue donc un rôle essentiel dans le développement des plantes. Or la forte anthropisation de notre environnement, la sélection des variétés cultivées et l'érosion des sols due à nos pratiques de culture réduisent fortement la diversité microbienne. Dans ce contexte, les plantes vont-elles finir à long terme par ne plus trouver dans le sol les microbiotes dont elles ont besoin?

De nombreuses recherches sur le microbiote des plantes sont encore nécessaires pour mieux comprendre les mécanismes régulant les interactions plantes-microorganismes. De nouvelles méthodes de culture plus productives et plus respectueuses de l'environnement sont sans aucun doute à la clé. Et peut-être un nouveau best-seller consacré au microbiote des plantes... ■

BIBLIOGRAPHIE

M. CREGGER *ET AL.*, The *Populus* holobiont: dissecting the effects of plant niches and genotype on the microbiome, *Microbiome*, vol. 6(1), p. 31, 2018.

S. UROZ *ET AL.*, Ecology of the forest microbiome: Highlights of temperate and boreal ecosystems, *Soil Biology and Biochemistry*, sous presse.

Y. COLIN *ET AL.*, Taxonomic and functional shifts in the beech rhizosphere microbiome across a natural soil toposequence, *Scientific reports*, vol. 7(1), art. 9604, 2017.

M. JEANBILLE *ET AL.*, Soil parameters drive the structure, diversity and metabolic potentials of the bacterial communities across temperate beech forest soil sequences, *Microbial Ecology*, vol. 71, pp. 482-493, 2016.

S. UROZ, Specific impacts of beech and Norway spruce on the structure and diversity of the rhizosphere and soil microbial communities, *Scientific Reports*, vol. 6, article 27756, 2016.

L'ESSENTIEL

- Toute communication nécessite un émetteur et un récepteur qui échangent des signaux, et donc de la sensibilité, c'est-à-dire de la capacité à percevoir le signal et à y répondre de manière adaptée.
- On a longtemps cru que les plantes étaient dépourvues de telles capacités. Il n'en est rien. Elles ont des sens qui s'apparentent à la vision, à l'odorat, ou encore au toucher… et bien d'autres encore.
- Ainsi équipées, elles perçoivent leur environnement et communiquent, par exemple en alertant leurs voisines. Elles peuvent également échanger des informations par l'intermédiaire de champignons qui tissent un réseau souterrain.

L'AUTEUR

CATHERINE LENNE est chercheuse au laboratoire Physique et physiologie intégratives de l'arbre en environnement fluctuant (INRA-UCA), à l'université Clermont-Auvergne.

Une communication pleine de sens

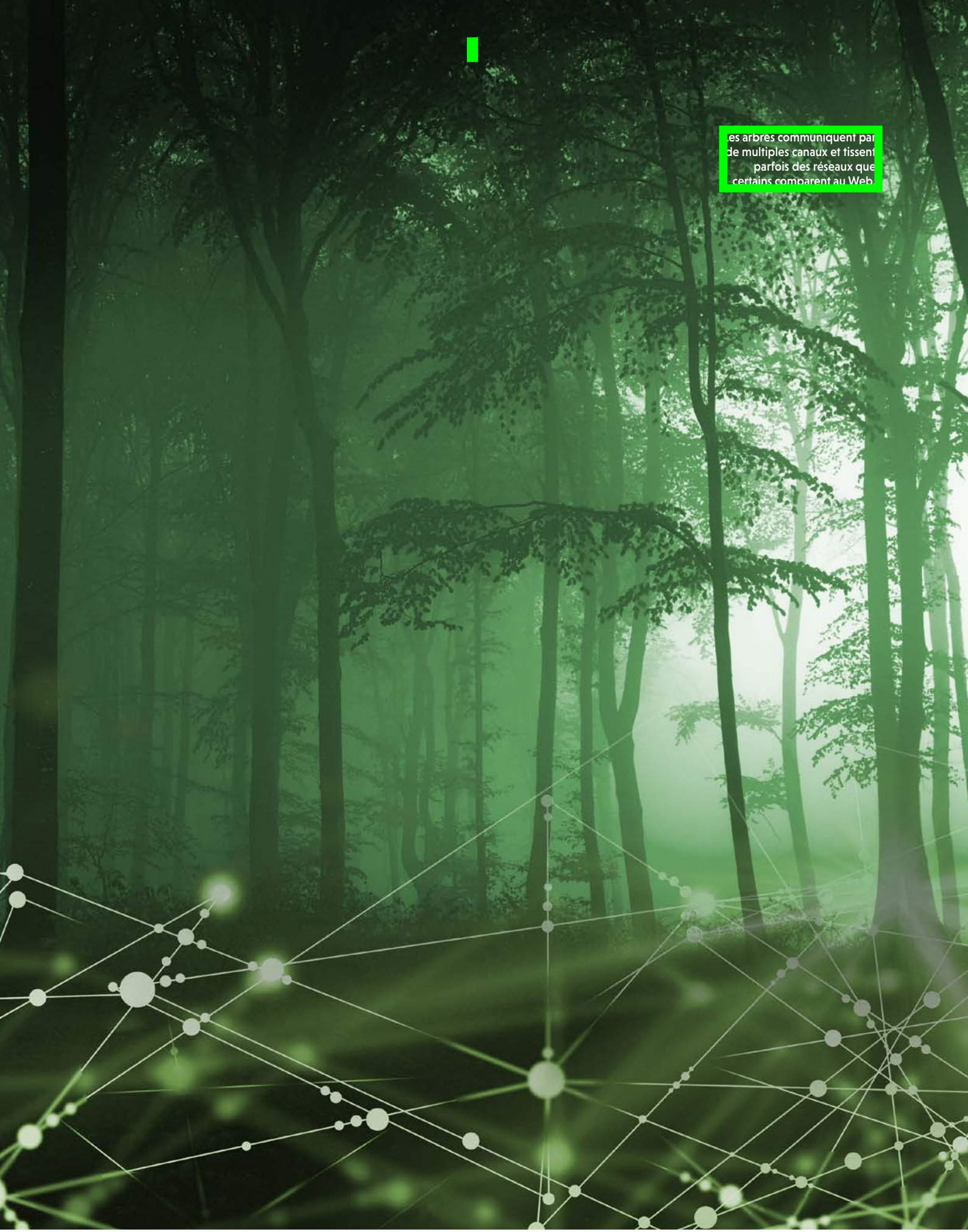
Les plantes ne végètent pas ! Dotées de nombreux sens, parfois très similaires à ceux des animaux, elles échangent quantité d'information et de matière. Bienvenue sur les autoroutes de l'information végétale.

Dans nos villes, chaque mètre carré du macadam d'un trottoir cache un écheveau de câbles, de fibres optiques et de tuyaux en tout genre où circulent des données. C'est que nous vivons à l'ère des communications ! Heureusement, rien de tel dans la nature. Détrompez-vous…

C'est pire ! Dans une prairie ou une forêt, chaque centimètre cube de sol contient de 100 à 1 000 mètres d'hyphes, un réseau de fins filaments invisibles à l'œil nu qui constituent l'essentiel des champignons (ceux que nous ramassons ne sont que des structures temporaires destinées à produire des spores). Or ces hyphes, de diverses espèces, connectent souvent plusieurs arbres, pas nécessairement de la même espèce, et tissent une sorte de *Wood Wide Web* (*voir la figure, page 34*), des « autoroutes de l'information souterraines ».

Par ce réseau, les arbres échangent de l'information, de la matière… Ainsi, les plantes communiqueraient ! Et pour ce faire,

© CANDAU - LOMON/ANUMRS/CC BY



Les arbres communiquent par de multiples canaux et tissent parfois des réseaux que certains comparent au Web.

elles disposent de bien des moyens, les hyphes des champignons n'étant qu'un exemple. Mais pour bien communiquer, il convient d'abord de percevoir son environnement, ses voisins… À ce niveau, les plantes n'ont rien à envier aux animaux : leurs capacités sensorielles sont étonnantes.

En biologie, la sensibilité est la capacité pour un récepteur (organisme ou cellule) à recevoir des stimulations d'origine physique (lumière, température, acidité…) ou vivante (agents pathogènes, herbivores…) et à y répondre.

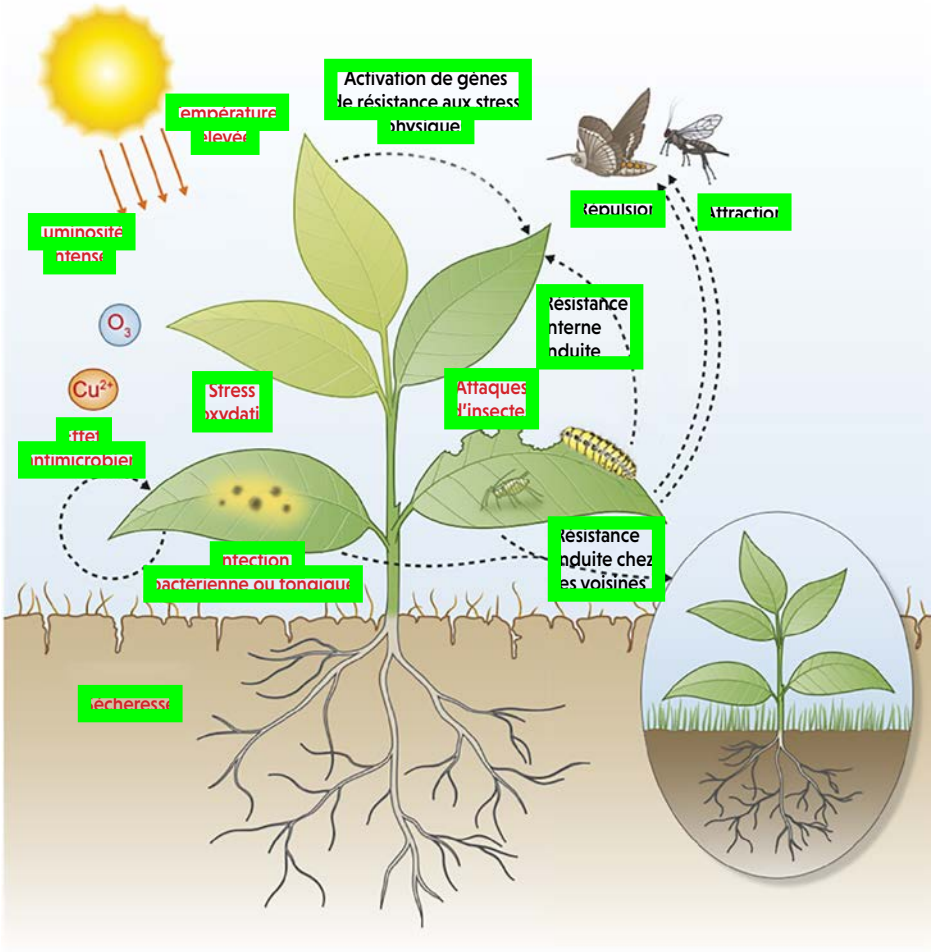
DES ETRES « HYPERSENSIBLES »

La sensibilité était encore, jusqu'à récemment, réservée au monde animal. Mais depuis une trentaine d'années, on découvre qu'elle est aussi répandue dans le monde végétal. Condamnées à l'immobilité, incapables de fuir un danger, les plantes ont développé des « sens » comparables à ceux des animaux. Seule différence, essentielle, les perceptions sont diffuses, à l'instar de notre toucher, et ne sont pas concentrées dans des organes dédiés (oreilles, yeux…).

Au risque d'être taxé d'anthropomorphisme, on peut identifier chez les plantes des sens analogues à ceux dont nous, humains, sommes dotés : la vue, le goût, l'odorat…

La vision animale se définit classiquement comme la perception des rayonnements lumineux et leur interprétation cognitive par le cerveau. La perception de la lumière est le fait d'organes photorécepteurs, les yeux et en particulier la rétine, qui concentre les photorécepteurs. Chez les plantes, ni œil ni cerveau, mais un très grand nombre de photorécepteurs constitués de petites molécules photosensibles enchâssées dans de grosses protéines. Ces photorécepteurs sont présents dans toutes les cellules vivantes de la plante, sous forme soluble ou insérées dans les membranes. Les végétaux perçoivent leur environnement lumineux grâce à trois grandes familles de photorécepteurs : les phytochromes, spécialisés dans la perception des radiations rouges et infrarouges, les phototropines dans le bleu et les cryptochromes dans le bleu et les ultraviolets. Détaillons un peu.

Les phytochromes sont activés par la lumière rouge clair tandis que le rouge lointain (l'extrémité du spectre visible, avant l'infrarouge) et le très proche infrarouge les inactivent. Avec ces « yeux » diffus, la plante distingue les plantes voisines et l'ombre qu'elles peuvent lui faire, et ne les confond pas avec, par exemple, un mur. En effet, le rouge lointain est réfléchi par les tissus chlorophylliens, mais pas par les matières minérales. Cette « vision » déclenche une réponse de croissance adaptée, accentuée en hauteur, comme une fuite hors de la zone d'ombre, dans une course effrénée verticale vers la lumière.



Les composés organiques volatiles émis par les feuilles en réponse à divers stimuli *(en rouge)* déclenchent de multiples effets *(en noir)*.

Les phototropines, sensibles à la lumière bleue, sont quant à elles responsables des mouvements d'orientation des plantes vers une source lumineuse, un phénomène découvert par Charles Darwin, dès les années 1880. Les phototropines sont également à la base du réveil quotidien de la plante, lorsqu'à l'aube, les premiers rayons lumineux frappent les feuilles et que les radiations bleues provoquent l'ouverture des stomates et les premiers échanges gazeux de la plante.

En fin de compte, si la nature des photorécepteurs diffère, le principe physique de base de la vision, c'est-à-dire la perception lumineuse, est lui universel et se décline dans tout le vivant, que ce soit chez les bactéries, les champignons, les animaux ou les végétaux.

Côté toucher, on connaît depuis longtemps les exemples spectaculaires du sens mécanique chez les plantes (*voir Et pourtant elles bougent !, par C. Lenne, page 16*) : les feuilles de la dionée qui se referment rapidement sur un insecte ; la sensitive *Mimosa pudica*, qui replie ses folioles sous la caresse… Mais on sait moins que ce sens

du toucher est commun à toutes les plantes et qu'il influe sur la croissance. On parle de thigmomorphogenèse. Le fait de toucher une plante régulièrement, de la brosser, de lui taper sur la «tête», de la soumettre au vent… diminue sa croissance en hauteur et augmente celle en épaisseur, la rendant plus trapue et solide face aux sollicitations mécaniques.

TOUCHER, GOUTER, SENTIR…

Ce sens du toucher s'élargit en un «sens mécanique» qui permet aux plantes de percevoir l'orientation de la gravité et par conséquent leur inclinaison par rapport à la verticale. De fait, une tige placée à l'horizontale se courbe et se redresse à la verticale à mesure qu'elle croît. Ce sens, gravitropique, passe par la sédimentation de gros grains d'amidon dans des cellules spécialisées (des statocytes), situées dans les pointes racinaires ou les tiges. Le principe est comparable à notre propre graviperception qui, dans notre oreille interne, est réalisée par des petits cailloux de calcaire (les otolithes) pris dans un gel et reposant sur des cils mécanosensibles.

Chez les plantes, l'écoulement des grains d'amidon microscopiques à l'intérieur des statocytes a été étudié récemment par notre laboratoire, à Clermont-Ferrand. Notre équipe a montré que les grains d'amidon sont agités en permanence dans les cellules, ce qui confère à ce système granulaire des propriétés proches de celles d'un liquide, comme dans un niveau à bulle, et permet à la plante de «sentir» l'inclinaison de sa tige, même à un angle très faible.

La perception des substances chimiques en solution (le goût) ou volatiles (l'odorat) est la chémoperception. Par ces sens, impliquant des récepteurs spécialisés, les plantes attaquées par un herbivore émettent dans l'air des bouquets de senteurs chimiques qui induisent dans toutes leurs feuilles, mais aussi chez les plantes voisines non attaquées, la mise en œuvre de défenses biochimiques. Ces molécules chimiques constituent un véritable langage pour la plante et lui permettent de communiquer avec d'autres espèces vivantes, nous y reviendrons.

Une ouïe est plus surprenante encore chez les plantes. Elle relève de la perception de vibrations mécaniques puisque le son est une vibration de l'air. Même si ce sens a fait l'objet de publications récentes, il est encore objet de controverses scientifiques et le cas de l'ouïe n'est pas complètement tranché. Citons néanmoins les travaux de Monica Gagliano et Stefano Mancuso, de l'université de Florence, en Italie, qui, en 2012, ont montré que des racines de maïs poussant dans une solution liquide s'orientent vers une source sonore.

LE SIXIEME SENS

La sensibilité des plantes n'est pas uniquement tournée vers l'extérieur. De nombreux signaux circulent également à l'intérieur de la plante et fonctionnent comme des relais d'information des signaux extérieurs. Ce peut être des hormones de croissance, des petites molécules informatives comme des sucres, et même des courants électriques (*voir La neurobiologie végétale, une idée folle ?, par F. Bouteau, page 36*).

Les signaux intérieurs et extérieurs se combinent parfois et déclenchent une réponse coordonnée de la plante. Un exemple frappant est le redressement d'une tige ou d'un tronc à la verticale, par la courbure de sa base. Cette réponse est non seulement mise en œuvre suite à la perception de l'inclinaison de la tige par rapport à la verticale (graviperception, signal extérieur), mais aussi par la perception interne des déformations effectuées par la tige en cours de redressement et par la correction de la rectitude de l'axe. Ce sixième sens est celui de la proprioception, c'est-à-dire la perception de la

Le champignon *Laccaria amethystina* établit des mycorhizes avec le pin Douglas *(à gauche)*. Sur une coupe transversale vue au microscope *(à droite)*, on distingue les filaments fongiques *(en vert)* à l'extérieur et à l'intérieur de la racine *(les cellules végétales sont en bleu)*.

position du corps dans l'espace. Il a été découvert chez les plantes en 2012, à nouveau dans notre laboratoire de Clermont-Ferrand.

Notre groupe a également montré que les plantes adaptent leur sensibilité à la répétition insistante des signaux extérieurs, comme si trop de perception nuisait à la perception… Un peuplier, dont la tige est fléchie de façon répétée en laboratoire afin de mimer l'effet du vent, développe une réponse de croissance qui est diminuée de près de 90 % dès la deuxième flexion. Cette désensibilisation correspond à une véritable accommodation de la plante.

Les plantes sont donc sensibles, par toutes les cellules vivantes de leur corps. Sont-elles pour autant capables de communiquer ? D'abord, qu'est-ce que cela signifie ? Communiquer consiste à relier deux systèmes sensibles par un échange de messages : ils doivent être émis d'un côté et reçus de l'autre. Les plantes sont équipées pour la réception, on l'a vu, mais sont-elles aussi capables d'émettre dans le milieu environnant ?

Depuis les années 1980, de nombreux exemples de communication entre une plante et une autre, ou un animal ou une bactérie, ont été découverts et étudiés. Donnons deux exemples.

Le premier emprunte la voie aérienne. Dans le cas d'une attaque d'herbivore, la feuille grignotée perçoit l'agression et répond en synthétisant une kyrielle de substances visant à repousser l'incommodant. Elle se charge notamment de tannins ou d'enzymes perturbant la digestion de l'animal. Ce n'est pas tout. De petites substances volatiles sont aussi produites et émises dans l'air. Ces messages chimiques sont de petits composés organiques volatils (notés COV) qui sont perçus par les voisines de la plante agressée. Celles-ci réagissent en synthétisant à leur tour des molécules de défense alors même qu'elles ne sont pas attaquées. C'est une sorte de « vaccination » générale…

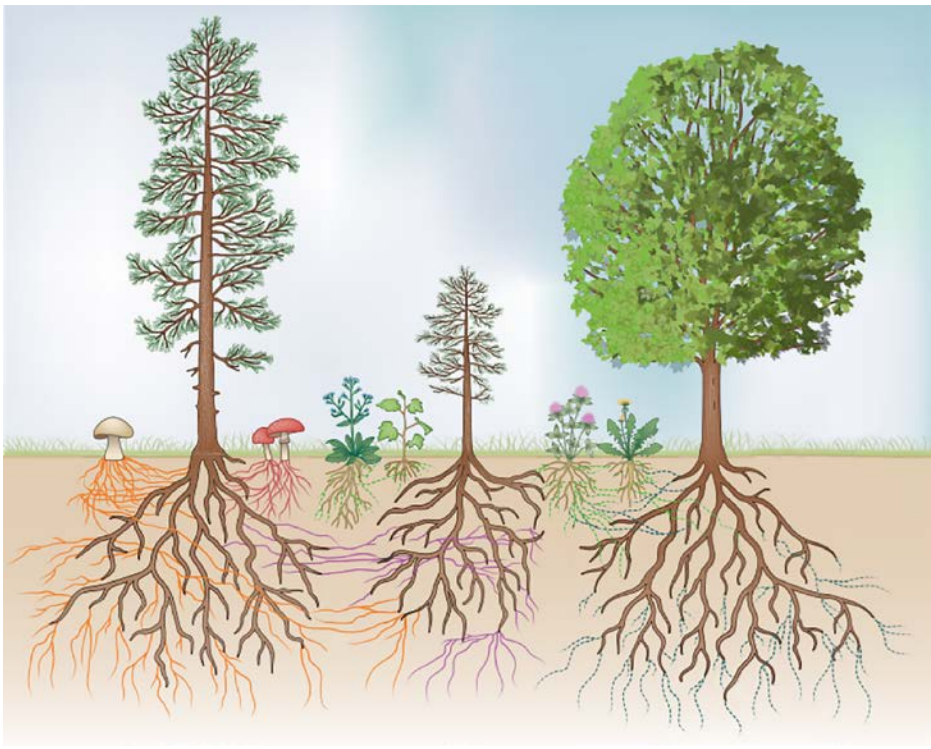
LE MYTHE DE CES HYPHES

Le deuxième exemple de communication est souterrain. En forêt, toutes les racines des arbres vivent en association étroite avec des champignons du sol, formant des organes chimères, des mycorhizes (du grec *mukes*, champignon, et *rhiza*, racine). Les fines racines des arbres sont étroitement emballées, voire parcourues en leur sein, de filaments : ce sont les hyphes (*voir les photos page précédente*). Les zones de contact qu'ils établissent avec les cellules végétales à l'intérieur des racines forment une très grande surface d'échanges que traversent diverses substances de l'arbre vers le champignon et *vice versa*.

La mycorhize est un organe de symbiose, une association à bénéfices réciproques, ce qui signifie que les deux partenaires tirent profit de leur étroite association. Le champignon améliore la nutrition minérale de l'arbre, en augmentant le volume de sol exploré, grâce aux hyphes qui se déploient beaucoup plus largement que les seules racines. Il excelle dans l'absorption de l'eau et des éléments minéraux du sol. Le champignon est aussi capable de mobiliser des ressources du sol, inaccessibles à la plante seule, grâce à la sécrétion d'enzymes : par exemple, des phosphatases fongiques découpent les polyphosphates du sol en petits phosphates simples qui sont ensuite absorbés par les hyphes et gagnent les tissus conducteurs de l'arbre. Quant à la plante, autotrophe, elle fournit au champignon hétérotrophe une part, non négligeable, de sa production photosynthétique (des sucres essentiellement).

L'activité photosynthétique d'un arbre ne profite pas seulement à ses champignons mycorhiziens. En effet, l'utilisation de traceurs radioactifs a révélé que des substances carbonées fabriquées par un arbre se retrouvent dans l'arbre voisin. Les substances circuleraient à travers les hyphes, extrêmement nombreux, des champignons mycorhiziens.

Pour avoir une idée du réseau, rappelons que des centaines de souches fongiques différentes peuplent le sol d'une forêt et déploient, nous l'avons dit, jusqu'à 1 kilomètre de filaments par centimètre cube de sol ! En outre, une souche de champignon est associée à plusieurs arbres, sur une surface de 1 à 10 mètres de diamètre. Chaque arbre abrite au niveau de ses racines de nombreuses



Le *Wood Wide Web*, le réseau internet des forêts. Plantes et arbres sont connectés par les hyphes de champignons *via* des mycorhizes. Ils peuvent ainsi échanger nutriments et information.

souches de champignons différentes. De plus, les hyphes entremêlés dans le sol se connectent par des ponts joignant les cellules. Les filaments des champignons du sol forment ainsi un réseau interconnecté, comparable à celui d'un réseau de neurones ou à un réseau internet. Certains n'hésitent pas à pousser l'analogie plus loin en parlant d'un *Wood Wide Web*, un réseau internet forestier (*voir la figure page ci-contre*).

Cependant, si l'échange de substances d'un arbre à l'autre par le sol est bien démontré en conditions contrôlées et entre deux jeunes plants partageant le même pot, plusieurs points importants restent débattus. Le premier est la voie réelle de ces échanges: il est difficile de prouver sans équivoque que les substances carbonées échangées voyagent effectivement par voie fongique. Les racines sécrètent en effet de grandes quantités de substances carbonées dans le sol et celles-ci pourraient être absorbées directement par le champignon mycorhizien voisin, sans emprunter le *Wood Wide Web*.

Par ailleurs, la quantité de carbone et de nutriments transférée semble en réalité très faible: selon les études, de 1 à 10% seulement de la totalité des produits assimilés par l'arbre donneur seraient retrouvés dans l'arbre receveur, et certains considèrent même cette quantité négligeable et qu'il est peu probable qu'elle représente une source trophique importante pour l'arbre receveur.

Néanmoins, certaines de ces substances carbonées, même en quantité infime, suffiraient à véhiculer des informations d'une plante à l'autre, ce qui appuierait la notion de communication par le sol entre les plantes. Ces signaux informatifs joueraient un rôle dans la germination et le développement des plantules, dans les défenses et la «vaccination» des plantes contre les attaques.

LES PLANTES NE SONT PAS DES LÉGUMES

Émettre et percevoir des signaux, répondre de façon adaptée, communication, sensibilité… La découverte des étonnantes capacités des plantes a bousculé la vision de la société, et de la communauté scientifique, sur le monde végétal. Du statut d'êtres insensibles où elles végétaient depuis plus de 2 000 ans et les travaux d'Aristote, dont la vision hiérarchique et anthropocentrée du monde a curieusement traversé les siècles jusqu'à nous, intacte dans ses grandes lignes, elles sont passées brusquement à celui d'êtres intelligents. Mais les contours de l'intelligence sont multiples et discutés par les spécialistes! C'est un exercice difficile, et de fait, l'intelligence n'a toujours pas de définition consensuelle.

Si l'intelligence se résume à percevoir le monde, et répondre de façon adaptée aux signaux perçus, alors oui, les plantes sont intelligentes, mais au même titre que tous les êtres vivants, bactéries, vers de terre ou humains.

Si l'intelligence inclut aussi la résolution de problèmes, la mémorisation, le traitement de l'information, la communication… alors là encore, les plantes sont intelligentes.

Mais si l'intelligence ne peut se départir de la notion de conscience, de volonté et de prise de décision, d'émotions, d'empathie… cette fois rien ne prouve que les plantes sont intelligentes. En tout cas, rien ne prouve que leur intelligence soit comparable à la nôtre.

Des spécialistes de «l'intelligence en essaim» la comparent à celle des colonies d'insectes sociaux où chaque membre spécialisé dans une tâche participe à l'intelligence collective du groupe. L'intelligence des plantes pourrait plutôt être à cette image, distribuée dans toutes les cellules vivantes du corps végétal où chacune est dotée de milliers de senseurs moléculaires et de capacités de réponse adaptée. Les réponses sont intégrées à l'échelle des tissus, *via* de nombreux échanges de signaux internes, chimiques ou électriques, puis à l'échelle des organes et de la plante entière. Une intelligence diffuse dont le résultat collectif est quoi qu'il en soit hautement performant et réactif.

Depuis 2005, une nouvelle discipline, la «neurobiologie végétale», a émergé. Les pionniers, Stefano Mancuso et František Baluška, de l'université de Bonn, en Allemagne, ont été vivement critiqués par la communauté scientifique. Usant de métaphores et de parallèles avec les capacités cognitives humaines, ce courant de pensée flirte avec l'anthropomorphisme, allant jusqu'à identifier dans les tissus des racines des ressemblances anatomiques avec les neurones d'un cerveau humain.

C'est sans doute trop. L'anthropomorphisme est un outil utile quand il est bien dosé. Mais il devient contreproductif lorsqu'il est omniprésent, dans les livres ou les médias, qui usent et abusent de mots et d'analogies scientifiquement discutables. Le choix des mots n'est jamais anodin et substituer «l'amitié» à la «coopération», les «cris» à la «communication chimique volatile», la «prise de décision» à la «réponse adaptée» témoigne de cette volonté affichée d'humaniser les plantes.

Pourquoi vouloir à tout prix comparer les plantes à l'homme? La science-fiction fait de même avec les formes de vie extraterrestres, comme si l'autre faisait un peu moins peur quand il nous ressemble… Le danger principal de l'anthropomorphisme est de dériver vers l'anthropocentrisme, qui place l'homme au centre du monde, à part (voire au-dessus), comme un modèle absolu à atteindre, dans un refus prétentieux d'en faire une espèce parmi les autres. ■

BIBLIOGRAPHIE

A. BERUT *ET AL.*, Gravisensors in plant cells behave like an active granular liquid, *PNAS*, 1801895115, *2018*.

M. AMEYE *ET AL.*, Green leaf volatile production by plants: a meta-analysis, *New Phytologist*, prépublication en ligne, 2017.

M. VAN DER HEIJDEN *ET AL.*, Mycorrhizal ecology and evolution: the past, the present, and the future, *New Phytologist*, vol. 205, pp. 1406-1423, 2015.

M. MESCHER & C. DE MORAES, Role of plant sensory perception in plant–animal interactions, *Journal of Experimental Botany*, vol. 66, pp. 425-433, 2015.

L'ESSENTIEL

- Dès le XVIIIe siècle, on a découvert des phénomènes bioélectriques chez les plantes.
- Ils s'apparentent à l'activité de neurones en ce qu'ils consistent notamment en la transmission de potentiel d'action (des inversions locales de polarité électrique des membranes) sur de longues distances.
- Les acteurs moléculaires de ces réseaux de communication sont pour une grande part homologues à ceux des animaux.
- On trouve également leurs équivalents chez les microorganismes: la signalisation électrique serait une modalité très ancienne, datant des premières formes de vie.

LES AUTEURS

FRANÇOIS BOUTEAU
Laboratoire interdisciplinaire des énergies de demain, université Paris-Diderot

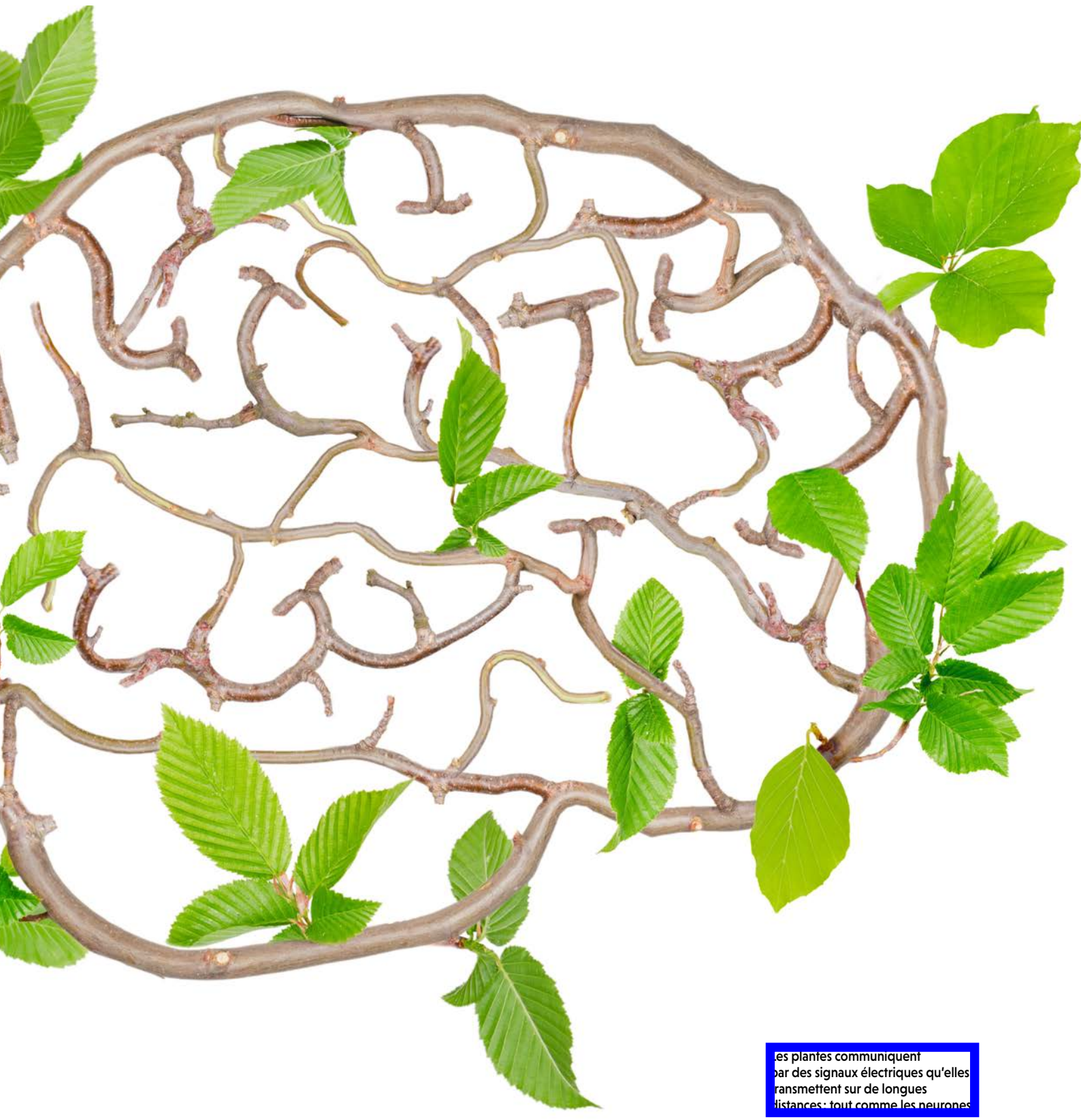
PATRICK LAURENTI
Laboratoire interdisciplinaire des énergies de demain, université Paris-Diderot

La neurobiologie végétale, une idée folle ?

La transmission de signaux électriques sur de longues distances n'est pas l'apanage des neurones des animaux. Des phénomènes similaires ont cours chez les plantes, et seraient même partagés par l'ensemble du vivant.

Depuis une décennie, une controverse enflammée fait rage autour de l'idée d'intelligence. Elle oppose les chercheurs qui voudraient la restreindre aux seules activités conceptuelles humaines à ceux qui non seulement l'utilisent pour divers organismes vivants, mais l'octroient aussi volontiers aux systèmes informatiques. À peu près au centre de la mêlée, une polémique du même ordre se pose sur les « capacités insoupçonnées » des plantes, à partir desquelles certains auteurs n'hésitent pas à en déduire qu'elles sont dotées d'intelligence. Nous n'entrerons pas dans ce débat qui nécessiterait une solide clarification épistémologique du concept d'intelligence.

Néanmoins, un ensemble de données moléculaires, physiologiques et comportementales indiquent qu'un certain nombre de mécanismes neurobiologiques pourraient être partagés par l'ensemble des eucaryotes (les organismes dont les cellules ont un noyau), voire par l'ensemble des organismes vivants. Dès lors, en se plaçant dans le contexte phylogénétique et en abandonnant une vision idéaliste des différentes lignées du vivant, la



Les plantes communiquent par des signaux électriques qu'elles transmettent sur de longues distances : tout comme les neurones

neurobiologie des plantes n'est peut-être pas une idée aussi folle qu'on le pense.

Et cette idée n'est pas récente ! Suite aux travaux pionniers de l'Italien Luigi Galvani à la fin du XVIII[e] siècle, l'explorateur Allemand Alexander von Humboldt réalisa de multiples expériences concluant à une similarité de la nature bioélectrique des animaux et des plantes. Plus encore, à la fin du XIX[e] et au début du XX[e] siècle, des potentiels d'action, c'est-à-dire des messages électriques qui se transmettent (*voir l'encadré page ci-contre*), furent mis en évidence chez divers végétaux, principalement la dionée et le mimosa pudique. Ainsi, l'excitabilité de certaines cellules végétales serait un moyen de communication intercellulaire chez ces organismes.

Malgré ces démonstrations répétées, le concept de système nerveux végétal perdit de sa popularité à l'occasion de la découverte des hormones végétales. La communauté scientifique opta alors en faveur d'un mécanisme de signalisation chimique. La découverte de potentiels d'action non seulement chez quelques plantes spécialisées, mais chez toutes les autres échappa au final à la majorité des spécialistes des plantes.

CHEZ LES PLANTES, AU MOINS TROIS TYPES DE SIGNAUX ÉLECTRIQUES SE PROPAGEANT À LONGUE DISTANCE ONT ÉTÉ IDENTIFIÉS

COMMUNICATION À LONGUE DISTANCE

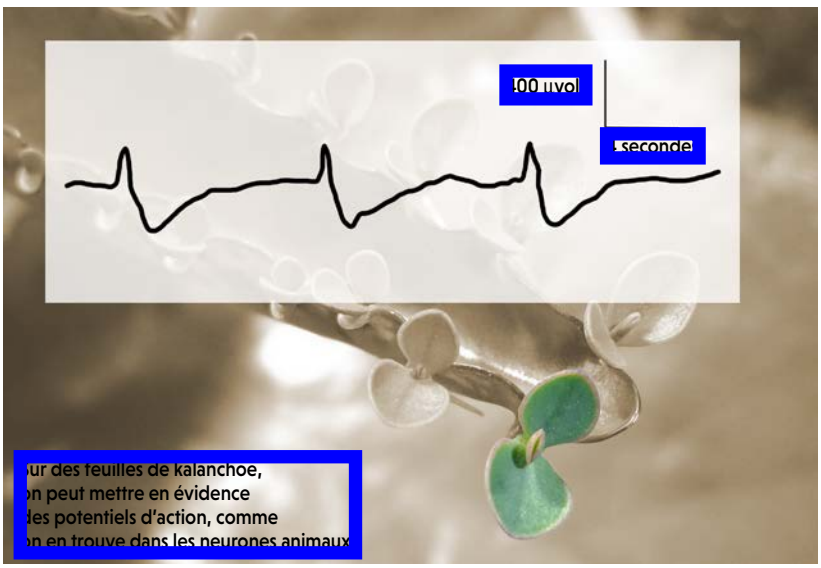
Pourtant, preuve avait été faite que la signalisation électrique sur de longues distances constitue un moyen efficace de communiquer de cellule à cellule chez l'ensemble des eucaryotes. Chez les plantes, des signaux électriques à propagation rapide sont produits en réponse à de nombreux stimuli : des pluies acides, une irradiation, un choc froid, un stress osmotique (quand les concentrations en composés divers varient notablement d'un côté à l'autre d'une membrane biologique) ou une attaque d'agents pathogènes.

Ces signaux résultent de flux d'ions à travers la membrane cellulaire conduisant à une dépolarisation transitoire locale du potentiel électrique de la membrane, cette variation dépendant du type de stimulus et des ions circulant. Chez les plantes, au moins trois types de signaux électriques se propageant à longue distance ont été identifiés : deux sont typiques des végétaux (les ondes de dépolarisation lente et les hyperpolarisations transitoires), et nous n'en parlerons pas ici, alors que ceux de la troisième catégorie, les potentiels d'action, ont les mêmes caractéristiques (*voir la figure ci-contre*) que leurs homologues du monde animal : ils obéissent à la loi du « tout ou rien », se déplacent à vitesse et amplitude constantes et sont suivis d'une période réfractaire.

Chez les plantes, les potentiels d'action se propagent sur de longues distances principalement *via* les tubes criblés du phloème dédiés par ailleurs à la sève dite élaborée (*voir les Repères, page 6*), c'est-à-dire transportant les sucres. Ces canaux tissent un réseau de câbles au travers de tout l'organisme. Ces potentiels d'action sont caractérisés, comme dans les cellules animales, par une phase de dépolarisation rapide du potentiel membranaire suivi d'une phase de repolarisation tout aussi rapide.

Toutefois, les ions impliqués diffèrent. En effet, chez les plantes, la phase de dépolarisation des potentiels d'action ne résulte pas d'un mouvement d'ions sodium (Na^+), ceux-ci étant toxiques pour la plupart des cellules végétales, mais d'ions calcium (Ca^{2+}). Lors de l'initiation de la dépolarisation, des canaux favorisent l'augmentation de la concentration en Ca^{2+} dans le cytoplasme induisant l'ouverture d'autres canaux qui laissent passer des ions chlorures (Cl^-) responsables de la phase de dépolarisation proprement dite. Enfin, un troisième type de canaux s'ouvre aux ions potassium (K^+) et déclenche la phase de repolarisation.

Dès que le stimulus atteint une intensité critique, un seuil (c'est la règle du « tout ou rien »), le potentiel d'action s'autoperpétue et se déplace le long des tubes criblés du phloème : le signal est envoyé. Il peut également être transmis sur de plus courtes distances au travers des pores (des plasmodesmes) entre cellules adjacentes, de façon similaire à la transmission par les synapses électriques.



…ur des feuilles de kalanchoe, …n peut mettre en évidence …les potentiels d'action, comme …n en trouve dans les neurones animaux

AU CŒUR DES NEURONES

La neurobiologie ou neuroscience désigne une branche de la biologie qui étudie du système nerveux. Elle est le plus souvent focalisée sur l'étude du fonctionnement du cerveau des animaux et en particulier de celui de l'espèce humaine.

Une des fonctions du système nerveux est la réception d'une information *via* des organes sensoriels reliés à des nerfs qui conduisent l'information vers les centres nerveux. Ces derniers traiteront l'information et, en retour, enverront *via* les nerfs moteurs des instructions vers des muscles, des organes ou des glandes pour déclencher une réponse appropriée.

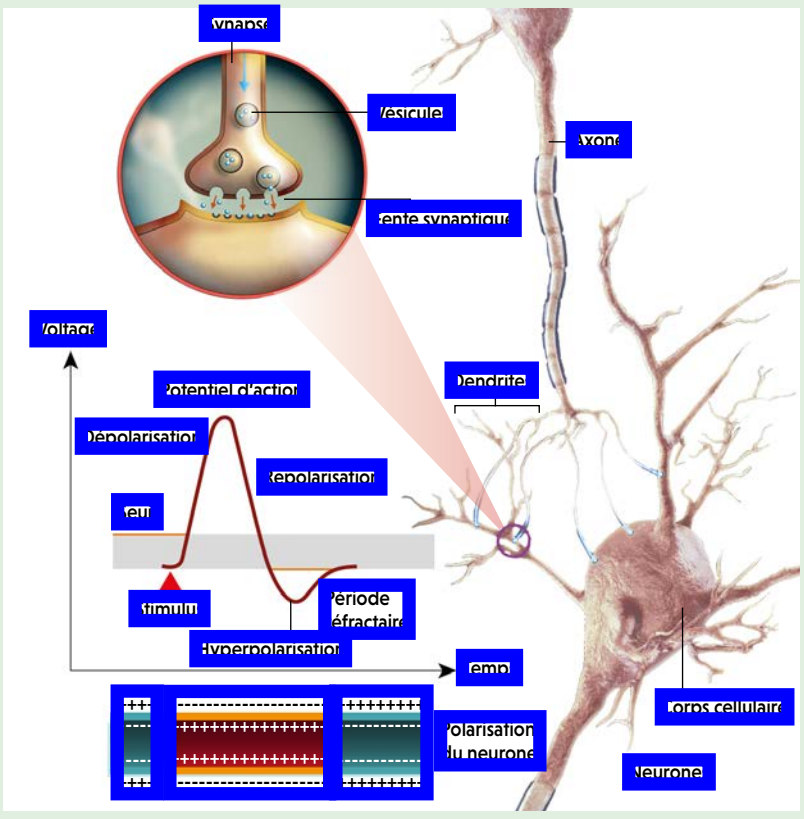
Les fonctions cellulaires du système nerveux sont assurées par les neurones, des cellules excitables spécialisées dans la conduction de l'information nerveuse.

Un neurone peut contenir des milliers de synapses par lesquelles il se connecte à d'autres neurones formant ainsi un réseau très complexe.

Le message nerveux, ou potentiel d'action, est un message électrique qui se transmet le long des dendrites, du corps cellulaire et de l'axone à une vitesse de 1 à 10 mètres par seconde.

Ces potentiels d'action suivent une loi du « tout ou rien », se propagent avec une vitesse et une amplitude constantes et sont suivis d'une période réfractaire *(voir la figure)* pendant laquelle aucun potentiel d'action ne peut être créé. Ils sont dus à l'ouverture de canaux à ions sodium Na^+ induisant une dépolarisation de la membrane (une inversion locale de la répartition des charges électriques) des axones qui provoque l'ouverture de canaux à potassium K^+ permettant une repolarisation puis une hyperpolarisation de la membrane.

La transmission d'une information d'un neurone à un autre se fait au niveau des synapses. À l'arrivée du potentiel d'action, l'information électrique est soit transmise directement (par des synapses électriques, essentiellement chez les métazoaires non vertébrés), soit transformée en information chimique (dans les synapses chimiques des vertébrés). Dans ce dernier cas, les neurotransmetteurs contenus dans des vésicules sont libérés par exocytose au-dehors du neurone, traversent l'espace intersynaptique, puis se fixent sur des récepteurs spécifiques et induisent un nouveau potentiel d'action dans le neurone suivant.



Les potentiels d'action végétaux sont plus lents que ceux des animaux, leur vitesse moyenne de propagation étant de 1 à 2 centimètres par seconde, même s'ils sont parfois plus rapides chez certaines plantes.

Les ressemblances entre végétaux et animaux vont plus loin. En effet, des études ont montré que les gènes de la majorité des familles de canaux ioniques végétaux ont des homologues animaux. Le développement de l'électrophysiologie a révélé l'activité de la plupart de ces canaux constituant ainsi une solide base de compréhension du fonctionnement électrique des végétaux au niveau cellulaire. Certains canaux ioniques sont des canaux archétypes retrouvés aussi bien chez les animaux que chez les plantes, les bactéries ou les archées.

De même, il est notable que toutes les molécules servant de neurotransmetteurs chez les animaux, telles que l'acétylcholine, la dopamine, la noradrénaline, l'adrénaline, la sérotonine, l'histamine ou encore la mélatonine aient des homologues chez les plantes. Précisons néanmoins qu'ils n'ont pas nécessairement les mêmes rôles ; de plus, tous leurs rôles chez les plantes n'ont pas encore été élucidés.

Quelques exemples de points communs entre animaux et végétaux. L'équipe de František Baluška, de l'université de Bonn, en Allemagne, a montré qu'à l'extrémité de la racine, le transport de l'auxine, une hormone végétale dérivée du tryptophane (un acide aminé) à l'instar de la sérotonine, est accompli par exocytose et par recyclage actif de vésicules, comme dans les synapses chimiques animales. De plus, ces cellules racinaires partagent avec les neurones la capacité de générer spontanément des potentiels d'action.

Ces chercheurs ont également montré que le L-glutamate, un neurotransmetteur animal, lié à des homologues végétaux de récepteurs animaux, contrôle le flux de vésicules endocytosiques dans ces cellules de l'extrémité racinaire ainsi que les variations transitoires d'ions calcium pendant l'induction des potentiels d'action. À ces fortes similitudes fonctionnelles avec les synapses, s'ajoutent de nombreuses homologies moléculaires telles que la présence de clathrine sur les vésicules ou de synaptotagmines.

LUTTER CONTRE LE STRESS... OSMOTIQUE

Ces observations nous ont conduits, avec l'équipe de Laure Bonnaud, du Muséum national d'histoire naturelle, à tester l'hypothèse d'une conservation chez les animaux pluricellulaires des processus de réaction au stress osmotique, stress auquel la plupart des organismes vivants doivent faire face. Nous l'avons vérifiée !

Certains petits neuropeptides de la famille des FLP participent à la régulation de l'activité

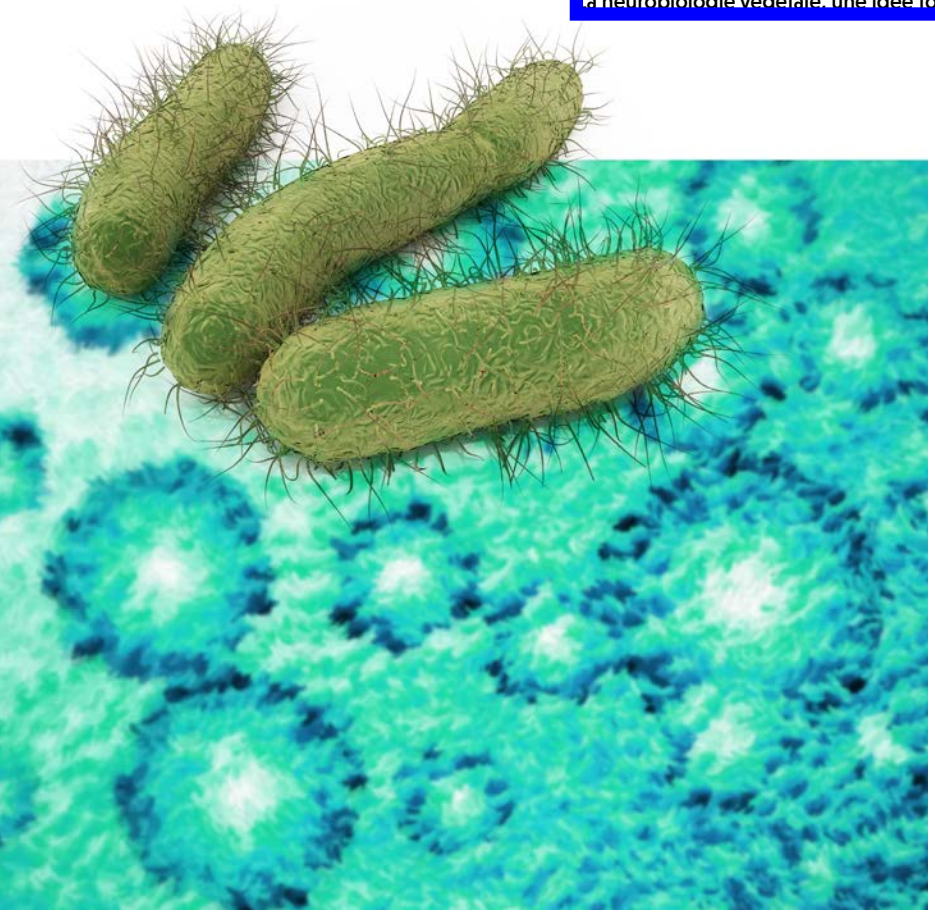
LA NEUROBIOLOGIE VÉGÉTALE, VRAIMENT ?

Tout comme les animaux, les plantes traitent l'information qu'elles [illegible] environnement changeant afin de se développer et se reproduire de façon optimale. Elles s'adaptent ainsi aux variations périodiques et météorologiques de lumière, de température, de disponibilité d'eau et de vent. Elles s'adaptent également aux fluctuations de la disponibilité en nutriments ou encore aux attaques d'agents pathogènes voire de prédateurs. Plus surprenant encore, les plantes ont des capacités d'apprentissage, comme ce fut démontré en 2017 par Monica Gagliano, de l'université d'Australie occidentale, grâce à des expériences d'habituation chez le mimosa pudique : en soumettant cette plante à des chocs répétés, on peut lui apprendre à ne plus se refermer lors des suivants. De tels comportements, coordonnés à l'échelle de l'organisme, nécessitent des mécanismes qui permettent une signalisation systémique intégrée. Remarquons que les anesthésiants, qui peuvent éteindre rapidement et de manière réversible la conscience chez l'homme, compromettent de façon équivalente les réponses motrices chez les animaux, les plantes… Il y a une dizaine d'années, Stefano Mancuso, de l'université de Florence, en Italie, et František Baluška, de l'université de Bonn, en Allemagne, suite à la mise au jour chez les plantes d'un grand nombre de caractéristiques que l'on trouve dans le système neuronal de l'animal, ont proposé le concept de « neurobiologie végétale ». Ils ont également développé une vision intégrée des processus de signalisation longue distance permettant aux plantes de réagir aux stimuli environnementaux. Avec un brin de provocation, ils firent remarquer que le terme « neurone » est un emprunt au grec ancien où le mot désigne une fibre végétale et par analogie tout ce qui est de nature fibreuse. Pour développer ce champ de recherche, ils ont avec quelques collègues créé la société internationale de neurobiologie végétale Plant Neurobiology et mis en place des séries de colloques portant le même nom ainsi que la revue *Plant Signalling and Behavior* (« Signalisation et comportement des plantes »). Ces initiatives ont très rapidement suscité au niveau international une réaction assez épidermique. En 2007, un article, signé par des scientifiques de pas moins de trente-trois institutions travaillant dans le domaine végétal, a clamé que la neurobiologie végétale était fondée sur des analogies superficielles et des extrapolations douteuses n'ajoutant rien à la compréhension de la biologie végétale. La controverse engendrée par le livre *La Vie secrète des plantes* de Peter Tompkins et Christopher Bird publié en 1975 expliquant que les plantes sont en harmonie avec les états émotionnels humains (en y ajoutant de plus des revendications paranormales) a certainement conduit de nombreux biologistes végétaux à pratiquer une forme d'autocensure dans leur réflexion sur les homologies possibles entre la neurobiologie et la biologie végétale. Cependant, il est aussi notable que le titre de la réponse à l'article de 2007 par les défenseurs de la neurobiologie végétale « Plant neurobiology: no brain, no gain? » (« La neurobiologie végétale : pas de cerveau, pas de gain ? »), renvoyait à une vision idéaliste de la classification du vivant percevant les plantes comme des organismes passifs et oubliait au passage que les neurones existent chez des animaux dépourvus de cerveau tels que les étoiles de mer, les oursins, les bivalves ou encore les méduses. Chez ces animaux, le système nerveux est en effet décentralisé sous forme de petits ensembles de neurones connectés entre eux tout autour de leur corps. Les tenants de la neurobiologie végétale répliquèrent que nul ne défendait la présence d'un cerveau dans la racine ou de neurones myélinisés chez les plantes. Et si les termes neurobiologie végétale qu'ils proposaient étaient nouveaux, leurs idées s'appuyaient sur des travaux aussi anciens qu'éminents tels que ceux de Wilhelm Pfeffer, Charles Darwin, Jagadish Chandra Bose ou encore Julius von Sachs, tant il est vrai que le XIXe siècle était beaucoup plus ouvert quant à la comparaison des processus biologiques animaux et végétaux. Un des objectifs de la Société de neurobiologie végétale était de changer de paradigme quant à notre vision des plantes et donc notre façon d'appréhender la recherche autour des questions liées à la capacité et aux façons qu'elles possèdent de réagir aux stimuli environnementaux. En 2009, cette société a changé son nom en Plant Signalling & Behavior Society (« Société de signalisation et comportement des plantes ») pour limiter les réactions d'ostracisme d'un certain nombre de collègues. Si ce débat semble s'apaiser, examiner les similitudes que présente la biologie des plantes avec le fonctionnement du système nerveux se heurte toujours à une vision extrêmement anthropocentrée de la neurobiologie

de canaux ioniques qui aident à lutter contre ce stress osmotique chez les mollusques, les annélides, les nématodes, les vertébrés… Et nous avons justement montré que des FLP de seiche sont capables de réguler des réponses au stress osmotique chez les plantes en agissant notamment sur des canaux ioniques. En outre, nous avons identifié les homologues végétaux de certains des gènes de ces neuropeptides.

L'existence chez les bactéries et les archées d'homologues putatifs de canaux ioniques impliqués dans la neurotransmission soulève une hypothèse évolutive inattendue : les systèmes de neurotransmission ne dériveraient-ils pas de mécanismes moléculaires et cellulaires très anciens, réutilisés et intégrés dans des organes spécialisés chez les différentes lignées d'organismes vivants, animaux et végétaux ?

C'est probable. Après des dizaines d'années de controverse, on admet désormais que les cellules eucaryotes sont apparues sur la scène de l'évolution après plusieurs événements d'endosymbiose, quand d'autres cellules ont été intégrées. Dans ce contexte,



La bactérie *Escherichia coli (en haut)* perçoit son environnement *via* des dépolarisations membranaires. Dans les biofilms en croissance *(ci-dessus)*, les bactéries communiquent par des signaux électriques. Peut-on en déduire que les bactéries ont inventé les mécanismes de communication à l'œuvre dans les neurones ?

a sélection naturelle appliquée aux micro-organismes procaryotes (sans noyau) soumis à des environnements extérieurs changeants a pu façonner divers mécanismes leur permettant de percevoir et de répondre aux conditions locales de milieux. Récemment, Giancarlo Bruni, de l'université du Colorado, à Boulder, aux États-Unis, a montré que la bactérie *Escherichia coli* peut percevoir des changements de son environnement par des modifications de la tension membranaire induisant une dépolarisation et un influx de calcium, un phénomène ressemblant aux potentiels d'action enregistrés chez les métazoaires.

Ces données plaident pour la persistance chez un organisme procaryote actuel de modalités de signalisations impliquant des variations électriques et calciques ayant existé chez les organismes les plus anciens. Quelles pouvaient être les fonctions archaïques de ces signalisations ?

Dans la nature, les biofilms sont la forme la plus courante de croissance bactérienne : dans ces communautés, des micro-organismes (bactéries, champignons, algues ou protozoaires) restent solidaires au sein d'une matrice protectrice qui adhère à une surface. Dr Jacqueline Humphries et ses collègues de l'université de Californie, à San Diego, ont détecté des potentiels d'action pendant la phase de croissance d'un biofilm bactérien. À l'inverse, ils sont absents lorsque le biofilm se stabilise ou chez les espèces ne formant pas de biofilm. Les bactéries des biofilms semblent ainsi coordonner leur croissance grâce à une signalisation électrique ! Ce moyen de communication peut s'étendre au-delà du biofilm, entraînant des interactions interespèces à longue distance, par exemple pour attirer des bactéries éloignées.

SIGNALISATION ELECTRIQUE CHEZ LES BACTÉRIES

Les mécanismes de ces échanges se dévoilent peu à peu. Ainsi, des homologues putatifs de plusieurs protéines médiatrices de la neurotransmission synaptique cérébrale ont été identifiés chez des bactéries. Ces données suggèrent très fortement que la signalisation électrique longue distance, loin d'être l'apanage des neurones, serait un mécanisme de communication intercellulaire apparu très précocement au cours de l'évolution du vivant. Il aurait été recruté bien plus tardivement par les neurones des animaux, et aussi par les plantes.

L'engouement actuel autour de l'idée de neurobiologie végétale conduit à la réémergence d'une idée ancienne. Au début du XX^e siècle, le physicien et botaniste indien Jagadis Chandra Bose mit en évidence l'omniprésence de la signalisation électrique entre cellules végétales pour coordonner leurs réponses à l'environnement. Il en conclut que les plantes ont un système électromécanique, un système nerveux, une forme d'intelligence et sont capables de se souvenir et d'apprendre. De telles idées n'ont pas été bien reçues en leur temps.

Un siècle plus tard, la biologie contemporaine adopte encore trop souvent un paradigme aristotélicien du monde selon lequel les plantes diffèrent profondément des animaux en raison de leur caractère insensible et de leur manque d'aptitude à interagir avec leur environnement. Pourtant, le concept de neurobiologie végétale, au-delà de la discussion sur la terminologie utilisée, nous oblige à reconsidérer l'origine évolutive des neuromolécules et des neurosystèmes.

S'autoriser à envisager l'existence d'homologies profondes entre les deux règnes nous conduit à voir dans les spécialisations récentes du système nerveux animal l'avatar de processus anciens et fondamentaux de la communication et de la survie cellulaire. L'adoption d'une telle hypothèse s'apparente à une révolution copernicienne, comme lorsque l'on passa de la vision d'un monde géocentré à l'héliocentrisme… La communauté scientifique est-elle prête ? ■

BIBLIOGRAPHIE

G. BRUNI *ET AL.*, Voltage-gated calcium flux mediates *Escherichia coli* mechanosensation, *PNAS*, prépublication en ligne, 2017.

V. HUMPHRIES *ET AL.*, Species-independent attraction to biofilms through electrical signaling, *Cell*, vol.168, pp.200–209, 2017.

M. GAGLIANO *ET AL.*, Experience teaches plants to learn faster and forget slower in environments where it matters, *Oecologia*, vol.175, pp.63–72, 2014.

F. BOUTEAU *ET AL.*, Could RaRP-Like Peptides Participate in Regulation of Hyperosmotic Stress Responses in Plants?, *Front. Endocrinol.*, vol.5, p.132, 2014.

E. D. BRENNER *ET AL.*, Response to Alpi et al.: plant neurobiology: the gain is more than the name, *Trends Plant Sci.*, vol.12(7), pp.285-286, 2007.

Des plantes aux animaux, et vice versa

La distinction entre un animal et un végétal n'est pas aussi nette qu'on le croit. Sur beaucoup d'aspects, ils sont les extrêmes d'une continuité que révèlent l'évolution et… le microscope.

Lors de son voyage sur le *Beagle* entre 1861 et 1836, Charles Darwin observa les récifs coralliens. Il y constatait un paradoxe qui porte son nom: les ressources manquent dans les eaux très claires où vivent les coraux, et pourtant, ils forment profusion de biomasse et sont parfois aussi productifs qu'une forêt tropicale! Comment les coraux prospèrent-ils là? En se comportant presque comme des végétaux! Ils posent ainsi la grande question de la limite entre végétaux et animaux.

Existe-t-il une frontière entre ces deux règnes que l'on oppose si souvent? Non, ou alors elle est floue. De fait, l'étude de ce qui les distingue et de leur apparition dans l'évolution révèle qu'animaux et végétaux ne sont que… les extrêmes d'un continuum! Mais avant de le montrer, commençons par résoudre le paradoxe de Darwin.

Les coraux, comme les anémones de mer, sont des cnidaires: ils forment par bourgeonnements successifs de grosses colonies associant des petits modules dotés d'une bouche et d'une couronne de tentacules. La colonie s'entoure d'une gaine calcaire protectrice qui forme les récifs coralliens. Leur corps est fait de deux couches de cellules dont la plus interne, qui borde la cavité digestive, est piquetée de myriades de petits points dorés. Ce sont des algues!

Ces algues photosynthétiques unicellulaires, du groupe des Dinophytes, représentent environ un tiers de la masse vivante des coraux. Du reste, nul besoin d'aller dans les eaux limpides des tropiques pour les observer: beaucoup d'anémones de nos côtes, proches parentes des coraux, telle

Le corail, animal ou végétal ou les deux en même temps?

DES ANIMAUX COMME LES AUTRES ?

L'ESSENTIEL

- On oppose facilement animal et végétal: les uns étant hétérotrophes et mobiles, les autres autotrophes et immobiles.
- Il y a certes des différences, et l'anatomie d'une cellule végétale le prouve: sa paroi et l'apparition évolutive à répétition des plastes sont caractéristiques.
- Pourtant, nombre d'organismes ont des statuts intermédiaires: le corail vit comme un végétal, des orchidées mangent des champignons, des algues se déplacent, etc.
- Animal et végétal sont en fait les deux extrémités d'un continuum. Cette frontière floue oblige à aller au cœur du végétal pour en apprécier la nature.

L'AUTEUR

MARC-ANDRÉ SÉLOSSE est professeur au Muséum national d'histoire naturelle, à Paris, et à l'université de Gdansk, en Pologne.

Anemonia viridis, contiennent aussi des algues. Cette présence est la clé du paradoxe de Darwin.

En effet, nichées au fond des cellules, ces algues prodiguent un complément alimentaire au corail grâce à la photosynthèse. Le corail s'en nourrit entre deux proies… c'est-à-dire, le plus souvent, puisqu'il n'y a guère à manger alentour. Les rares proies capturées apportent les protéines et les composés phosphatés nécessaires à l'animal… mais aussi aux algues. Les déchets azotés et phosphatés du métabolisme des cellules de corail ne sont pas rejetés sous forme d'urine, mais transmis aux algues pour qui ils constituent un engrais. Elles produisent en retour des molécules azotées et phosphatées pour le corail, notamment des acides aminés. Cette association à bénéfice réciproque, une symbiose, permet un recyclage efficace, adapté à la survie en milieu pauvre.

VÉGÉTAL, AS-TU UNE ÂME ?

D'une certaine façon photosynthétiques, les coraux ont des formes semblables aux plantes, car ils sont aussi adaptés à capter la lumière. Animaux par origine, mais végétaux par fonctionnement, ils ont donné du fil à retordre à nos anciens. Au XVII[e] siècle, le botaniste Gaspard Bauhin parle de « Zoophytes » qui « sont des êtres qui ne possèdent ni la nature des animaux, ni celle des plantes, mais une troisième composée de chacune des deux ». En 1824, Jean-Baptiste Boris de Saint-Vincent crée pour eux et les éponges le groupe les Psychodiaires, étymologiquement, « organismes à deux âmes », animale et végétale. Mais au fait, en quoi animaux et végétaux diffèrent-ils exactement ? Et en quoi les coraux sont-ils intermédiaires ?

Regarder une plante suffit à en saisir les particularités : immobile, au port dressé, verte et donc photosynthétique. Elle fabrique elle-même sa matière organique (elle est autotrophe). En cela, elle s'oppose à l'animal, mobile, au corps plus mou et hétérotrophe (il dépend de matière organique qu'il trouve dans son milieu). Il existe des végétaux qui ne sont pas des plantes (on désigne souvent ainsi les végétaux pourvus de racines), comme les algues vertes, brunes ou rouges fixées aux rochers marins. Bien que les pigments qui leur servent à capter l'énergie lumineuse diffèrent, tous ces végétaux ont en commun d'effectuer la photosynthèse.

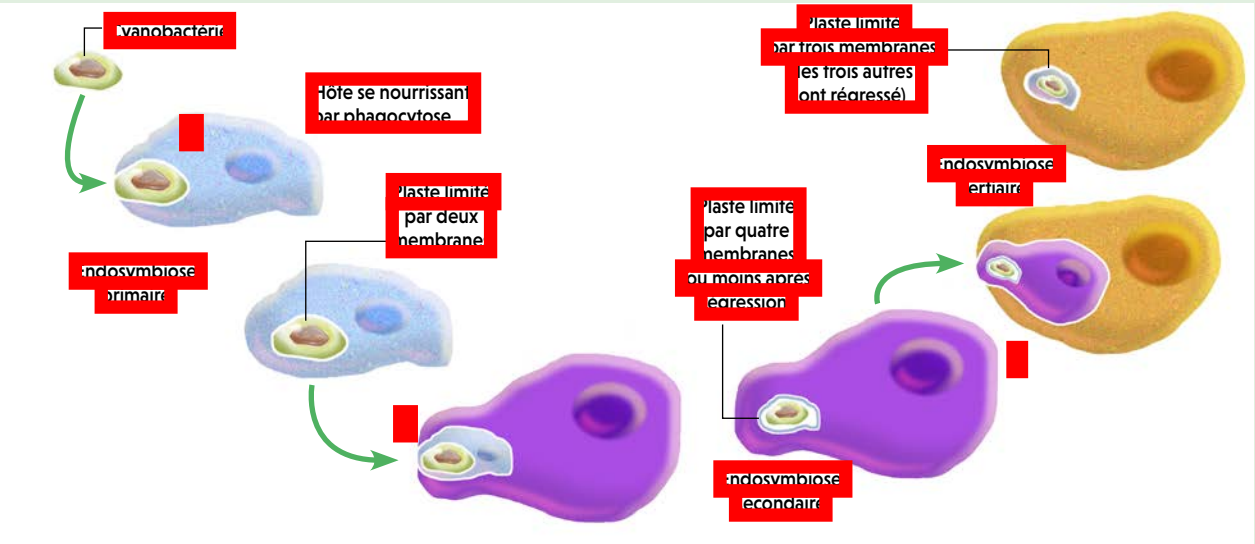
Plus exactement, les cellules végétales ont toutes un ou plusieurs plastes, cette portion de la cellule, isolée par deux membranes ou plus, où se trouvent les différents pigments capturant la lumière. Ceux-ci contiennent plus ou moins de chlorophylle : quand cette molécule domine, comme chez les plantes, l'organisme est vert et on parle de chloroplaste. Mais d'où vient ce plaste, entouré de multiples membranes, qui permet l'autotrophie des végétaux ?

Trente ans de recherche ont confirmé une histoire étonnante : le plaste est… un autre organisme, emprisonné, comme une algue dans une cellule de corail ! Les algues rouges et vertes, ainsi que les plantes, qui sont toutes évolutivement proches, ont un plaste entouré de deux membranes dérivant d'une cyanobactérie (*voir les Repères, page 6*), une bactérie photosynthétique. L'ancêtre de ces algues et des plantes était probablement un prédateur avalant des unicellulaires par phagocytose, c'est-à-dire par une invagination de sa membrane cellulaire qui emballe la proie. Enfermée dans la cellule au sein d'une vésicule, la bactérie est normalement… digérée. Mais ici, les proies ont persisté dans la cellule et s'y sont même multipliées : les partenaires sont devenus dépendants de cette symbiose où, comme dans les coraux, ils se nourrissent réciproquement ! Les deux membranes du plaste sont les vestiges de la membrane de la cyanobactérie et de la membrane de phagocytose (*voir la figure page ci-contre*).

QUAND L'ÉVOLUTION BÉGAIE

L'évolution a ensuite bégayé : d'autres organismes ont aussi, à partir d'ancêtres prédateurs d'unicellulaires, acquis un plaste en phagocytant des algues unicellulaires. Cela a engendré divers groupes d'algues : chez les algues brunes, le plaste est une ancienne algue rouge ; c'est aussi le cas des algues Dinophytes, qui ont ensuite, à leur

LES POUPÉES RUSSES DE L'ENDOSYMBIOSE



L'endosymbiose est le processus par lequel une cellule photosynthétique est incorporée à l'intérieur d'une autre et devient un plaste, c'est-à-dire un organite de celle-ci. Ce phénomène s'est produit à diverses reprises chez les eucaryotes, notamment par l'internalisation de cyanobactéries *(a, en rouge son génome)* : c'est l'endosymbiose primaire, à l'origine de la lignée verte dont les végétaux terrestres. Cependant, d'autres ont pu phagocyter des cellules eucaryotes déjà pourvues d'un plaste *(b, on parle d'endosymbiose secondaire)* : c'est le cas des algues brunes et des Dinophytes. Enfin, pour une endosymbiose tertiaire *(c)*, un des eucaryotes précédents est internalisé à son tour pour devenir le plaste d'une autre cellule : les coraux en sont un exemple.

tour, été adoptées par les coraux ; chez les Euglènes, le plaste est une ancienne algue verte... Le nombre de membranes augmente alors, car à la membrane de phagocytose s'ajoutent la membrane de l'algue internalisée et celles du premier plaste. Les coraux sont un exemple de ces bégaiements évolutifs : ils acquièrent souvent leur algue par phagocytose à la naissance, mais certaines espèces, par exemple *Anemonia sulcata*, transmettent les algues à l'embryon par la mère, dont les ovules sont colonisés. Cette hérédité ressemble à celle des plastes et rend ces coraux encore plus proches... des végétaux.

La ressemblance entre les différents groupes végétaux ne s'arrête pas au plaste : elle comprend aussi la paroi et la vacuole. Algues et plantes ont en effet leurs cellules emballées dans une paroi (essentiellement de cellulose) qui confère rigidité et résistance de l'ensemble, car les parois des cellules voisines sont soudées entre elles.

Les ancêtres végétaux étaient dépourvus de paroi, car la phagocytose serait alors difficile. Dès que le plaste est établi et que la nourriture vient de l'intérieur de la cellule, une paroi protectrice est sélectionnée au cours de l'évolution. Cependant, la paroi impose aussi une contrainte : la cellule végétale ne peut plus rejeter à l'extérieur ses déchets, comme des morceaux de cellules usagés. L'existence d'une paroi est donc indissociable d'un stockage ultime des déchets à l'intérieur même de la cellule. La « décharge » prend la forme d'un grand compartiment limité par une simple membrane, une vacuole. Elle occupe jusqu'à 90 % du volume de la cellule.

Ainsi l'acquisition du plaste a-t-elle à plusieurs reprises entraîné en cascade plusieurs ressemblances entre différents groupes d'algues et les plantes. Nul étonnement, donc, devant de premières classifications réunissant tous les végétaux, compte tenu de ces similarités intimes et multiples. Mais aujourd'hui, où les classifications sont fondées sur l'origine évolutive, on place les végétaux dans différents groupes indépendants. Ils sont apparus par une évolution répétée, convergente. C'est une différence avec les animaux (les Métazoaires) qui, eux, sont apparus une seule fois, à partir d'un unique ancêtre *(voir les Repères, page 6)*.

L'IMPOSSIBILITÉ D'UNE ILE

Le plaste et les autres attributs de l'autotrophie construisent une compartimentation typique du végétal, entre espace intercellulaire, espace cellulaire et, au-dedans, vacuoles. Cela diffère beaucoup des animaux, dont les cellules n'ont ni vacuole, ni paroi ; elles peuvent être

ccolées, comme dans la peau, ou englobées dans un gel commun, par exemple, de collagène dans le tissu conjonctif, voire libres comme nos globules blancs et rouges. L'autotrophie engendre de plus l'immobilité de l'organisme, car la photosynthèse ne produit pas assez d'énergie pour déplacer la masse d'une plante. Michel Houellebecq, dans *La Possibilité d'une île*, décrit des humains devenus photosynthétiques, mais la surface de notre corps n'intercepterait pas assez de lumière pour nous déplacer, ni même nous nourrir... L'immobilité a d'ailleurs gagné les coraux dans leur imitation du modèle végétal!

Une stratégie de défense des végétaux utilise la compartimentation de leurs cellules: ils contiennent souvent des toxines contre leurs prédateurs. Ils se protègent en effet eux-mêmes de ces toxines en les stockant dans leur vacuole! Tannins, alcaloïdes, composés générant du cyanure, composés bromés indigestes... toutes ces toxines végétales sont vacuolaires. Une agression microbienne ou la dent du bétail qui détruit la fine compartimentation libère les toxines. Ainsi, la famille de la moutarde (les Brassicacées) contient des composés soufrés irritants, les glucosinolates. Si nous en utilisons certains à faible dose en condiment, comme ceux du wasabi, d'autres sont toxiques pour le foie et cancérigènes (c'est le cas des choux sauvages). On ne les sent que lorsque les tissus sont rompus: un précurseur stocké dans la vacuole rencontre alors les enzymes, cantonnées dans le cytoplasme cellulaire, et libère les composés irritants.

Alors que les plantes pratiquent toutes ce stockage vacuolaire, les animaux n'accumulent guère les toxines dans leur organisme, à de rares exceptions près. D'ailleurs, ces exceptions accumulent dans leur sang des toxines souvent issues des plantes qu'elles consomment: les chenilles d'*Heloconius* stockent par exemple les alcaloïdes des passiflores qu'elles parasitent.

On pourrait croire que, séparées par d'épaisses parois, les cellules végétales communiquent moins entre elles que leurs homologues animales. Ces dernières peuvent pourtant s'accoler par leur membrane et communiquer par de fins canaux protéiques. En fait, les cellules de plantes sont encore plus communicantes! Chez quelques algues vertes ou brunes et chez les plantes, les cellules voisines sont reliées par des canaux, les plasmodesmes (*voir les Repères, page 6*). Bordés de la même membrane que les cellules voisines, les plasmodesmes mettent en continuité les cellules voisines et leurs membranes!

Les cellules de la plante forment ainsi un grand réseau continu, partageant une membrane commune... Certains virus végétaux utilisent les plasmodesmes pour se propager en les agrandissant, un scénario inexistant chez les animaux. Mais les plasmodesmes

LES PLANTES POUR ELLES-MÊMES

Aujourd'hui, une certaine vulgarisation fait renaître l'intérêt pour la plante en lui attribuant des capacités dans des registres animaux, comme l'intelligence, l'entraide ou la vie sociale... Son succès certain, construit même une fascination pour des traits humains. Les caractères qui accompagnent l'autotrophie, radicalement opposés à l'animalité, méritent plus d'attention pour eux-mêmes. Approcher la plante par l'animalité encourt le risque de méprises, d'incompréhensions, voire d'omettre l'essentiel de la végétalité. Inversement d'ailleurs, qui achèterait un livre sur « la photosynthèse des hommes » ? Même si de nombreuses formes intermédiaires existent avec l'animal, il nous faut aujourd'hui aller au cœur du végétal. Cela exige de se préparer à la différence, comme dans la démarche scientifique dont Bachelard disait que « c'est accepter une mutation brusque qui doit contredire un passé », un passé animal pour nous.

présentent des avantages: par exemple, aucune cellule ne peut garder pour elle des ressources puisqu'elle « est » aussi toutes les autres! Cela explique sans doute qu'il n'y ait pas de cancer chez les plantes, sauf lorsque certains parasites les provoquent: la coordination entre cellules voisines est totale! Bien plus, les neurones deviennent inutiles: vus comme des succès de l'évolution, ils sont en fait imposés par la séparation des cellules animales qui ne peuvent s'échanger une excitation électrique.

A l'inverse, chez la plante, le signal électrique d'une cellule passe à l'autre sans encombre (*voir La neurobiologie végétale, une idée folle? par F. Bouteau, page 36*). Quand un insecte effleure les poils d'un piège de dionée, une plante carnivore qui referme ses feuilles sur des proies, un signal électrique est vite transmis de cellule en cellule par les plasmodesmes vers la charnière du piège, qui se clôt brusquement.

Les végétaux sont immobiles ? Non, l'Euglène *(à droite)* et le Chlamydomonas *(à gauche)* se déplacent grâce à des flagelles.

L'orchidée *Epipactis helleborine* est mixotrophe : elle se nourrit par photosynthèse *(à gauche)* et en mangeant ses champignons mycorhiziens. Cela autorise la survie de mutants sans chlorophylle *(à droite)*.

L'opposition entre végétal, autotrophe immobile, et animal, hétérotrophe mobile, est observable quotidiennement, mais sous le microscope la chose se complique… De nombreuses algues unicellulaires du plancton sont mobiles. Elles se déplacent grâce aux mouvements d'expansions cellulaires filiformes, les flagelles. L'Euglène a un flagelle qui remorque sa cellule ; les Chlamydomonas en ont deux qui s'agitent comme vos bras quand vous nagez la brasse ; Bolidomonas a deux flagelles, un qui remorque et l'autre qui sert de gouvernail. Cette cellule de 1,5 micromètre porte bien son nom, elle qui franchit 1000 fois sa taille par seconde !

Si la photosynthèse ne produit pas assez d'énergie pour qu'une pâquerette bouge, une cellule unique capte assez de lumière pour se mouvoir, car sa surface est grande comparée à son poids. Les végétaux microscopiques ne sont donc pas tous immobiles ; ils se déplacent pour se rapprocher de la lumière ou fuir des prédateurs. Étonnamment, les Chlamydomonas ont, dans la membrane de la cellule, des protéines sensibles à la lumière de la même famille que les opsines, les protéines qui, dans les yeux des animaux, perçoivent la lumière !

Ces dernières décennies, une découverte majeure sur le plancton, où s'est particulièrement illustrée la Station biologique de Roscoff, en Bretagne, est que… beaucoup d'algues unicellulaires ne sont pas totalement autotrophes. Certaines sont capables, comme des petites algues vertes ou des Euglènes, de pomper des molécules organiques dans l'eau, qui couvrent jusqu'à 50% de leurs besoins ! D'autres se comportent comme des plantes carnivores, attrapant parfois une autre cellule qu'elles capturent par phagocytose et digèrent pour en collecter l'azote, le phosphate et des sucres.

Ce mélange d'hétérotrophie et d'autotrophie est la mixotrophie (*voir Le règne des plantes-garous, par A. Mitra, page 78*). Il est plus rare dans le monde visible, mais mon équipe, au Muséum, a découvert une mixotrophie chez des plantes de nos forêts, dont certaines orchidées. Privées d'une lumière suffisante par les arbres, elles complètent leurs besoins en exploitant des champignons qui colonisent leurs racines ! En effet, la plupart des plantes vivent associées à des champignons du sol, en une symbiose nommée mycorhize. Habituellement, la plante cède du sucre au champignon, en échange d'eau, d'azote et de phosphate que celui-ci collecte dans le sol. Le fonctionnement est modifié par les plantes mixotrophes, qui reçoivent aussi de la matière organique des champignons : elles ne sont donc plus totalement autotrophes.

L'ORCHIDÉE ÉTAIT EN BLANC

Ainsi existe-t-il des mixotrophies « primitives », par conservation de la phagocytose chez les algues. Mais d'autres mixotrophies, secondaires dans l'évolution, nous racontent un retour évolutif à l'hétérotrophie partielle. Et parfois même, totale : certaines des orchidées forestières, nourries de leurs champignons, ont perdu la chlorophylle et la photosynthèse, comme la néottie nid-d'oiseau ou l'épipactis (*voir figure ci-contre*). Un basculement similaire vers l'hétérotrophie existe aussi chez les plantes parasites qui, à partir d'ancêtres mixotrophes, comme le gui, ont parfois perdu la photosynthèse, comme les Orobanches ou le Rafflesia, qui parasitent les racines voisines.

Une trop stricte opposition entre animal et végétal est donc un piège macroscopique : le monde microbien, qui abrite l'essentiel de la biodiversité, révèle des stratégies intermédiaires. Elles sont moins fréquentes dans le monde visible, mais pas absentes : pensons… aux symbioses coralliennes qui sont mixotrophes, après tout ! Ces divers intermédiaires révèlent des passerelles évolutives, parcourues en tous sens, entre l'autotrophie et l'hétérotrophie pures. Il n'en reste pas moins que l'autotrophie construit, de façon répétée dans l'évolution, une organisation cellulaire originale et très différente de celle des animaux. ■

BIBLIOGRAPHIE

M.-A. SELOSSE, *Jamais seul : ces microbes qui construisent les plantes, les animaux et les civilisations*, Actes Sud, 2017.

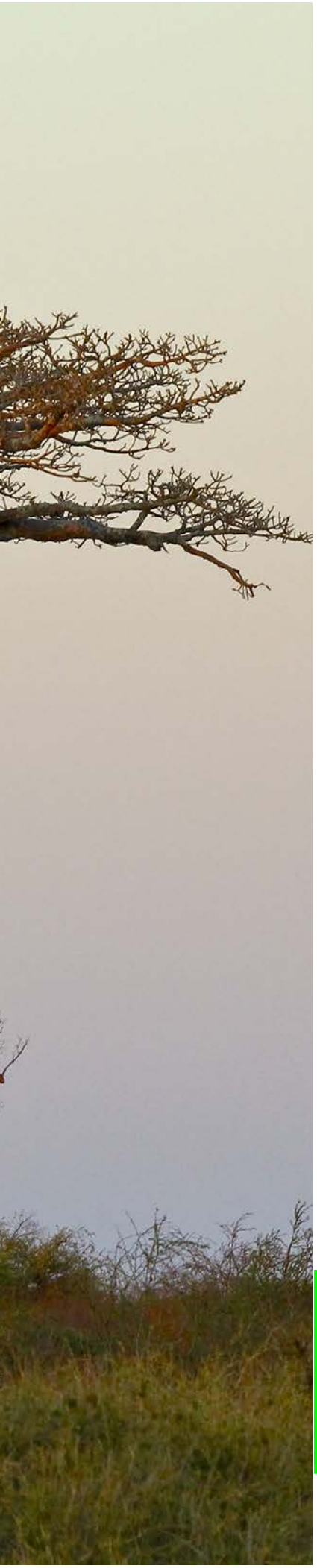
M.-A. SELOSSE *ET AL.*, Mixotrophy everywhere on land and in water: the *grand écart* hypothesis, *Ecology Letters*, vol. 20, pp. 246-263, 2017.

J. ARCHIBALD, *One Plus One Equals One: Symbiosis and the Evolution of complex life*, Oxford University Press, 2016.

M.-A. SELOSSE ET M. ROY, Les plantes qui mangent des champignons…, *Dossier Pour la Science « Les végétaux insolites »*, n° 77, pp. 102-107, 2012.

F. HALLÉ, *Éloge de la plante. Pour une nouvelle biologie*, Seuil, 2004.

De majestueux baobabs, à Madagascar.



DES ÊTRES D'EXCEPTION

Savez-vous disposer des objets en respectant le nombre d'or ? Les plantes, très douées en mathématiques, le font tout naturellement. Ce n'est pas le seul de leurs talents. Plusieurs espèces sont passées maîtresses dans l'art de manipuler les animaux. Elles les exploitent pour se protéger, se nourrir, se reproduire… et même pour devenir mobiles. Les végétaux, particulièrement les plantes à fleurs, sont également étonnants par l'inventivité qu'ils déploient en termes de sexualité. Oubliez le modèle classique mâle et femelle, et explorez les multiples possibilités offertes par l'hermaphrodisme et l'autofécondation. Ça n'a rien à voir, mais en plus, certains spécimens d'arbres sont très beaux !

L'ESSENTIEL

- Au fil de leur croissance, les plantes produisent d'étonnants motifs géométriques.
- En particulier, chez nombre de végétaux, l'angle entre deux organes successifs n'est autre que l'angle d'or, relié au nombre d'or.
- Depuis quelques années, les biologistes ont identifié divers mécanismes intervenant dans la mise en place de ces motifs géométriques.
- Tout se passe dans les méristèmes, de minuscules niches de cellules souches où naissent les organes selon un plan qui n'est peut-être pas aussi déterministe qu'on le pensait.

LES AUTEURS

TEVA VERNOUX
directeur de recherche au CNRS au sein du laboratoire Reproduction et développement des plantes, à l'ENS de Lyon

CHRISTOPHE GODIN
directeur de recherche à l'Inria au sein du même laboratoire

FABRICE BESNARD
chargé de recherche à l'Inra au sein du même laboratoire

Les nombreuses feuilles d'*Aloe polyphylla*, une espèce originaire d'Afrique du Sud, forment de magnifiques spirales qui tournent dans les deux sens.

PHOTO : YANN KERVENO/OSF

Pomme de pin, tournesol, ananas, marguerite, cactus, palmier... Quel est le point commun de ces végétaux ? Ils arborent des motifs spiralés que l'on peut rapprocher d'un objet mathématique bien connu, la suite de Fibonacci dont chaque terme est la somme des deux précédents, en partant de 1 et 1: 1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, 34, 55, 89... Ces arrangements et ces symétries quasi cristallines sont une source d'inspiration inépuisable pour l'art humain, comme le suggèrent les motifs déployés par exemple dans l'art musulman ou l'art nouveau.

Ces régularités mathématiques sont celles de la phyllotaxie (du grec *phyllo*, feuille, et *taxie*, ordre) c'est-à-dire de l'arrangement des feuilles (et par extension de tout élément botanique) le long des tiges d'une plante. Les mécanismes qui assurent l'autoorganisation de géométries aussi complexes ont longtemps laissé les scientifiques perplexes. Comment émergent ces motifs réguliers, des molécules jusqu'à la plante entière? Bref: comment les plantes font-elles des mathématiques?

Au-delà des implications en termes d'évolution (*voir l'encadré page 52*), depuis plus de deux siècles, des chercheurs allient mathématiques, physique, informatique et biologie pour répondre à ces questions, mais ces vingt dernières années, des avancées majeures ont été obtenues. Depuis une dizaine d'années, notamment, plusieurs équipes interdisciplinaires, dont la nôtre, ont mis au point des approches qui combinent les dernières avancées de la biologie moléculaire et des outils de modélisation pour mieux disséquer le fonctionnement de ce système complexe. Et l'on comprend de mieux en mieux les dessous biologiques des mathématiques végétales.

LE POUVOIR DU MERISTEME

Tout commence au bout des tiges, dans les petites zones des plantes où s'élabore la phyllotaxie: les méristèmes, des tissus spécialisés qui contiennent des cellules souches et produisent en permanence de nouveaux organes (*voir la photo page 55*). Dans cet espace réduit (plus petit qu'une tête d'épingle chez de nombreuses plantes), chaque nouvel organe se forme à un

Quand les plantes font des maths

Spirales croisées, arrangement régulier des feuilles le long des tiges, organisation des écailles de pommes de pin... Les végétaux fabriquent des géométries complexes où le nombre d'or apparaît souvent. On commence à comprendre la biologie de ces mathématiques végétales.

À QUOI ÇA SERT ?

Mais à quoi ça sert, demande-t-on souvent en biologie ? Dans le cadre de la théorie de l'évolution, elle se reformule plutôt ainsi : les phyllotaxies procurent-elles [illegible] mais il faut toutefois se méfier de la tendance spontanée de l'esprit humain à considérer tout élément biologique comme étant le fruit d'une sélection positive *ad hoc*.

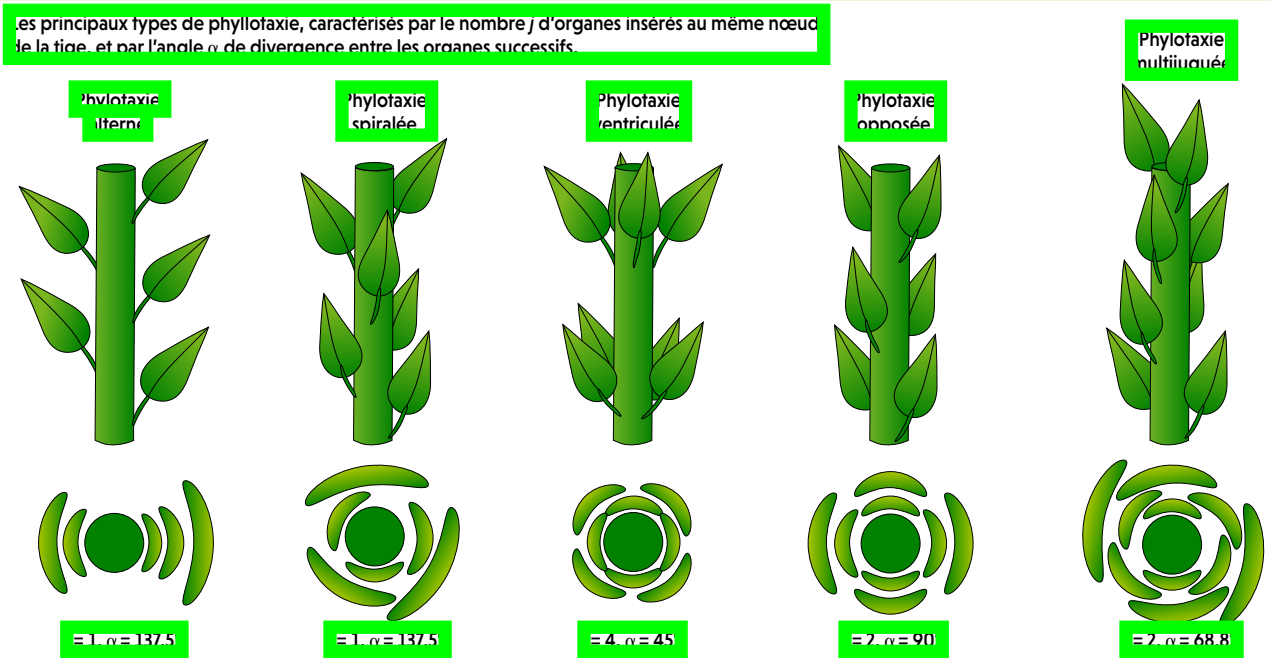
Le lieu commun selon lequel la phyllotaxie serait une adaptation permettant de capter au mieux la lumière, car elle minimiserait le recouvrement entre feuilles, ne résiste pas longtemps à l'analyse. D'abord, elle fait fi de la diversité des phyllotaxies existantes : beaucoup de plantes présentent une phyllotaxie avec des recouvrements importants et pourtant manifestement viable. De plus, la phyllotaxie ne détermine que l'insertion des feuilles sur la tige. Dans bien des cas, les feuilles se réorientent par des mouvements de croissance, de flexion ou de torsion mécanique dans la direction de la lumière.

Par ailleurs, toutes les plantes n'ont pas intérêt à maximiser leur exposition au soleil, en particulier dans les environnements arides. À notre connaissance, il n'a en outre pas été établi de corrélation entre le taux de recouvrement des phyllotaxies et le taux d'ensoleillement que les plantes subissent. Enfin, cet argument ignore la nature des structures impliquées. La phyllotaxie ne concerne pas que les feuilles, mais aussi beaucoup d'éléments botaniques, telles les écailles de pomme de pin, non photosynthétiques, pour qui la maximisation de l'éclairement n'est pas pertinente.

Hormis l'optimisation de la captation de la lumière, d'autres intérêts adaptatifs possibles ont été proposés. Par exemple, dès 1873, le médecin anglais Hubert Airy suggérait que le caractère compact de ces structures protégerait les jeunes organes des stress externes (températures, blessures, prédation…). Aussi intéressantes soient-elles, ces hypothèses posent un problème majeur : elles sont difficiles à tester expérimentalement, car il est difficile de comparer différentes phyllotaxies ou de les modifier expérimentalement sans que d'autres caractères de la plante ne changent. Sans compter que mesurer rigoureusement des avantages sélectifs n'est pas chose aisée.

Une alternative à ces hypothèses adaptationnistes serait que les motifs géométriques des phyllotaxies ne soient qu'une conséquence indirecte – et donc non objet de la sélection en tant que tel – de la façon dont les plantes se développent, véritable objet de la sélection. La façon dont les plantes fabriquent leurs organes explique beaucoup des propriétés géométriques des phyllotaxies. Mais cette explication n'exclut pas que ces propriétés émergentes ne puissent conférer un avantage sélectif particulier, qui *in fine* favoriserait la sélection des mécanismes contrôlant la formation des organes…

Les principaux types de phyllotaxie, caractérisés par le nombre *j* d'organes insérés au même nœud de la tige, et par l'angle α de divergence entre les organes successifs.



moment précis et à une place précise tout près du centre du méristème. La croissance continue de la tige et des organes dilate ensuite cet arrangement microscopique et produit les motifs phyllotaxiques visibles à l'œil nu. Cette phase d'allongement secondaire des organes n'apporte pas en général de changement critique dans leur disposition relative. La phyllotaxie est donc déterminée de façon très précoce, au moment même de l'apparition des organes dans le méristème. Comment alors le groupe de quelques cellules à l'origine du futur organe est-il déterminé au sein d'un tissu de quelques centaines de cellules ? Pour comprendre, observons d'abord l'organisation des motifs phyllotaxiques.

L'analyse quantitative de ces motifs géométriques a révélé des propriétés étonnantes. Il existe différentes phyllotaxies, que l'on classe en utilisant deux critères : le nombre d'éléments insérés sur un nœud, c'est-à-dire au même endroit de la tige et l'angle de divergence qui sépare deux éléments (ou groupes d'éléments) successifs. Quelques grands types sont ainsi définis (*voir l'encadré ci-dessus*).

Des études botaniques, certes non exhaustives, indiquent que les phyllotaxies spiralées sont les plus répandues. Et c'est leur étude qui a propagé un parfum d'ésotérisme sur la phyllotaxie. En effet, on distingue plusieurs spirales dans ces arrangements. La première relie les organes dans l'ordre où ils ont été produits dans le temps, du plus jeune au plus vieux, par exemple. Souvent peu visible, cette spirale génératrice s'enroule longitudinalement autour de la tige, feuille après feuille, comme les marches d'un escalier en colimaçon.

L'ANGLE D'OR DES PLANTES

Lorsque les structures restent compactes, comme dans une pomme de pin, la proximité visuelle des éléments voisins dessine d'autres spirales, bien visibles cette fois, les unes tournant dans un sens, les autres dans l'autre. Et si l'on compte le nombre de ces spirales, nommées parastiches, dans chaque sens, on trouve dans la grande majorité des plantes deux nombres qui ne doivent rien au hasard, comme le fit remarquer en 1831 le botaniste allemand Alexander Braun. Ce sont deux nombres consécutifs de la suite de Fibonacci. Ainsi, une pomme de pin fait en général apparaître 8 spirales dans un sens et 13 dans l'autre, une marguerite 21 spirales dans un sens et 34 dans l'autre, etc.

Identifiée et étudiée pour la première fois par Léonard de Pise (Leonardo Fibonacci) au XIIIe siècle, cette suite a de très nombreuses et remarquables propriétés mathématiques. En particulier, si l'on considère la suite constituée des rapports successifs entre deux termes consécutifs (1/1, 2/1, 3/2, 5/3, 8/5…), celle-ci converge et tend vers $(1+\sqrt{5})/2$, c'est-à-dire le nombre d'or Φ (égal à environ 1,618). Pendant des siècles, ce nombre a été considéré comme une proportion harmonieuse, voire divine, dans les traités d'architecture, de dessin et même de musique. Dans le contexte des plantes, ce nombre est en particulier dissimulé dans l'angle relativement constant que forment deux organes successifs dans une phyllotaxie spiralée: cet angle vaut en moyenne 137,5 degrés, soit l'«angle d'or» : si l'on multiplie 137,5 par le nombre d'or 1,618, on trouve un angle de 222,5 degrés, soit exactement son angle complémentaire (leur somme fait 360 degrés).

Réciproquement, on montre mathématiquement que si un motif est généré en créant périodiquement des organes séparés successivement par un angle voisin de l'angle d'or dans un mouvement concentrique, alors des spirales secondaires apparaissent (les parastiches), et les nombres de spirales dans chaque sens sont deux nombres consécutifs de la suite de Fibonacci.

La présence de l'angle d'or rend la question de la formation de la phyllotaxie plus intrigante encore… Comment des cellules dans un tissu (le méristème) déterminent-elles avec une telle précision le lieu où un nouvel organe se forme? Et pourquoi l'angle d'or apparaît-il si fréquemment dans la croissance des plantes?

Au cours des XIXe et XXe siècles, devant l'impossibilité d'observer expérimentalement ce qui se passe précisément à l'intérieur des méristèmes, trop petits et très bien protégés par la plante, les scientifiques ont imaginé des mécanismes qui pourraient rendre compte de l'autoorganisation des motifs phyllotaxiques et de leur diversité. À l'instar de la façon dont les astrologues prénewtoniens avaient construit différents modèles du mouvement des astres dans le ciel, les chercheurs ont donc spéculé sur les mécanismes biologiques sous-jacents en se servant d'observations et d'expérimentations macroscopiques.

Plusieurs observations, par exemple, indiquent que l'angle de divergence n'est pas déterminé de façon intrinsèque à la plante, génétiquement notamment. En effet, on constate régulièrement des phyllotaxies différentes au sein de la même espèce, qui ne semblent donc pas héritables génétiquement. Par exemple, on a observé chez quelques spécimens de tournesol des phyllotaxies spiralées avec un angle de divergence proche de 99,5 degrés au lieu du classique 137,5 degrés, et des nombres de parastiches se conformant à la suite de Lucas (une variante de la suite de Fibonacci).

Ces variants sont assez spontanés dans la nature. Il existe même des plantes ayant des phyllotaxies différentes entre branches (pourtant génétiquement identiques)! Chez certains végétaux, un même méristème change parfois de phyllotaxie au cours de sa vie. Ces observations ont reçu une confirmation de poids avec les expériences originales menées par les Britanniques Mary et Robert Snow dans les années 1930.

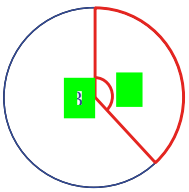
LE TOURNANT DE L'EPILOBE

Grâce à des manipulations microchirurgicales, ils perturbèrent le fonctionnement de méristèmes chez différentes plantes. Dans une de leurs expériences clés, ils incisèrent en deux le méristème au sommet des tiges d'un épilobe à grandes fleurs (*Epilobium hirsutum*), une plante dont les feuilles sont opposées. Les deux moitiés des méristèmes ont alors continué à fonctionner indépendamment, mais cette fois avec une phyllotaxie spiralée! Ce résultat indique bien que l'angle de divergence n'est pas déterminé chez une plante. Il suggère aussi qu'un même mécanisme produit les différentes phyllotaxies.

Ces expériences ont peu à peu conduit à l'hypothèse que ce sont les interactions entre organes et les conditions initiales (nombre et position des organes présents avant la formation d'un nouveau) qui sont responsables de la formation du motif. Un principe que l'on peut résumer avec cette règle simple: un organe se

ANGLE D'OR

En géométrie, il est défini comme le plus petit des deux angles complémentaires α et β tels que $\beta/\alpha = 2\pi/\beta$. Cette définition implique que $\beta/\alpha = \Phi$ (le nombre d'or) et que l'angle d'or $\alpha = 2\pi/\Phi^2$, soit environ 137,5°.



forme à la périphérie de la zone centrale du méristème au moment et à l'endroit où la croissance lui laisse une place suffisante.

Au cours de la seconde moitié du XX[e] siècle, divers chercheurs ont exploré le potentiel de ce principe autoorganisateur. De nombreux modèles ont ainsi été élaborés à l'échelle du tissu et des organes en formation. Ces travaux ont abouti à l'identification d'un principe élémentaire commun à tous les systèmes phyllotaxiques: les organes récemment créés à l'extrémité des tiges d'une plante inhibent la formation de nouveaux organes dans leur voisinage immédiat en diffusant autour d'eux un signal d'inhibition. La superposition de tous ces signaux crée un champ d'inhibition à la surface des méristèmes, qui détermine le moment et le lieu de croissance des nouveaux organes. C'est ainsi que, au début des années 1990, Yves Couder et Stéphane Douady, à l'École normale supérieure, à Paris, ont construit un modèle physique de la phyllotaxie.

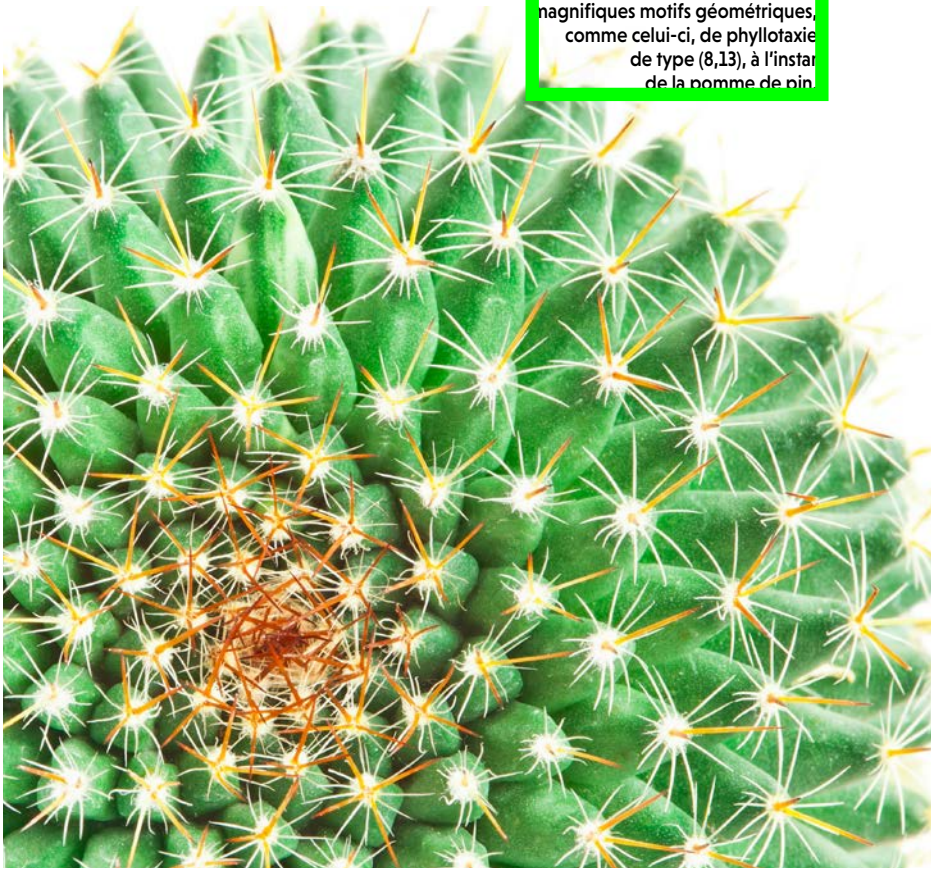
Les deux physiciens ont observé que des gouttelettes de fluide métallique placées dans un champ magnétique reproduisent, en se repoussant et en s'éloignant du centre, les grands types de phyllotaxie. Ils ont ensuite repris le principe de cette expérience dans un modèle mathématique avec l'objectif de synthétiser et unifier les efforts de modélisation précédents. Dans ce modèle, le méristème en croissance est considéré comme un système dynamique déterministe. Il confirme qu'il est possible de générer des angles de divergence d'une très grande précision sans qu'ils soient fixés à l'avance: l'angle entre deux organes consécutifs comme le temps qui les sépare sont des propriétés émergentes des mécanismes d'inhibition entre organes et de la croissance de la plante.

UN MODÈLE UNIQUE

Mais la plus grande force de ce modèle est sa puissance explicative: le même mécanisme permet de reproduire l'ensemble des phyllotaxies observées – les grands types (*voir l'encadré page 52*), ainsi que les motifs plus rares, les transitions naturelles entre phyllotaxies et même certaines expériences de perturbation comme celles de Mary et Robert Snow. Dans ce modèle, l'émergence du motif de phyllotaxie est contrôlée par la variation d'un paramètre géométrique unique, $\Gamma = d/R$, où d est la portée du champ inhibiteur émis par chaque organe et R le rayon de la zone centrale, où aucun organe ne peut se former (*voir la figure page ci-contre*).

Au début de la croissance d'un axe, le méristème est petit (donc R, qui varie avec la taille du méristème, est petit et G est grand). Imaginons que le premier organe crée dans l'espace du méristème un large champ d'inhibition. Le prochain organe a alors plus de chance d'apparaître à l'opposé du premier organe, c'est-à-dire à 180 degrés. Puis le méristème grossit (R augmente et Γ diminue). L'organe suivant, lui, ne pourra pas apparaître exactement à 180 degrés du dernier, car il subira encore une légère influence du premier organe si la croissance n'est pas trop rapide. Il apparaîtra alors à un angle un peu inférieur à 180 degrés, etc.

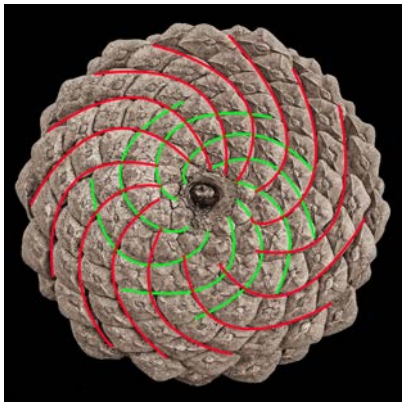
On montre que, à mesure que la croissance se poursuit et que le paramètre de contrôle G diminue, les organes suivants seront piégés entre des angles de type $2\pi(1-1/b)$, où b est un élément de la suite des ratios de Fibonacci.

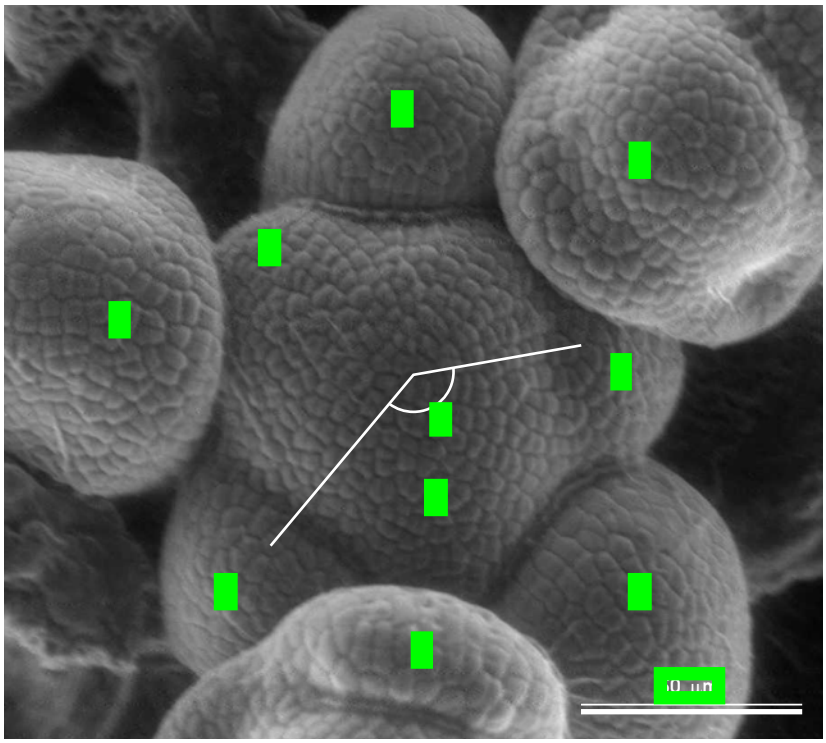


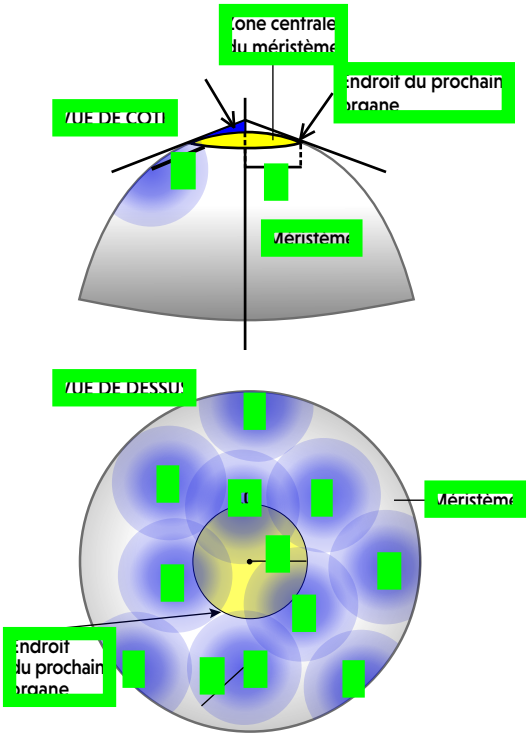
Les cactus arborent souvent de magnifiques motifs géométriques, comme celui-ci, de phyllotaxie de type (8,13), à l'instar de la pomme de pin.

Cette marguerite a une phyllotaxie spiralée de type (21, 34): ses fleurons dessinent vingt-et une parastiches dans un sens *(en vert)* et trente quatre dans l'autre *(en rouge)* – deux nombres consécutifs de la suite de Fibonacci.

Cette pomme de pin a une phyllotaxie spiralée de type (8, 13): ses écailles dessinent 8 parastiches dans un sens *(en vert)* et 13 dans l'autre *(en rouge)* – deux autres nombres consécutifs de la suite de Fibonacci.







Méristème, angle d'or et modélisation. Un méristème *(ci-dessus celui d'une arabette des dames)* est une niche de cellules souches qui, durant toute la vie de la plante, d'une part se renouvellent et, d'autre part, construisent ses organes. Dans une phyllotaxie spiralée, comme ici, l'angle δ entre deux organes vaut en moyenne 137,5 degrés, une valeur très proche de l'angle d'or. Un modèle où chaque nouvel organe (les numéros, du plus vieux au plus jeune) crée un champ inhibiteur de portée *d* autour de lui *(les disques violets)*, et où aucun organe ne peut se former dans un rayon R du centre fait émerger cet angle d'or. Chaque nouvel organe apparaît au bord de la zone centrale, là où la résultante des champs inhibiteurs est la plus faible.

Comme cette suite tend vers le nombre d'or Φ, l'angle de divergence tend vers $2\pi(1-1/\Phi)$, qui n'est autre que l'angle d'or. L'angle d'or apparaît donc chez les plantes du fait de la dynamique de croissance, qui tend à faire diminuer le paramètre de contrôle Γ, et des propriétés géométriques de la croissance des méristèmes, qui tendent à piéger l'angle de divergence entre des valeurs le conduisant peu à peu vers l'angle d'or.

À la fin du XX^{e} siècle, la communauté scientifique reconnaissait dans ce principe géométrique déterministe d'inhibition entre jeunes organes l'origine d'une grande partie des motifs phyllotaxiques, spiralés ou non, observés chez les plantes. En d'autres termes, les plantes ne font pas des maths à proprement parler: elles ne font qu'«empiler» les organes à mesure de leur formation, selon la formule de Stéphane Douady et Yves Couder. Leurs propriétés mathématiques ne sont que le fruit indirect, mais au combien étonnant et esthétique, de ce processus d'autoorganisation.

Le modèle géométrique déterministe de la phyllotaxie s'appuie sur des règles de base relativement simples: un centre qui ne peut pas produire d'organes, des organes qui inhibent la formation de nouveaux organes dans leur voisinage immédiat et un éloignement progressif du centre par rapport aux organes déjà créés. Mais cette simplicité est un défi pour les biologistes: comment les plantes mettent-elles en œuvre ces règles «simples»? Et en particulier, quelle est la nature des champs inhibiteurs prédits par ce modèle? Même si de nombreuses questions persistent, beaucoup de progrès ont été accomplis au cours des quinze dernières années, notamment en étudiant la formation des fleurs chez l'arabette des dames (*Arabidopsis thaliana*).

ACTIVATEUR OU INHIBITEUR

Paradoxalement, la quête d'un signal inhibiteur a d'abord commencé par la découverte... d'un activateur! En effet, en 2000, Cris Kuhlemeier, de l'université de Berne, en Suisse, et ses collègues démontrent que chez l'arabette et la tomate, une hormone végétale, l'auxine, et plus particulièrement son transport dans les tissus sont nécessaires à la formation de nouveaux organes. On sait depuis longtemps que cette hormone se déplace dans la plante de manière active grâce à des transporteurs membranaires. Cris Kuhlemeier et ses collègues ont montré que si l'on supprime ce transport actif, les fleurs ne se forment plus chez l'arabette. Mais si l'on applique localement de l'auxine sur une plante dont le transport est compromis, alors une fleur se remet à pousser!

Cette expérience clé suggère que le transport d'auxine entraîne une accumulation locale de cette hormone, laquelle est

nécessaire à la formation d'un organe. Mais qu'en est-il des champs inhibiteurs ? L'expérience des biologistes suisses fournit aussi une piste de réponse : pour empêcher la formation d'un organe à un endroit, il suffit peut-être d'empêcher l'auxine de s'y accumuler. Et si les fleurs en formation concentraient si bien l'auxine qu'elles en privaient les cellules de leur voisinage ?

Pour tester cette hypothèse dans des réseaux de cellules observées au microscope, plusieurs équipes dans le monde ont combiné études biologiques et modélisation informatique. En particulier, leurs résultats indiquent que la disposition du réseau des transporteurs membranaires d'auxine et sa dynamique sont compatibles avec les modèles où les fleurs en formation accumulent de l'auxine tout en privant leur voisinage de cette hormone. En outre, ils montrent que la zone centrale du méristème est insensible à l'auxine.

Tous ces phénomènes ont lieu dans l'épiderme, la couche cellulaire la plus externe de la plante. Pour se débarrasser rapidement de l'excès d'auxine, les jeunes organes en formation dissipent l'hormone accumulée dans les tissus internes, grâce à la construction précoce de leur système vasculaire. À mesure qu'elles grandissent, les fleurs se séparent du méristème et cessent d'entrer en compétition avec les plus jeunes pour l'auxine. Ce modèle moléculaire a depuis reçu des confirmations chez d'autres plantes évolutivement assez éloignées de l'arabette comme la tomate, le maïs ou l'orge.

Une seule molécule pour jouer le rôle d'activateur et d'inhibiteur : le mystère des champs inhibiteurs de la phyllotaxie est-il levé ? La réalité est plus complexe. D'abord, le mécanisme

LE CAS DES MOUSSES

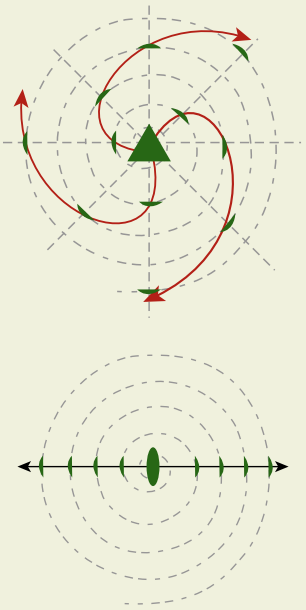
Et si on reposait le problème depuis le début ? Comme une enquête où l'objectif serait [illegible] –, mais le déroulement tout autre, car les plantes en question fonctionneraient différemment de celles dont nous avons parlé jusque-là. Ces plantes sont les mousses, un groupe de végétaux terrestres apparu il y a entre 340 et 440 millions d'années, soit bien plus ancien que celui des plantes à fleurs comme l'arabette, dont l'origine remonte à seulement 200 à 245 millions d'années. L'ancêtre commun de ces deux groupes ne présentait probablement pas de feuilles. Cet organe serait apparu indépendamment et aurait été maintenu au cours de l'évolution des deux groupes, sans doute parce qu'il représente une solution optimale à la captation de l'énergie lumineuse pour la photosynthèse. La ressemblance ne s'arrête pas là. Les mousses aussi disposent leurs feuilles de façon régulière autour d'une tige, à la différence près que le méristème qui les produit est constitué d'une seule cellule, contre des centaines pour les méristèmes des plantes à fleurs. À chaque fois que cette cellule se divise, l'une des deux cellules résultantes deviendra une feuille et l'autre se maintiendra comme méristème à la pointe de la tige. La disposition des feuilles serait donc principalement déterminée par la forme de la cellule méristématique et la position de son plan de division. Comme chez les plantes à fleurs, la production rythmique de feuilles conduira à une phyllotaxie très régulière pouvant être spiralée ou distique *(voir la figure)*.

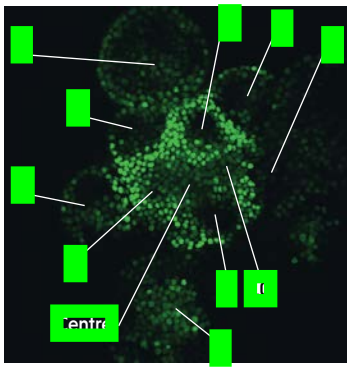
Champs inhibiteurs pour les plantes à fleurs contre forme et plan de division cellulaire pour les mousses, les mécanismes semblent donc très différents. Mais se pourrait-il quand même que les signaux moléculaires contrôlant la phyllotaxie chez les plantes à fleurs jouent un rôle chez les mousses ? Ce n'est pas impossible, car on trouve de l'auxine et des cytokinines chez ces plantes. Ayant un répertoire limité de molécules de signalisation, les plantes les recyclent constamment dans diverses combinaisons au cours de l'évolution. L'auxine est vraisemblablement présente dans le méristème des mousses et son export vers les feuilles par les transporteurs membranaires PIN, eux aussi détectés chez les mousses, est nécessaire pour son bon fonctionnement.

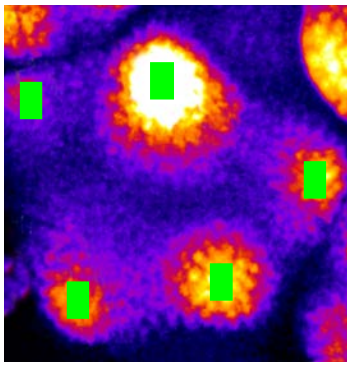
On a montré que l'accumulation d'auxine en l'absence des pompes PIN bloque la formation des feuilles, mais le rôle que joue ce processus sur la façon dont elles s'organisent autour de la tige reste inconnu. Les cytokinines, elles, régulent la prolifération cellulaire et l'amorce des tiges chez les mousses, mais là aussi leur rôle exact dans la phyllotaxie n'a pas encore été démontré. Beaucoup de pistes restent donc à explorer pour comprendre dans quelle mesure des plantes très éloignées évolutivement peuvent prendre une apparence similaire...

Yoan Coudert, université de Lyon, ENS de Lyon, UCB Lyon 1, CNRS, Inra, Inria

Chez les mousses, le méristème qui produit les feuilles est constitué d'une cellule unique. Selon sa forme et son plan de division, les feuilles construisent une phyllotaxie spiralée *(en haut)* ou distique *(en bas)*.







Les molécules de la phyllotaxie. Dans le méristème, plusieurs molécules influent sur le lieu et le moment où apparaît un organe : une hormone, l'auxine, s'accumule dans les organes en formation *(à gauche, en vert,)* grâce à des transporteurs, les pompes PIN, qui l'aident à franchir la membrane des cellules. Sans auxine, pas d'organe ! En accumulant l'hormone, celui-ci en prive son voisinage direct. Une autre protéine, AHP6, s'accumule elle aussi dans les lieux des futurs organes *(à droite)*. Tant qu'elle y est assez concentrée, elle inhibe l'activité d'une autre hormone, la cytokinine, ce qui retarde leur croissance. Ainsi, les organes poussent l'un après l'autre *(les numéros)*.

moléculaire qui permet aux transporteurs de s'orienter correctement dans les cellules pour accumuler ou dissiper l'auxine reste inconnu. Plusieurs hypothèses s'affrontent : les transporteurs s'orientent-ils vers la cellule qui est la plus concentrée en auxine ? Ou s'orientent-ils pour maximiser l'intensité des flux de cette hormone ? On sait donc que les champs inhibiteurs correspondent à des zones de faibles concentrations en auxine créées par les transporteurs, mais on ne sait pas encore quels mécanismes contrôlent les transporteurs !

UN SIGNAL MÉCANIQUE ?

Par ailleurs, le signal chimique fourni par l'auxine pourrait bien être secondé par un signal mécanique. En effet, entourées d'une paroi rigide, les cellules végétales sont mises sous pression par l'eau qu'elles emmagasinent. De plus, la forme des tissus engendre des tensions locales qui modifient le comportement de molécules du cytosquelette, de grands polymères qui contrôlent la mécanique et l'architecture des cellules. Et lorsque le tissu grandit et se déforme, les cellules et leur cytosquelette réagissent à ces tensions nouvelles en modifiant les propriétés des parois cellulaires (rigidité et direction de croissance), ce qui modifie en retour les forces mécaniques. Des champs mécaniques complexes émergent donc du tissu en croissance. Influent-ils sur le positionnement les nouveaux organes ? Un tel rôle direct n'a encore pas été démontré. En revanche, chez l'arabette, la mécanique semble intervenir de manière indirecte.

Tout d'abord, notre laboratoire a montré que les forces mécaniques influent sur l'orientation des transporteurs d'auxine. Ensuite, plusieurs équipes ont mis en évidence que l'accumulation locale d'auxine promeut la synthèse des composés de la paroi des cellules et la ramollit, tout en favorisant la croissance cellulaire. Tous ces événements sont probablement essentiels pour déclencher la croissance de la feuille ou fleur.

Deux signaux : est-ce suffisant cette fois ? L'une de nos découvertes récentes permet d'en douter. Car, à force de chercher, nous avons finalement trouvé un inhibiteur diffusant autour des organes en formation : il s'agit d'une petite molécule, nommée AHP6, qui, quand elle est suffisamment concentrée, inhibe l'activité d'une autre hormone végétale, la cytokinine (*voir la figure ci-dessus*). Étonnamment, le champ que produit AHP6 ne perturbe pas l'angle entre deux organes, mais impose un rythme régulier à la formation des organes : la formation de deux organes successifs est bien séparée dans le temps, ce qui conduit à un agencement plus régulier des fleurs le long des tiges.

L'image qui émerge est donc celle d'un champ inhibiteur à plusieurs composantes. La répartition d'auxine en est l'élément central, mais d'autres facteurs contribuent à la robustesse du motif. Pourquoi l'auxine n'est-elle pas la seule productrice du champ inhibiteur ? Cette question, encore sans réponse, est l'une des voies de recherche actuelles.

Enfin, la quête de la nature des champs inhibiteurs a quelque peu oblitéré d'autres éléments du modèle : quels facteurs assurent une croissance continue ? Pourquoi les organes ne peuvent-ils pas se former au centre du méristème, même si, comme nous l'avons démontré, l'auxine s'y accumule ? Qu'est-ce qui fait varier le paramètre de contrôle prédit par les modèles déterministes ? Est-ce juste la croissance de la plante comme supposé ou un autre mécanisme plus spécifique, encore inconnu ? Des éléments de réponse dispa-rates existent dans la littérature scientifique, mais leur intégration au sein d'un modèle moléculaire cohérent fait encore défaut.

LA PART DU HASARD

Il est aussi possible que les modèles déterministes soient insuffisants pour décrire les phyllotaxies. Une grande partie de la force d'un modèle scientifique réside dans son pouvoir explicatif, voire prédictif. Plus il reproduit d'observations réelles, plus on est en mesure de proposer des explications aux phénomènes observés en étudiant les paramètres et le fonctionnement du modèle. Or le modèle géométrique déterministe peine à reproduire certaines de nos observations. En effet, au fil de nos études de la phyllotaxie spiralée chez *Arabidopsis thaliana*, nous avons

ccumulé des mesures qui montrent des varia-ions dans le motif, des imperfections par rapport la séquence attendue. Notamment, l'angle de divergence s'écarte de l'angle d'or lorsqu'on le mesure le long des tiges. Toutefois, ces variations ne sont pas du bruit aléatoire : elles ont une struc-ure stéréotypée très frappante. Leur étude sta-istique et mathématique, couplée à l'observation de la formation des rganes en temps réel, nous indique qu'elles correspondent à des organes se ormant en même temps et dont l'ordre e trouve de temps en temps permuté e long de la tige.

Ces permutations sont relative-ment courantes chez *Arabidopsis tha-iana* et on les observe facilement dans a nature sur des plantes ayant, comme 'arabette, une tige allongée qui sépare es éléments botaniques. Or, bien que ossibles dans le cadre du modèle déterministe, les permutations obte-nues n'atteignent jamais ni l'intensité ni la complexité que l'on a mesurées.

Ces variations dessinent en filigrane es mécanismes à l'œuvre. Comment donc modifier les mécanismes du modèle déterministe pour corriger ses écarts à la réalité ? Dans ce modèle, le niveau local du champ inhibiteur déter-mine si un organe va se former. À chaque pas de emps et pour toute position sur le pourtour du disque central d'un méristème, l'ordinateur cal-cule si les champs des organes voisins inhibent la croissance d'un organe, selon qu'ils dépassent ou non un certain seuil. Il génère alors un organe dans chaque zone où ce seuil est dépassé. Pourtant, de plus en plus d'études indiquent que e déclenchement de la formation d'un organe n'est pas aussi déterministe. Nous avons donc élaboré un nouveau modèle qui reprend les aspects géométriques du précédent, mais dans equel ce déclenchement est probabiliste.

Un organe est produit selon une probabilité qui dépend du niveau d'inhibition (intensité et emps d'exposition) que les cellules perçoivent ocalement. L'introduction de cette nouvelle hypothèse dans le modèle permet de repro-duire de manière plus fidèle les permutations mesurées chez *Arabidopsis thaliana*. De plus, nous en avons dérivé de nouveaux paramètres de contrôle du système, reliés à des propriétés observables comme la géométrie de la phyllo-axie, le nombre de permutations ou l'intervalle de temps qui sépare la formation des organes.

Ce nouveau modèle stochastique nous a aussi permis de remonter à des propriétés encore non observables, comme la sensibilité des cellules aux champs inhibiteurs. En parti-culier, il suggère que la perception des signaux par les cellules est un facteur important à prendre en compte pour expliquer les motifs

COMMENT DES CELLULES DÉTERMINENT-ELLES AVEC PRÉCISION LE LIEU OÙ SE FORME UN ORGANE ?

BIBLIOGRAPHIE

Y. REFAHI *ET AL.*, A stochastic multicellular model identifies biological watermarks from disorders in self-organized patterns of phyllotaxis, *eLife*, vol. 5, article e14093, 2016.

C. GOLÉ *ET AL.*, Fibonacci or quasi-symmetric phyllotaxis. Part I: why?, *Acta Soc. Bot. Pol.*, vol. 85(4), article 3533, 2016.

F. BESNARD *ET AL.*, Cytokinin signalling inhibitory fields provide robustness to phyllotaxis, *Nature*, vol. 505, pp. 417-421, 2014.

G. BRUNOUD *ET AL.*, A novel sensor to map auxin response and distribution at high spatio-temporal resolution, *Nature*, vol. 482, pp. 103-106, 2012.

T. VERNOUX *ET AL.*, The auxin signalling network translates dynamic input into robust patterning at the shoot apex, *Mol. Syst. Biol.*, vol. 7, article 508, 2011.

le phyllotaxie. Surtout, comme tout modèle, il offre un cadre pour proposer de nouvelles expériences et tester sa validité.

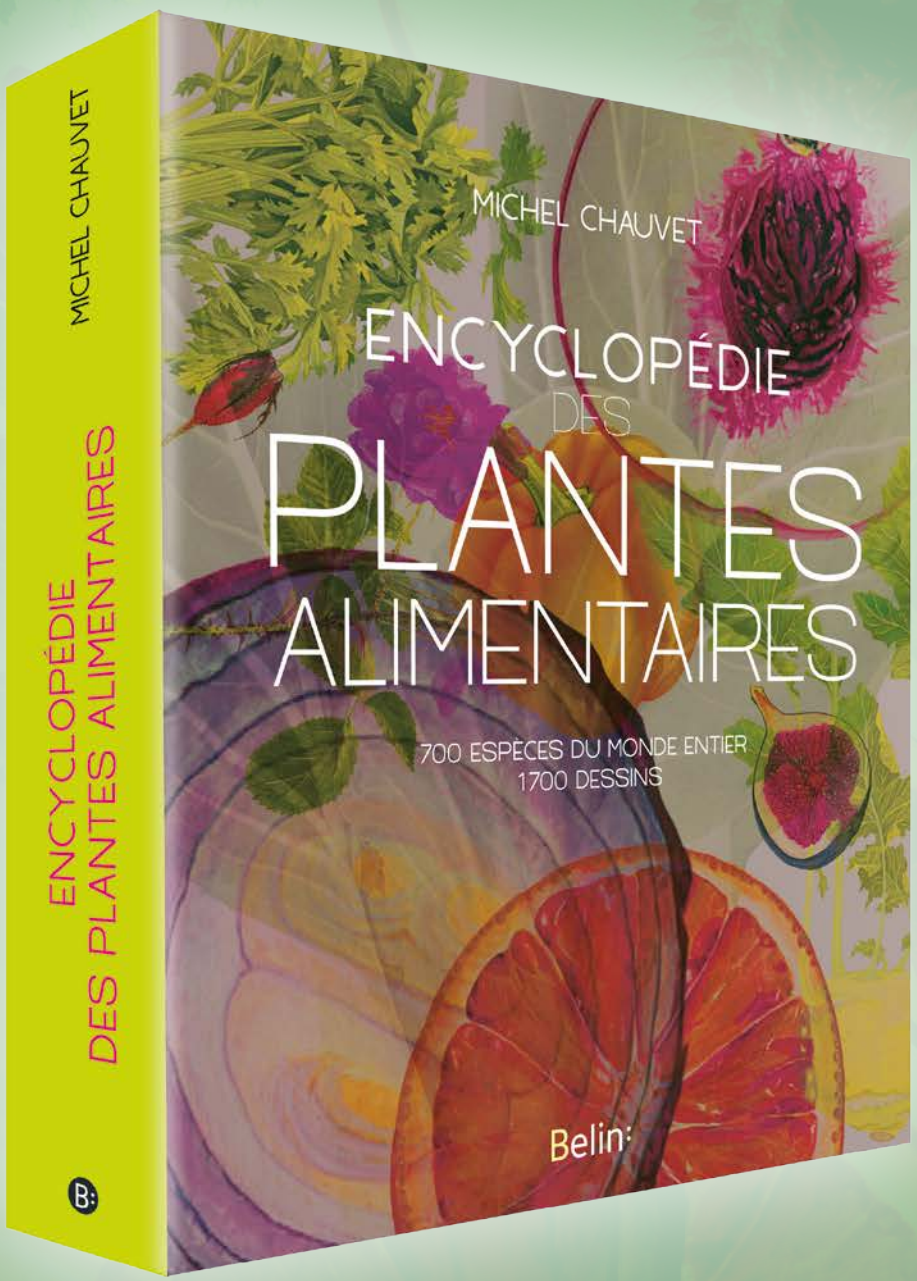
LES DÉFIS DES BIOLOGISTES

Tester un modèle n'est cependant pas une chose aisée, encore faut-il disposer des outils adéquats pour réaliser les expériences suggérées. Un premier défi consiste aujourd'hui à mesurer de façon précise et rapide plusieurs paramètres macroscopiques de l'architecture des plantes. Que ce soit pour étayer statistiquement les résultats ou pour distinguer les effets de différents gènes, la génétique nécessite souvent de mesurer de nombreuses plantes. Pourtant, l'étude de grosses cohortes n'est pas encore envisageable pour mesurer des paramètres comme l'angle de divergence, le nombre de permutations, la taille des tiges, le temps qui sépare la formation de deux organes, etc. Des procédures d'automatisation de ces mesures sont en développement, mais elles sont indispensables pour réaliser ce saut du qualitatif au quantitatif dans l'étude de la phyllotaxie.

Le deuxième défi est de relier quantitativement les paramètres de contrôle parfois assez abstraits définis dans les modèles à des données moléculaires ou cellulaires mesurables expérimentalement. Quelle est la taille d'un champ inhibiteur ? Quelle est celle de la zone centrale où aucun organe ne peut se former ? La difficulté provient cette fois du fait que ces paramètres ne sont pas nécessairement morphologiques, donc accessibles par la simple observation, mais fonctionnels. Il est donc nécessaire de connaître un minimum d'informations sur les bases moléculaires de ces fonctions pour en suivre la trace.

Par exemple, si les champs inhibiteurs correspondent aux concentrations d'auxine dans le méristème, il suffirait de suivre celles-ci au cours du temps pour déduire la dynamique des champs. Or jusque très récemment, il n'existait pas de moyen de mesurer quantitativement les niveaux d'hormones dans le méristème avec une sensibilité suffisante, à la résolution cellulaire. Mais en 2012, notre équipe a levé cet obstacle en élaborant un nouveau biocapteur, une protéine fluorescente sensible à la concentration d'auxine qui indique les concentrations d'auxine que les cellules perçoivent. En couplant ce biocapteur d'auxine avec d'autres marqueurs de l'activité et de la différenciation des cellules, il devient possible de suivre la dynamique spatio-temporelle de la distribution des signaux et de l'autoorganisation du méristème. On pourra alors suivre en direct l'apparition des motifs des pommes de pin, des tournesols… ■

Quelles sont ces plantes que nous mangeons ?



Belin
ÉDITEUR

www.belin-editeur.com

DES ARBRES DE COLLECTION

Avec plus de 2 500 espèces venues du monde entier, l'Arboretum de Versailles-Chèvreloup, à la lisière du hameau de la Reine, est un musée de l'arbre vivant. Et un régal pour les yeux !

UN NUAGE DE POLLEN

Les cônes mâles d'un épicéa *Picea retroflexa*, endémique de Chine, libèrent au vent leur pollen

UNE AQUARELLE DE MARIE LAURENCIN

À l'automne, le feuillage du copalme d'Amérique *Liquidambar styraciflua*, se pare de mille couleurs, qui persistent longtemps.

LE DÉSESPOIR DES SINGES

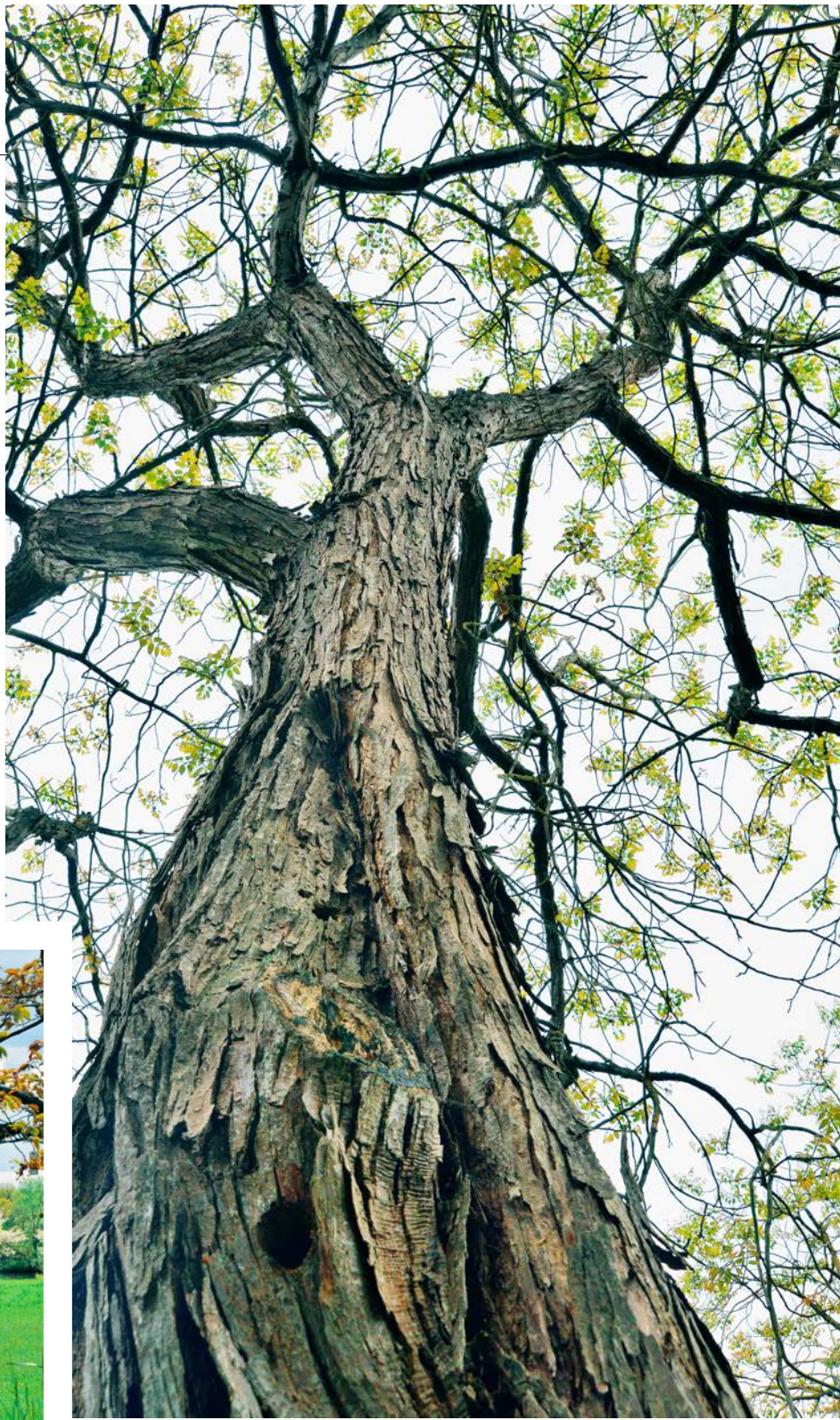
Les feuilles de l'araucaria du Chili *Araucaria araucana* forment des écailles coriaces disposées en spirale le long des branches. Cette anatomie lui a valu le surnom de « désespoir des singes » : il n'y a pourtant aucun singe dans les régions andines d'où cet arbre est originaire !

SI LOIN CYPRÈS

Un groupe de trois pins sylvestres à l'écorce rousse se détachent sur fond d'une collection de cyprès de Provence.

TARDIFS BOURGEONS...

Chez l'acajou de Chine *Toona sinensis*, le débourrement (l'ouverture des bourgeons) a lieu en mai, bien après celui de la plupart des espèces. Avec le temps, le tronc de cet arbre se crevasse et l'écorce part en lambeaux.



LE TEMPS DES CERISES

La prairie des cerisiers japonais explose de couleurs au printemps. Les Japonais de la région peuvent y célébrer l'ancienne tradition du *hanami* (« regarder les fleurs »).

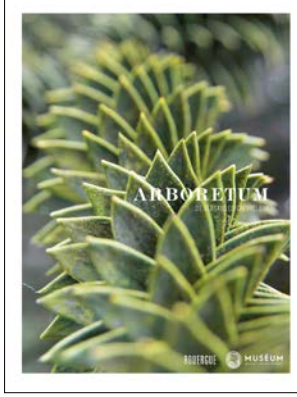
LE PLEUREUR CRISPÉ

Certains cultivars du saule pleureur, ou saule de Babylone *Salix Babylonica*, un arbre originaire de Chine, ont des feuilles crispées, c'est-à-dire enroulées.

RÉSINE OU GIVRE ?

Les cônes de l'épicéa d'Orient *Picea orientalis* (originaire des montagnes à l'est de la mer Noire) exsudent une résine blanchâtre qui évoque un voile de givre. On suppose que cette substance joue un rôle dans la protection de la plante contre les parasites.

F. Achille et S. Gerbault, *Arboretum de Versailles-Chèvreloup*, Éditions du Rouergue et MNHN, 2017



L'ÉRABLE À PEAU DE SERPENT

L'écorce d'*Acer capillipes*, endémique du centre du Japon, est ornée de zébrures vert clair et jaune qui se détachent d'un fond plus foncé.

L'ESSENTIEL

- Les plantes, autotrophes et sessiles, se distinguent des animaux, hétérotrophes et mobiles.
- Dans les interactions entre plantes et animaux, les signaux émis par une plante peuvent être «honnêtes» et bénéfiques à l'animal, ou «malhonnêtes» quand la plante le «trompe».
- Grâce à ces signaux, les plantes utilisent, et parfois exploitent les animaux pour se protéger, se nourrir, se reproduire...
- Plus encore, par ces interactions, les plantes, sessiles, peuvent accéder par procuration à certaines formes de mobilité.

L'AUTEUR

BRUNO CORBARA est enseignant-chercheur à l'université Clermont-Auvergne, à Clermont-Ferrand.

Les reines de la manipulation

Dans les interactions multiples qu'entretiennent végétaux et animaux, certaines plantes émettent des signaux qui piègent les animaux afin de les exploiter, parfois à leur détriment.

Connaissez-vous l'arbre à adultère? Il s'agit de *Barteria fistulosa*, un petit arbre d'Afrique centrale dont les branches, très renflées et creuses, hébergent *Tetraponera aethiops*. Cette grosse fourmi d'environ un centième de longueur, à la piqûre redoutable, est très agressive: tout contact avec l'arbre déclenche immédiatement un assaut des insectes. Dès qu'un intrus s'approche à quelques dizaines de centimètres, elles se laissent tomber du haut des feuilles, les mandibules ouvertes, prêtes à en découdre. Les populations locales connaissent depuis longtemps ces insectes: elles punissaient les femmes adultères en les attachant au tronc de l'arbre...

Cette histoire est un des nombreux cas où les plantes profitent de bienfaits, ici une protection, procurés par le monde animal. Ces liens sont de toute nature et parfois renversent les idées que l'on peut se faire sur une prétendue supériorité de l'animal sur le végétal: dans bien des situations, des plantes communiquent avec les animaux pour les «tromper» ou les «manipuler». Plantons le décor.

Les êtres vivants interagissent constamment, de façon positive dans le cas d'un mutualisme, ou négative quand l'un des protagonistes y perd. Ces liens peuvent être lâches ou étroits selon les espèces en présence. Ces interactions peuvent concerner des êtres

L'orchidée *Ophrys apifera*, par son aspect et son odeur, attire des abeilles mâles qui pensent avoir à faire à une femelle...

proches sur le plan de leur histoire évolutive, ou « fort éloignés les uns les autres dans l'échelle de la nature », ainsi que l'écrivait Charles Darwin à propos des plantes et des animaux. Si les interactions entre ces deux groupes d'organismes n'illustrent qu'une petite partie des interdépendances du vivant (les plus importantes mettent en scène des microorganismes), ce sont sans doute les plus étudiées. Ce sont aussi celles qui nous sont les plus familières surtout lorsqu'elles concernent les plantes à fleurs (les Angiospermes) et les animaux pluricellulaires (les Métazoaires), les seuls acteurs qui nous intéresseront ici.

Sur le plan phylogénétique, plantes et animaux sont séparés depuis plus d'un milliard et demi d'années, soit bien avant l'apparition de leurs premiers ancêtres pluricellulaires respectifs. Sur le plan fonctionnel, les deux lignées se distinguent fondamentalement par le fait que les plantes sont autotrophes pour le carbone et les animaux hétérotrophes. En effet, grâce à la photosynthèse, les plantes produisent les bases des molécules carbonées du vivant, en utilisant l'eau du sol et le dioxyde de carbone (CO_2) de l'atmosphère. Pour se nourrir, les animaux dépendent en revanche entièrement des plantes, soit directement chez les herbivores, soit indirectement, *via* d'autres animaux par exemple chez les carnivores.

Ainsi, la relation fondamentale qui associe plantes et animaux est l'herbivorie. Dans les écosystèmes, cette interaction trophique oppose (et relie) producteurs chlorophylliens et consommateurs. À l'échelle de notre planète, il s'agit d'une des interactions majeures en termes de flux de matière et d'énergie.

Les plantes sont par ailleurs sessiles, à savoir incapables de se déplacer, sinon par des mécanismes lents de croissance et de production de tissus. Elles doivent donc capter, avec leurs feuilles et leurs racines, toutes les ressources dont elles ont besoin sur place, là où elles demeurent « plantées ». *A contrario*, la plupart des animaux sont capables de se déplacer, leur mobilité leur permettant notamment d'accéder plus aisément à des ressources alimentaires végétales ou animales souvent dispersées.

La double opposition, autotrophe *versus* hétérotrophe et sessile *versus* mobile, qui caractérise plantes et animaux, implique des différences très marquées sur tous les aspects de leurs vies respectives. Ainsi, grâce à des organes des sens (pour détecter la menace), des muscles (pour se déplacer) et un système nerveux (pour traiter l'information et actionner les muscles), beaucoup d'animaux peuvent fuir des prédateurs pour leur échapper.

Dans la même situation, les plantes, immobiles, utilisent de nombreux systèmes de défense fixes : les épines, les substances toxiques… Le mode de défense le plus élémentaire d'une plante consiste d'ailleurs en ce qu'elle peut être consommée en très grande partie sans craindre pour sa survie. C'est impossible pour la plupart des animaux dont l'intégrité est indispensable.

L'opposition entre, d'une part, plantes autotrophes et sessiles et, d'autre part, animaux hétérotrophes et mobiles est sans doute la clé des complémentarités écologiques et fonctionnelles qui ont grandement orienté leurs processus coévolutifs. Il en découle la foisonnante diversité de leurs interactions.

L'« HONNÊTETÉ » DES PLANTES

Une plante apparaît plus active que ne le laissent supposer son immobilité et son absence de vrais comportements quand, par les signaux qu'elle produit, elle communique avec un animal ou une autre plante. C'est ainsi que les végétaux peuvent parfois pallier les inconvénients liés à leur statut d'organismes sessiles en sollicitant, à l'aide de signaux appropriés, certains animaux, que ce soit à l'avantage ou au détriment de ces derniers.

Les scientifiques eux-mêmes ne s'accordent pas sur une définition consensuelle de la communication. Celle que je privilégierai, fonctionnelle et évolutive, stipule que tous les êtres vivants sont capables d'émettre des signaux et d'en percevoir et que, potentiellement, ils peuvent donc communiquer. Il y a communication lorsqu'un émetteur produit un signal qui modifie le comportement, au sens large, d'un récepteur, cette réponse bénéficiant à l'émetteur. Dans certaines situations, la réponse du récepteur aura des conséquences positives pour lui-même, le

AVEC SES LONGS POILS, LE CARTHAME LAINEUX SEMBLE RECOUVERT D'UNE TOILE D'ARAIGNÉE TRÈS DENSE, PROPRE À DISSUADER DES INSECTES

plus souvent une récompense: le signal est alors «honnête». Mais ce n'est pas toujours le cas.

Les substances ou les couleurs qu'émettent les feuilles d'un arbre peuvent attirer des insectes folivores. La réponse des insectes à ces stimuli ayant des conséquences défavorables à la plante, par définition, il ne s'agit pas de communication. *A priori*, la sélection naturelle n'a pas favorisé chez la plante des tels caractères qui attirent des insectes nuisibles réduisant ses chances de survie. En revanche, les aptitudes sensorielles des insectes à localiser une plante ont pu améliorées par la sélection naturelle.

Pourtant, dans de nombreux cas, une plante communique sa présence à des herbivores. Par exemple, lorsqu'ils sont attirés olfactivement ou visuellement par une structure reproductrice (une fleur, un fruit…) sur laquelle ils trouvent des liquides ou des tissus nutritifs. Ces aliments sont alors une récompense reçue en échange d'un service rendu à la plante: le transport de pollen ou de graines. Il y a bien relation trophique (une interaction animal-plante négative), mais elle est intimement associée à une interaction d'une tout autre nature, positive cette fois, respectivement, la pollinisation ou la dissémination.

Dans le cadre des relations trophiques, il existe un cas très particulier où une plante peut communiquer sa présence à un animal: c'est lorsque le rapport entre les deux protagonistes est «inversé» au bénéfice de la plante. Dans cette situation d'importance écologique très marginale par rapport à l'herbivorie, c'est la plante, carnivore, qui consomme l'animal.

Pour croître, les végétaux ont besoin d'éléments comme l'azote qu'ils absorbent généralement par les racines. Les plantes carnivores, inféodées à des sols souvent très pauvres en azote, se le procurent en capturant des proies. Dotées de feuilles normales, elles sont aussi pourvues de structures spécialisées, formées à partir de feuilles modifiées: des pièges actifs qui se referment chez la dionée ou les droséras, des urnes contenant un liquide digestif chez les sarracénies ou les népenthès.

Dans de nombreux cas, ces pièges diffusent des signaux chimiques ou visuels qui leurrent certains arthropodes. Ainsi chez *Nepenthes rafflesiana*, une liane du Brunei, les urnes situées le plus haut dans la canopée émettent des odeurs similaires à celles produites par des fleurs. C'est toute une guilde d'insectes normalement pollinivores ou nectarivores qui peuvent ainsi être trompés et digérés dans le liquide des urnes-pièges.

De même, une étude récente a montré que la dionée, des népenthès et des sarracénies produisent, à divers niveaux de leurs pièges, d'étonnants motifs bleus fluorescents, visibles par les insectes et sans doute aussi attractifs.

ATTENTION DANGER… OU PAS

Soumises en permanence à l'action des herbivores, qu'il s'agisse de vertébrés ou d'arthropodes, les plantes sont pourvues de moyens de défense «autonomes», qu'il s'agisse de structures anatomiques répulsives ou dissuasives (épines, poils…) ou de substances toxiques. De nombreux animaux dangereux, à la peau toxique comme des grenouilles dendrobates, ou venimeux comme des serpents, se signalent par des couleurs vives; on parle de signaux aposématiques. Selon certains, les plantes pourraient aussi émettre des signaux visuels informant «honnêtement» de leur dangerosité: c'est ainsi qu'ils interprètent les zébrures blanches des feuilles épineuses du chardon-marie, *Silybum marianum*, les couleurs contrastées des épines de certains cactus et celles de fruits toxiques.

Chez les animaux, une autre façon de se défendre consiste, chez une espèce inoffensive, à se faire passer pour dangereuse: de fait, de nombreux insectes arborent la livrée rayée jaune et noire de guêpes agressives. Ce mimétisme, où le signal est cette fois «malhonnête», limite les risques de prédation, tout en faisant l'économie de la production de venins toxiques. Un mécanisme similaire pourrait exister chez des plantes qui produisent en abondance des poils (des trichomes) très longs ressemblant à de la soie d'araignée. Ainsi, le carthame laineux, *Carthamus lanatus*, semble recouvert d'une

Le haricot *Phaseolus lunatus* se défend de l'acarien suceur de sève *Tetranychus urticae* en appelant à l'aide, grâce à des composés organiques, *Phytoseiulus persimilis*, un autre acarien prédateur du précédent.

toile d'araignée très dense, propre à dissuader les insectes herbivores.

Si les plantes sont à même de se prémunir de façon autonome contre les herbivores, de nombreux travaux ont montré que leur défense peut aussi reposer sur une «alliance» avec des animaux, qu'il s'agisse de prédateurs ou de parasites. Les végétaux sont en effet capables d'émettre des signaux qui attirent de tels défenseurs. Dans certaines circonstances, elles savent aussi les retenir sur le très long terme en les «récompensant» avec de la nourriture, voir un logement.

DÉFENSE PAR PROCURATION

Lorsqu'elle est attaquée par un herbivore au niveau d'une feuille, une plante active d'abord des défenses internes, par exemple la production de tanins qui rendent les feuilles moins digestes et attractives. Elle peut aussi émettre des composés organiques volatils (COV) qui, en se diffusant dans l'air, informent les parties éloignées de la même plante, voir d'autres plantes: celles-ci peuvent donc anticiper leur réponse antiherbivore. Mais, surtout, les COV peuvent attirer des animaux «au secours» de l'herbivore.

Ainsi, lorsque ses feuilles sont attaquées par l'acarien suceur de sève *Tetranychus urticae*, le haricot *Phaseolus lunatus* émet des COV qui font venir *Phytoseiulus persimilis*, un autre acarien prédateur du premier. De même, on a montré récemment que les feuilles d'un pommier attaquées par des chenilles émettent des COV attractifs pour les mésanges charbonnières, *Parus major*. Or, ces passereaux sont des prédateurs de chenilles.

La communication interplantes n'est pas le seul processus qui permet de prévenir une attaque d'herbivores. La galéruque de l'orme, *Xanthogaleruca luteola*, est un ravageur de l'orme champêtre, *Ulmus minor*. La simple présence d'une ponte de cette chrysomèle sur une feuille d'orme déclenche, sans que les tissus foliaires ne soient endommagés, la production de COV. Ceci peut provoquer la venue d'une guêpe parasitoïde spécifique, *Oomyzus gallerucae*, qui pond ses œufs dans ceux de la galéruque, ses jeunes larves éliminant ainsi le risque d'herbivorie.

De nombreux arbres des forêts tropicales sont protégés de l'action des insectes herbivores par des fourmis arboricoles dont le régime alimentaire inclut à la fois des substances d'origine végétale et des proies et qui patrouillent leur feuillage en permanence. La présence des fourmis sur l'intégralité de la plante est encouragée par celle d'organes produisant du nectar (des nectaires extrafloraux) situés sur toutes les feuilles.

D'autres plantes tropicales, souvent des arbres ou arbustes, dites myrmécophytes, ont des relations encore plus étroites, mutualistes, avec des fourmis; c'est le cas des fourmis des arbres à adultères. Une espèce de myrmécophyte n'est en général associée qu'à une ou quelques rares espèces de fourmis à plantes. L'arbre récompense «ses» fourmis qui lui assurent une protection contre les herbivores non seulement avec du nectar, mais aussi avec des «corps nourriciers», produits par des structures spécifiques. En outre, les myrmécophytes se caractérisent par le fait qu'ils procurent un logement aux fourmis dans des structures préformées, des domaties.

Chez le myrmécophyte de sous-bois *Hirtella physophora*, associé en Guyane française à la fourmi *Allomerus decemarticulatus*, les jeunes reines récemment fécondées, fondatrices de nouvelles sociétés, sont attirées spécifiquement par les COV émis par une jeune plante. Ainsi, un jeune myrmécophyte émet des composés qui attirent quelques individus et s'assure de la présence d'une société de fourmi protectrice pour les années. De plus, très souvent, les fourmis à plante, *via* leurs excréments et déchets, fournissent des nutriments (en particulier de l'azote) à la plante. Une nouvelle version de relation trophique inversée entre plantes et animaux.

Les plantes à fleurs sont également capables par le biais de signaux adéquats de faire venir à elles des animaux qui vont les aider à se reproduire. Pour un Angiosperme, la reproduction passe par le transport du pollen d'une fleur mâle jusqu'au pistil d'une fleur femelle. Chez la grande majorité des plantes à fleur, ce transport est assuré par des animaux pollinisateurs. Au-delà de leurs parties strictement reproductrices, les fleurs sont des structures qui ont aussi pour fonction d'attirer les pollinisateurs par des signaux visuels et olfactifs, et de les retenir suffisamment longtemps, grâce à des récompenses alimentaires, tel du nectar. Dans ce scénario type, les signaux émis par la fleur sont honnêtes.

Mais les fleurs de certaines plantes sont exclusivement fécondées par des pollinisateurs leurrés par des signaux particuliers. Les exemples les plus spectaculaires de tromperie se rencontrent chez les orchidées.

DES ORCHIDÉES LEURRES

Chez les orchidées, où le pollen est disposé sous forme de petites massues nommées pollinies, les fleurs de certaines espèces produisent des signaux originaux qui attirent un pollinisateur bien spécifique, sans le récompenser. Ainsi chez l'Ophrys abeille, *Ophrys apifera*, la pollinisation est assurée notamment par des mâles de l'abeille solitaire, *Eucera longicornis*. La fleur, dont la morphologie ressemble au corps d'une abeille (*voir la photo page 67*), émet une odeur proche de celle de la femelle du pollinisateur.

En réponse à ces signaux visuels et olfactifs, les mâles d'*Eucera* viennent au niveau de la fleur, «copulent» avec elle et, à cette occasion, posent leur tête au contact d'une pollinie qu'ils transporteront et déposeront sur une autre fleur lors d'une nouvelle pseudocopulation.

Chez l'Epipactis à feuilles de vérâtre, *Epipactis veratrifolia*, la fleur émet une odeur

L'arbre *Barteria fistulosa* (*à droite*) héberge des fourmis *Tetraponera aethiops* (*à gauche, à l'intérieur d'une domatie*), qui le défendent avec ardeur. En Afrique centrale, les femmes adultères étaient attachées à l'arbre et subissaient les assauts des insectes.

le pucerons et attire plusieurs espèces de syrphes prédateurs de ces insectes qui la pollinisent. Sur le même principe, la fleur de *Dendrobium sinense*, endémique de l'île de Hainan, en Chine, mime l'apparence et les phéromones d'alarme de l'abeille mellifère: le petit frelon prédateur d'abeilles *Vespa bicolor*, trompé, assurera la pollinisation.

Une fois la pollinisation réalisée et les ovules fécondés, les fleurs se transforment en fruits renfermant des graines. La dispersion des graines à distance de leur plante mère est un autre problème chez les végétaux et la solution passe très souvent par la zoochorie: le transport par les animaux. Chez les Angiospermes, la diversité des fruits est comparable à celle des fleurs et bien souvent ceux-ci émettent également des signaux visuels et olfactifs attractifs. Un des scénarios les plus courants est celui de l'endozoochorie: l'animal, par exemple un singe hurleur, attiré par l'odeur d'un fruit mûr le cueille, le mange en entier et rejette les graines dans ses excréments à plusieurs dizaines de mètres de là.

Parfois les graines sont elles-mêmes attractives. Chez de nombreuses plantes herbacées, telle la violette odorante, *Viola odorata*, elles sont pourvues d'un appendice, un élaïosome, très attirant pour les fourmis. Comme l'indique l'étymologie du mot (*elaios*, huile, et *soma*, corps), les élaïosomes sont souvent riches en composés lipidiques. Les fourmis qui récoltent les graines à la source les transportent jusqu'à leur nid, y consomment les élaïosomes puis rejettent les graines à l'extérieur. Mais certaines plantes produisent des graines à faux élaïosomes qui ne fournissent aucune récompense aux fourmis. Ces élaïosomes factices que l'on rencontre sur les graines d'anémone sylvie, *Anemone nemorosa*, et d'ail des ours, *Allium ursinum*, sont des structures annexes beaucoup plus discrètes et moins coûteuses à produire pour la plante que les vrais élaïosomes. Ils sont néanmoins attractifs en raison de composés chimiques similaires à ceux que l'on trouve à la surface de ces derniers.

AU SERVICE DE LA PLANTE

Au-delà de cette interaction trophique négative qu'est l'herbivorie, qui les oppose et les relie au sein des écosystèmes terrestres, plantes et animaux entretiennent des relations positives où leurs fonctions sont complémentaires. Lors de ces interactions, lorsque la plante communique avec l'animal, le message transmis reste excessivement simple. Si à de rares occasions le signal vis-à-vis de l'animal est répulsif (aposématisme, mimétisme agressif), il s'agit la plupart du temps d'un «appel» à l'animal. C'est grâce cette proximité entre les deux protagonistes, parfois entretenue (quand le signal est honnête) par des récompenses disponibles sur place, que l'animal pourra rendre un service à la plante. En d'autres termes, lorsqu'une plante communique avec un animal, elle requiert avant tout de ce dernier ce qui lui manque fondamentalement: la capacité de se déplacer. ■

BIBLIOGRAPHIE

K. YAMAZAKI et S. LEV-YADUN, Dense white trichome production by plants as possible mimicry of arthropod silk or fungal hyphae that deter herbivory, *Journal of Theoretical Biology*, vol. 364, pp. 1-6, 2015.

J. BRODMANN *ET COLL.*, Orchid mimics honey bee alarm pheromone in order to attract hornets for pollination, *Current Biology*, vol. 19, pp. 1368-1372, 2010.

M. PFEIFFER *ET COLL.*, Myrmecochorous plants use chemical mimicry to cheat seed-dispersing ants, *Functional Ecology*, vol. 24, pp. 545-555, 2010.

J. GRANGIER *ET COLL.*, Mechanisms driving the specificity of a myrmecophyte-ant association. *Biological Journal of the Linnean Society*, vol. 97, pp. 90-97, 2009.

M. HILKER et T. MEINERS, Early herbivore alert: insect eggs induce plant defense, *Journal of Chemical Ecology*, vol. 32, pp. 1379-1397, 2006.

L'ESSENTIEL

- Chez les plantes à fleurs, le modèle de sexualité fondé sur des plants mâles et des plants femelles est rare.
- On trouve plutôt une large diversité de modèles, où l'hermaphrodisme est fréquent et l'autofécondation une solution souvent retenue.
- Pour comprendre l'apparition et le maintien de cette pluralité des sexes, on doit se tourner vers la théorie du gène égoïste.
- Elle révèle que la clé est la transmission des gènes d'une génération à l'autre.

L'AUTEUR

PIERRE-OLIVIER CHEPTOU
Directeur de recherche (CNRS) au Centre d'écologie fonctionnelle et évolutive à Montpellier

La très riche sexualité des plantes

Le schéma mâle et femelle des humains est d'une simplicité confondante à côté de la diversité des modes de reproduction des plantes à fleurs. Elle ne se comprend qu'à l'aune de la théorie du gène égoïste.

Chez le thym, on trouve des plants femelles et des plants hermaphrodites. Est-ce viable ?

Dans le jardin, les fleurs de thym éclosent en de multiples corolles délicates, d'un léger violet. Elles embaument et donnent des airs de Provence à n'importe quel parterre. Derrière cet air fragile, se cache une étrange sexualité : certains plants sont femelles, d'autres sont hermaphrodites. Cet exemple est loin d'être isolé.

Comme l'a décrit Darwin, on peut trouver chez les plantes à peu près toutes les situations : combinez les organes mâles et femelles de différentes manières, au sein des fleurs, entre fleurs, entre individus et il y a toutes les chances que cette situation existe dans la nature !

Comment expliquer cette pluralité des systèmes de reproduction chez les plantes à fleurs ? Pour répondre, les biologistes de l'évolution sont amenés à étudier les forces évolutives qui ont façonné les systèmes de reproduction et à manier des concepts clés tels que la théorie du gène égoïste selon laquelle le gène se répliquant en plus grand nombre impose sa fonction dans la population et de ce fait conditionne l'évolution. Mieux, ils peuvent voir ces forces à l'œuvre tant la sexualité des plantes peut évoluer rapidement selon l'environnement.

Chez les animaux supérieurs, tel l'humain, le modèle mâle et femelle est la règle. En revanche, chez les plantes à fleurs, la situation

a plus fréquente est l'hermaphrodisme, les ndividus étant souvent à la fois mâle et emelle. Notons que l'hermaphrodisme existe ussi chez les animaux, par exemple chez les nollusques. Dans nos contrées, une plante ueillie au hasard dans une prairie a statistique- ment 70 % de chance de porter des fleurs her- maphrodites. Beaucoup moins fréquemment, n trouvera des espèces où il y a à la fois des mâles et des femelles, éventuellement des emelles et des hermaphrodites et très rare- ment des mâles et des hermaphrodites (*voir encadré page ci-contre*).

La fonction des fleurs est bien sûr la repro- duction (la production de graines) en favori- sant la rencontre de l'ovule dans le pistil et du spermatozoïde porté par le grain de pollen. Au ours de l'évolution, les plantes ont mis en lace toutes sortes d'artifices pour favoriser ette rencontre. Chez certaines espèces, dites némogames, le vent transporte le pollen. lles ont le plus souvent des fleurs peu colo- ées, produisant beaucoup de pollen car la estination d'un grain de pollen porté par le ent est incertaine.

Les insectes constituent un vecteur de trans- ort de pollen plus précis pour les nombreuses spèces dites entomogames. Dans ce cas, les lantes usent de stratégies variées pour attirer es insectes dans une relation en général à béné- ice réciproque où l'insecte trouve dans les fleurs ne ressource alimentaire (nectar, pollen) en change de la rencontre des gamètes pour la lante. Le cas des orchidées du genre *Ophrys* est emarquable. Chez l'Ophrys abeille (*Ophrys api- era*), la plante mime l'abeille femelle, jusqu'à mettre une odeur semblable à celle de l'insecte, t attire ainsi l'abeille mâle. Celui-ci, croyant opuler avec une femelle, pollinise la fleur.

Certaines fleurs hermaphrodites ne emblent présenter aucune adaptation particu- ière pour le transport du pollen. De fait, elles n'en ont pas besoin, car elles pratiquent l'auto- écondation (elles sont autogames). C'est le as de la plante modèle en génétique *Arabidopsis haliana* qui pratique presqu'exclusivement 'autofécondation. Au sein d'espèces proches, ne réduction de la taille de la fleur et de sa ouleur est souvent le signe d'une évolution ers l'abandon de la fécondation croisée. Quelques espèces sont si spécialisées dans 'autofécondation que la fleur ne s'ouvre plus, a pollinisation ayant lieu à l'intérieur. On rouve cette cléistogamie, par exemple, chez *Lamium amplexicaule*.

D'autres espèces hermaphrodites mettent u contraire des barrières physiologiques à 'autofécondation grâce à un système d'auto- ncompatibilité : un grain de pollen ne peut pas ermer sur le pistil du même individu.

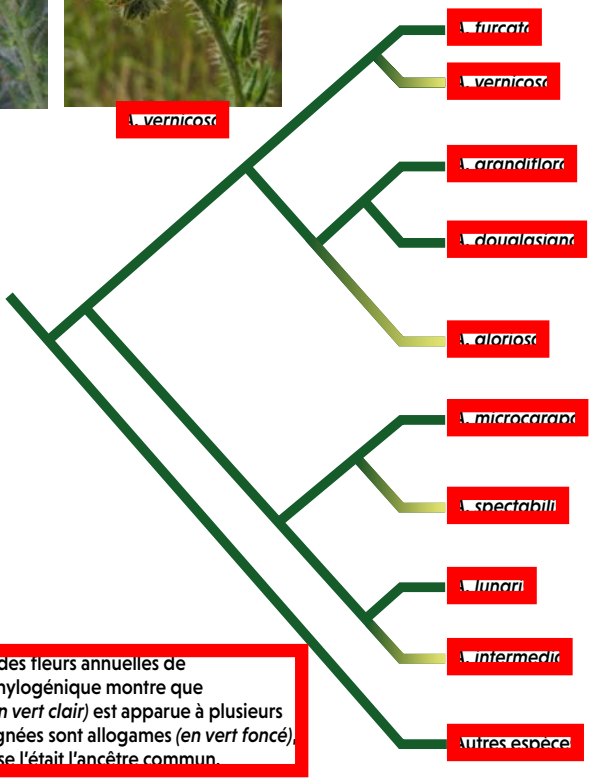
Cette grande diversité a suscité l'intérêt les biologistes de l'évolution dont Darwin onstitue un contributeur incontournable uisqu'il a consacré trois ouvrages à cette uestion. Pourquoi telle espèce est constituée le mâles et de femelles? Pourquoi d'autres ont hermaphrodites? Pourquoi certaines spèces pratiquent l'autofécondation? Selon Darwin, les facteurs de pollinisation consti- uent l'élément central de l'évolution. Lorsque e transport du pollen est difficile, l'autofécon- dation apparaît comme une assurance pour se eproduire. Si la vision darwinienne reste dans ne certaine mesure pertinente, l'avènement de la génétique des populations dans la deu- xième moitié du xx[e] siècle a révolutionné ce champ de recherches.

LÀ OU IL Y A DES GÈNES..

Les systèmes de reproduction ont fait l'ob- et d'une attention particulière en sciences de 'évolution, car au-delà de la diversité des ormes florales, ils déterminent les règles de ransmission des gènes d'une génération à 'autre. Ils sont donc responsables de la struc- ure du génome des individus. Ainsi, une plante ui pratique l'autofécondation crée dans sa descendance des individus en associant par la oie mâle et la voie femelle deux moitiés d'un même génome. Au contraire, une plante adepte

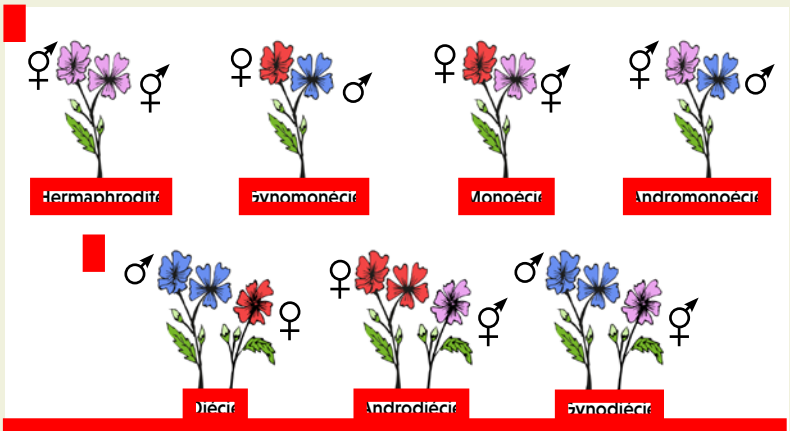
A. furcata

A. vernicosa



Chez les *Amsinckia* (des fleurs annuelles de Californie), l'arbre phylogénique montre que l'autofécondation *(en vert clair)* est apparue à plusieurs reprises. Plusieurs lignées sont allogames *(en vert foncé)*, comme on le suppose l'était l'ancêtre commun.

LE KÂMA SUTRA DES FLEURS



On peut classer les systèmes de reproductions chez les plantes sur la base de la répartition des sexes mâles et femelles dans les fleurs ou dans les individus. Si une population ne comporte qu'un seul type d'individus (1) leurs mâles et des fleurs femelles (l'espèce est monoïque). Plus rarement, on peut trouver sur les individus une combinaison de fleurs hermaphrodites et femelles (gynomonoïque) ou réciproquement de fleurs hermaphrodites et mâles (andromonoïque). Une population comportant deux types d'individus (2) peut associer mâles et femelles (dioïque), femelles et hermaphrodites (gynodioïque) ou plus rarement mâles et hermaphrodites (androdioïque).

de la fécondation croisée (allogame) associera, à chaque génération, la moitié de son génome à une autre moitié issue d'un individu différent. Les conséquences sont importantes.

Pour un individu porteur d'un gène délétère qui se croise avec un autre qui en est dépourvu (il a une copie fonctionnelle), la fonction du gène restera assurée dans la descendance. À l'inverse, avec l'autofécondation, les deux copies du gène sont très probablement identiques : des gènes déficients seront tous deux transmis à la descendance qui ne bénéficiera plus de la fonction assurée par le gène normal.

Ce mécanisme est la dépression de consanguinité, bien connue des éleveurs. Elle consiste en la diminution des performances d'un individu issu de croisements consanguins, dont l'autofécondation constitue une forme extrême. Ce phénomène est général chez les êtres vivants, plantes et animaux : les individus issus de croisements consanguins sont souvent plus petits et moins résistants que ceux issus d'une fécondation croisée. La dépression de consanguinité est ainsi une force évolutive majeure favorisant la fécondation croisée.

Dès lors, pourquoi l'autofécondation est-elle si répandue chez les plantes à fleurs ? Et plus généralement, pourquoi un régime de reproduction particulier est-il privilégié plutôt qu'un autre ? Pour analyser cette question, on peut adopter la vision du gène égoïste, popularisée par l'éthologue Richard Dawkins dans son livre éponyme paru en 1976. L'idée principale est que l'échelle pertinente à laquelle s'applique la sélection naturelle est celle du gène et non celle de l'individu ou de l'espèce.

Ce schéma de pensée est la pierre angulaire des théories de l'évolution des systèmes de reproduction. Schématiquement, il suffit de compter, par le raisonnement, les gènes passant d'une génération à l'autre, dans une situation donnée, pour estimer le succès d'un système de

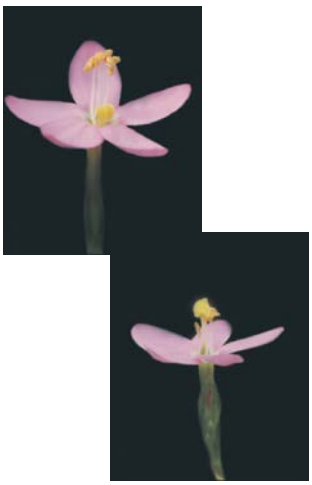
DANS UN MILIEU APPAUVRI EN POLLINISATEURS, DES PLANTES PEUVENT ACQUÉRIR LA CAPACITÉ DE S'AUTOFÉCONDER

reproduction. Ainsi, un hermaphrodite transmet ses gènes d'hermaphrodisme à sa descendance selon deux voies : à travers ses ovules et son pollen qui féconde les ovules.

Puisque le nombre d'ovules et de pollen participant efficacement à la reproduction est strictement identique (chaque individu a un père et une mère), un individu uniquement femelle apparaissant dans une population d'hermaphrodites ne pourra en théorie se maintenir que s'il fabrique au moins deux fois plus d'ovules que l'individu hermaphrodite pour compenser la perte de la fonction mâle.

Selon ces premières théories, dans une espèce gynodioïque (comportant des femelles et des hermaphrodites), tel le thym, on s'attend à ce que les femelles produisent deux fois plus de graines que les hermaphrodites.

Par ailleurs, chez les hermaphrodites, un résultat théorique surprenant a été mis au jour par le biologiste et statisticien britannique Ronald Fisher : les gènes d'autofécondation ont un taux de transmission intrinsèque supérieur aux gènes d'allofécondation, ce qui devrait conduire l'autofécondation à évoluer « naturellement » et à supplanter l'allogamie.



Les petites centaurées *Centaurium erythraea* se reproduisent de façon croisée dans les milieux ruraux *(à gauche)* : les organes mâles (étamines) et femelles (pistil) de la fleur sont spatialement séparés. À l'inverse, dans les populations urbaines *(à droite)* le rapprochement des organes mâles et femelles favorise l'autofécondation.

Pour s'en convaincre, imaginons une population d'hermaphrodites pratiquant la fécondation croisée et regardons le nombre de gènes transmis par un individu qui acquiert par mutation la capacité à s'autoféconder (*voir l'encadré page ci-contre*). Dans la mesure le nombre de grain de pollen est beaucoup plus grand que le nombre d'ovules à féconder, l'individu nouvellement autogame qui « détourne » quelques grains de pollen pour autoféconder ses ovules transmet en moyenne trois copies de ses gènes (deux à sa descendance et une par la fécondation d'un autre plant) alors que l'individu allogame n'en transmet que deux.

En conséquence, les gènes d'autofécondation devraient envahir la population et mener à l'évolution de plantes autogames. Cependant, les effets néfastes de la consanguinité peuvent s'opposer à ce succès. De nombreux travaux expérimentaux ont mesuré la force de la dépression de consanguinité et montré qu'elle est en général élevée chez les espèces allofécondantes : d'éventuels gènes d'autofécondation se répandraient difficilement dans les populations.

Ces explications offrent un modèle cohérent pour expliquer la diversité des systèmes de reproduction. Cependant, plusieurs résultats ne sont pas en accord avec la théorie. Par exemple, nous avons dit que dans une espèce gynodioïque, les femelles doivent produire au moins deux fois plus de graines que l'hermaphrodite. Or ce n'est pas ce que l'on observe expérimentalement...

L'IMPORTANCE DU VÉHICULE

En cherchant les gènes qui inhibent la fonction mâle chez les hermaphrodites pour en faire des femelles, on s'est aperçu qu'ils ne sont pas des gènes nucléaires transmis par le pollen ou les ovules, mais des gènes des chloroplastes (les organistes cellulaires où se déroule la photosynthèse) transmis quasi exclusivement par la voie femelle. Et cela change tout ! Dans ces conditions, il suffit que les femelles produisent juste un peu plus de graines que les hermaphrodites pour se répandre dans les populations !

Ce schéma illustre une idée intéressante : selon la fonction du gène, le véhicule de transmission sera celui qui favorise sa propre transmission (toujours le gène égoïste !), il est donc cohérent que les gènes « femelles » soient portés par la voie des chloroplastes.

L'histoire ne s'arrête pas là, car il est toujours nécessaire d'avoir des producteurs de pollen dans la population. Quand les femelles deviennent trop fréquentes dans la population, les hermaphrodites peuvent reprendre l'avantage sur les femelles grâce à des gènes nucléaires restaurateurs de la fertilité mâle qui eux, peuvent se transmettre par le pollen.

amium amplexicaule est une espèce ermaphrodite dont certaines leurs ne s'ouvrent pas. Dans ce as de cléistogamie, l'autofécondation st obligatoire.

hillyrea angustifolia est une espèce androdioïque comportant des individus mâles et d'autres ermaphrodites. un tel système de reproduction est un défi la théorie classique.

Ces situations mettent au jour la notion de conflits génétiques qui a souvent cours dans les processus d'adaptation. Les gènes n'ont pas le même succès selon qu'ils sont portés par les mâles ou les femelles et l'évolution est souvent dirigée par ces conflits. Ce type d'argument permet-il d'expliquer le système de reproduction symétrique des espèces gynodioïques, celui des plantes androdioïques où coexistent seulement des mâles et des hermaphrodites ? *A priori* non, puisque la voie mâle ne dispose pas de véhicule de gènes qui lui soit propre. Ainsi, le poids des arguments théoriques a même conduit à nier l'existence de telles espèces androdioïques dans la nature. Et pourtant, elles sont certes rares, mais bien réelles !

LE TROISIEME SEXE

Récemment, Pierre Saumitou-Laprade et ses collègues, des universités de Lille 1 et de Montpellier ont élucidé chez l'espèce *Phillyrea angustifolia* (*voir la figure page ci-contre en bas*), une espèce proche de l'olivier, un mécanisme original, permettant le maintien des mâles et des hermaphrodites. Ils ont montré que les hermaphrodites sont dotés d'un système d'incompatibilité à deux groupes, les rendant compatibles avec seulement la moitié des hermaphrodites de la population. Les mâles, eux, peuvent féconder tous les hermaphrodites, soit deux fois plus que les hermaphrodites, ce qui leur permet de compenser l'absence de fonction femelle. On a donc une espèce où cohabitent trois sexes !

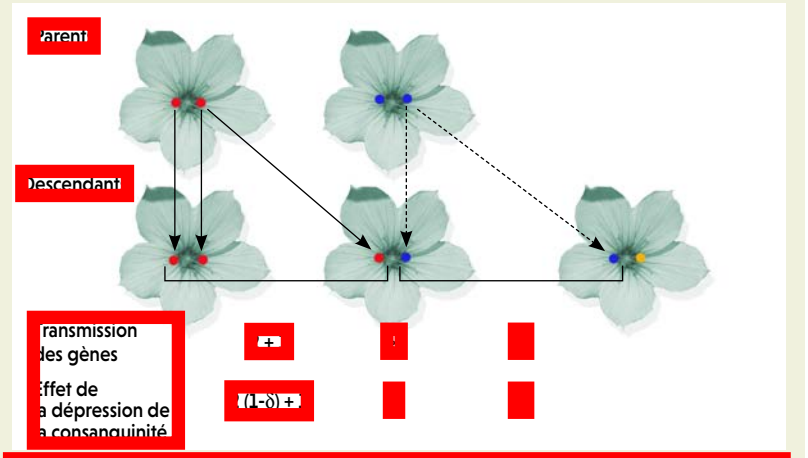
La grande diversité des formes florales résulte d'une diversification des stratégies de reproduction par la sélection naturelle. Les structures développées par les plantes sur lesquelles agit la sélection naturelle sont très variées (corolles plus ou moins colorées, système d'incompatibilité…), mais toutes peuvent se résumer par les règles de transmission des gènes précédentes.

Au cours de l'évolution, les changements de systèmes de reproduction ont été fréquents. Lorsqu'on reconstitue l'histoire évolutive d'un genre ou d'une famille botanique, on peut montrer que l'apparition de l'autofécondation à partir d'un ancêtre allofécondant chez les hermaphrodites est fréquente (*voir la figure page 74*). Dans la mesure où les formes allofécondantes sont encore présentes aujourd'hui, on peut supposer que les espèces autofécondantes s'éteignent plus souvent que les espèces allofécondantes, l'autofécondation ne constituerait pas une stratégie viable à l'échelle de la durée de vie des espèces.

Plus récemment, face aux changements planétaires et notamment face au déclin des pollinisateurs qui touche de façon directe les espèces à reproduction croisée, on a constaté que l'évolution vers l'autofécondation est possible, à très court terme. Ainsi, chez la petite centaurée *Centaurium erythraea*, une équipe belge a montré que les plants se développant en milieu urbain, appauvri en pollinisateurs, avaient développé la capacité de se reproduire par autofécondation alors même que les spécimens ruraux se reproduisent par fécondation croisée (*voir la figure page 75*).

Ce type d'évolution a été reproduit en conditions expérimentales chez la mimule *Mimulus guttatus*. Des chercheurs américains en ont cultivé avec ou sans pollinisateurs : en moins de cinq générations, le groupe de plantes sans pollinisateurs avait acquis la capacité à produire des graines sans pollinisateurs ! Ainsi, face aux changements environnementaux, les plantes sont en mesure de s'adapter rapidement. Est-ce une bonne nouvelle ? Pas si sûr… Si les plantes confrontées à la raréfaction des pollinisateurs acquièrent par l'autofécondation la capacité à s'en affranchir, de quelles ressources alimentaires disposeront les pollinisateurs dans le futur ? Assistera-t-on à la disparition d'une chaîne trophique dans les écosystèmes ? Verra-t-on dans nos campagnes des fleurs sans couleurs et sans odeurs ? ■

LE POIDS DE LA DÉPRESSION CHEZ LES HERMAPHRODITES



Chez les hermaphrodites, les gènes étant véhiculés à la fois par la voie mâle et la voie femelle, le nombre de gènes transmis est la somme des contributions du pollen et des ovules. Une plante qui acquiert la capacité d'autofécondation (elle devient allogame) et détourne quelques graines de son pollen possède un avantage de 50 % en termes de nombre de gènes transmis : elle transmet ovule et pollen à sa descendance et continue à féconder d'autres plantes dans la population *(flèches noires)*. Le génotype allogame ne transmet qu'une copie de ses gènes à ses descendants et une autre en pollinisant parmi la population *(en pointillés)*. Cependant les descendants issus d'autofécondation ont une survie plus faible à cause de la dépression de consanguinité (δ). En terme de bilan, la stratégie allogame ou autogame dépend du nombre de gènes transmis, une fois la dépression prise en compte.

BIBLIOGRAPHIE

P. SAUMITOU-LAPRADE ET AL., ***A Self-Incompatibility System Explains High Male Frequencies in an Androdioecious Plant,*** **Science, vol. 327, pp. 1648-1650, 2010.**

R. DAWKINS (trad. N. Jones-Gorlin), ***Le gène égoïste,*** **Odile Jacob, 2003.**

P.H. GOUYON, J.P. HENRY et J. ARNOULD, ***Les avatars du gène,*** **Belin, 1997.**

C. DARWIN, ***The different forms of flower on plants of the same species,*** **London, Murray, 1877.**

L'ESSENTIEL

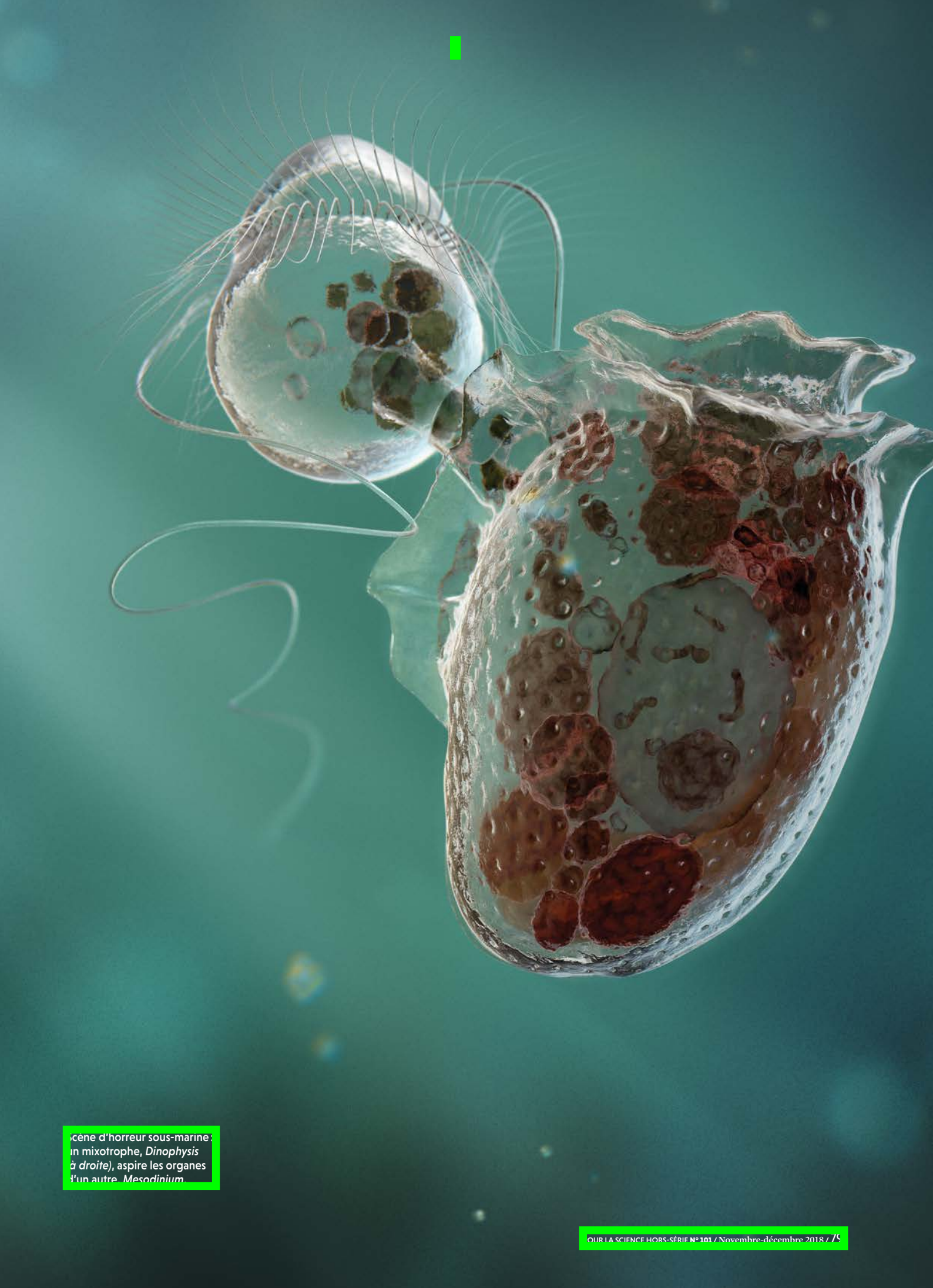
- On a longtemps pensé que la chaîne alimentaire des océans était fondée sur deux groupes supposés majoritaires: le phytoplancton et le zooplancton.
- C'était sans compter ces organismes mixotrophes, mi-plante, mi-animaux. Pour se nourrir, ils utilisent la photosynthèse et chassent également des proies.
- Ces créatures hybrides auraient une influence majeure sur les niveaux globaux de dioxyde de carbone, sur les populations de poissons et les efflorescences d'algues toxiques

L'AUTEUR

ADITEE MITRA
enseigne les sciences de la vie à l'université de Swansea, au Pays de Galles.

Le règne des plantes-garous

De minuscules créatures marines vivent comme des plantes, grâce à la photosynthèse. Cependant, il leur arrive aussi de chasser comme des animaux. Parce qu'ils régentent les populations de poissons, ces mixotrophes seraient les maîtres des océans.



Scène d'horreur sous-marine : un mixotrophe, *Dinophysis* (*à droite*), aspire les organes d'un autre, *Mesodinium*.

Drame au large des côtes espagnoles. Les lumières de l'été scintillent à la surface paisible des eaux chaudes. Proche de la surface, un essaim d'organismes, certains d'un rose orangé, d'autres d'un vert sombre, nagent paresseusement. Soudain, une créature apparaît en zigzaguant et se précipite sur le groupe, faisant le plus possible de victimes en les happant goulûment. Fin du premier acte. C'est une hécatombe… qui ne trouble en rien la quiétude de la mer, car elle est invisible à l'œil nu.

Les proies, d'environ trois micromètres de longueur, captaient l'énergie du Soleil pour synthétiser des nutriments par photosynthèse. Le prédateur, du genre *Mesodinium*, atteint avec ses tentacules 22 micromètres, un géant! Il a été attiré par les sucres et les acides aminés qui s'échappent des petits organismes.

Étonnamment le sort des proies dépend de leur couleur. Les vertes (des nanoflagellés) sont complètement digérées. Les roses (des cryptophytes) ont droit à un «traitement de faveur»: leurs organites responsables de la photosynthèse – les chloroplastes et les nucléomorphes – restent intacts et fonctionnels. En quelques minutes, le *Mesodinium*, jusque-là pâle, se pare d'une teinte rouge sombre. Ce faisant, il devient à son tour capable de capter et d'utiliser le dioxyde de carbone. Il joue donc sur deux tableaux et use d'une double stratégie, nommée mixotrophie: il chasse sa nourriture comme un animal et utilise la photosynthèse comme une plante. C'est d'ailleurs aussi le cas du corail, mais il n'est pas planctonique.

LE COMBAT DES VÉGÉTAUX

Deuxième acte. *Mesodinium* ne profite guère de son butin. Un autre mixotrophe s'approche, légèrement plus grand. Ce dinoflagellé *Dinophysis* projette des harpons qui immobilisent le *Mesodinium* et porte le coup de grâce: il perce sa cible grâce à un appendice, appelé pédoncule, par lequel il aspire, comme avec une paille, les entrailles de sa victime, y compris les chloroplastes. Ces petites usines photosynthétiques sont alors assimilées par leur nouvel hôte auquel elles vont désormais fournir de l'énergie. Et les reliques du *Mesodinium* partent à la dérive.

Ces tueurs unicellulaires ne sont que deux exemples parmi les innombrables organismes planctoniques mixotrophes de nos mers. Où les situer dans le tableau du vivant? Les océanologues distinguent deux groupes principaux de planctons unicellulaires. Le premier, le phytoplancton, à l'instar des plantes, utilise l'énergie lumineuse et des nutriments inorganiques pour proliférer. L'autre groupe, le zooplancton, se rapproche des animaux: il chasse le phytoplancton. Ils constituent tous les deux les premiers maillons de la chaîne alimentaire qui conduit aux plus grands animaux. À côté de ces deux groupes écrasants, le plancton mixotrophe est longtemps resté cantonné au rang de «curiosités», d'anomalies… Ils ont le même statut que les rares mixotrophes terrestres, telle la plante carnivore dionée attrape-mouche.

Nous pensons que cette conception doit être remise en cause. Des expériences, des observations et des modélisations ont récemment montré que beaucoup d'organismes planctoniques unicellulaires ne sont ni strictement photosynthétiques, ni purement «planctovores». Une grande part serait en fait mixotrophe. C'est tout le fonctionnement de la chaîne alimentaire qui serait alors à revoir.

Si la majeure partie du plancton est bien mixotrophe, sa prolifération n'est plus nécessairement limitée par la photosynthèse. L'énergie solaire, lorsqu'elle est disponible, devient un bonus. Les conséquences sont nombreuses.

L'ATTAQUE DES TRIFFIDES

Une plus grande activité mixotrophique, par exemple, diminue la vitesse à laquelle les océans absorbent le dioxyde de carbone atmosphérique dû au réchauffement climatique pour le confiner dans les sédiments des fonds marins. Les populations de mixotrophes, moins sensibles aux variations saisonnières de la lumière du Soleil, peuvent nourrir plus de larves de poissons et augmenter les ressources halieutiques. Cependant, certaines espèces mixotrophes peuvent engendrer des efflorescences algales, des «bloom» qui nuisent aux élevages de crustacés, de mollusques, de poissons… À quoi ressemblent ces organismes d'un nouveau genre qui bouleversent ce que l'on croyait savoir de l'écologie marine?

Les organismes mixotrophes ont l'air de sortir d'un roman de science-fiction. Les

harpons et les pédoncules de *Dinophysis* rappellent les caractéristiques des plantes qui envahissent la Terre dans *Le Jour des Triffides*, le roman de science-fiction britannique de John Wyndham, paru en 1951. Dans ce livre, les trifides utilisent leurs racines pour extraire les nutriments du sol et pour se déplacer. Elles sont également pourvues de dards venimeux dont elles se servent comme des fouets pour aveugler ou tuer les hommes afin de se repaître de leurs cadavres.

J'ai découvert le plancton mixotrophe il y a une dizaine d'années pendant mon doctorat consacré au microzooplancton (une catégorie de zooplancton définie par sa taille). À l'époque, les manuels ne s'attardaient guère sur ces mixotrophes, des organismes pourtant redoutablement efficaces avec leur double stratégie de subsistance : la chasse et la photosynthèse.

En enquêtant davantage, j'ai découvert les travaux de Diane Stoecker, du laboratoire Horn Point, à l'université du Maryland, aux États-Unis. Mes échanges avec elle m'ont convaincu que la mixotrophie était plus répandue qu'on ne le pensait. Comment le démontrer ?

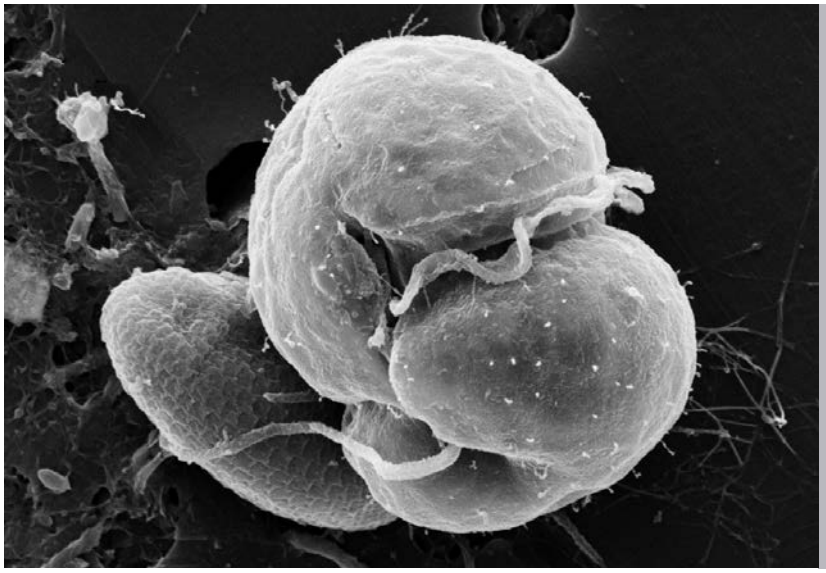
Ma spécialité consiste à élaborer des modèles mathématiques de chaînes alimentaires pour comprendre le comportement des organismes qui les constituent. En explorant les modèles d'écosystèmes océaniques existants, je n'en ai trouvé aucun capable de simuler en détail la double vie des mixotrophes. Je m'y suis donc attelé, avec l'océanologue Kevin Flynn, et nous avons conçu en 2009 un premier modèle fonctionnel. Notre simulation rendait compte de différentes populations de mixotrophes, certaines davantage tournées vers la chasse, d'autres vers la photosynthèse. Nos travaux furent publiés dans *Journal of Plankton Research*.

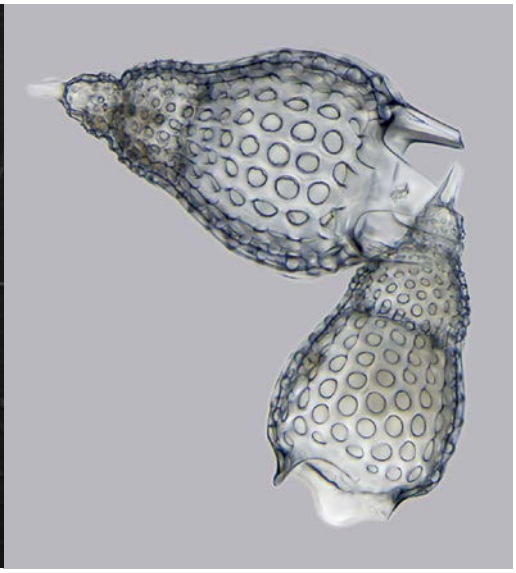
Notre objectif était de montrer qu'un modèle incluant les mixotrophes est plus réaliste que ceux séparant les populations océaniques entre prédateurs et plantes. Nous avons affiné les caractéristiques de nos mixotrophes virtuels jusqu'à ce que nos simulations se rapprochent au plus près des observations réelles des flux de nutriments au sein des chaînes alimentaires et des interactions entre les autres types de planctons comme les bactéries et les copépodes (de minuscules crustacés). Les dynamiques de chaîne alimentaire obtenues différaient notablement des modèles à populations distinctes de planctons.

Nous devions aller au-delà des simulations virtuelles et rassembler des preuves appuyant notre hypothèse selon laquelle les mixotrophes jouent un rôle clé dans les flux de nutriments à travers tout l'océan et les créatures qui l'habitent. Nous avons pu le faire grâce à l'appui de la fondation *Leverhulme Trust* qui a financé une série de congrès en Europe et aux États-Unis durant lesquels, pour la première fois, les spécialistes des mixotrophes pouvaient partager leurs connaissances.

UN MONDE D'HYBRIDES

Beaucoup avaient, chacun de leur côté identifié des espèces mixotrophes dans tous les systèmes marins, des côtes au plein océan, des pôles jusqu'à l'équateur. Et nombreux sont ceux qui avaient mené des expériences pour comprendre les déterminants comportementaux de ces organismes (abondance de nutriments, proies disponibles, intensité lumineuse…). Tous pensaient n'avoir eu à faire qu'à des phénomènes inhabituels et de petite envergure. Ils se trompaient.





La galerie des mini-monstres.
Les *Karlodinium (à gauche)* sont naturellement photosynthétiques, ce qui ne les empêche pas de capturer des proies. Les *Nassellaria (à droite)* voleraient les organes photosynthétiques de leurs victimes planctoniques.

Au premier congrès, en 2011, nous avons dressé une liste commune de toutes les espèces mixotrophes que nous avions repérées. Force fut de conclure que la mixotrophie est courante dans les mers et qu'elle est essentielle d'un point de vue écologique.

Par exemple, Per Juel Hansen, de l'université de Copenhague, et ses collègues ont montré que sans un nombre suffisant de cryptophytes (les proies roses du drame introductif), la population de *Mesodinium* serait incapable d'acquérir des chloroplastes et finirait par disparaître. L'équipe de Diane Stoecker et celle de Hae Jin Jeong, de l'université nationale de Séoul, en Corée du Sud, ont révélé que les mixotrophes utilisant activement la photosynthèse se nourrissent davantage de plancton que lorsqu'ils délaissent la photosynthèse. Une synergie des modes de consommation!

CERTAINS MIXOTROPHES RÉDUISENT EN ESCLAVAGE DES COLONIES ENTIÈRES DE PROIES PHOTOSYNTHÉTIQUES

Lorsque la lumière et les nutriments sont abondants, ces mêmes mixotrophes croissent bien plus rapidement que les organismes planctoniques n'exploitant qu'une seule ressource.

En 2012, nous avons voulu aller plus loin et classer les mixotrophes. Nous avons ainsi établi quatre groupes distincts, chacun occupant une place spécifique au sein d'un spectre de comportements.

Le premier critère de distinction est la source de leurs capacités photosynthétiques. Sont-elles intrinsèques ou le fruit d'une chasse? Le groupe doté du matériel génétique permettant de produire et de maintenir l'équipement cellulaire nécessaire à la photosynthèse est celui des mixotrophes constitutifs. Ce groupe rassemble des créatures aux rôles souvent critiques au sein des chaînes alimentaires. Il compte aussi en son sein quelques auteurs de troubles *via* des efflorescences destructrices. Par exemple, *Karlodinium* est connu pour causer la mort massive de poissons partout dans le monde, de la baie de Chesapeake aux eaux côtières de la Malaisie. *Prymnesium*, un autre mixotrophe constitutif, a causé une hécatombe parmi les poissons au large du Texas et dans les eaux du parc national britannique *The Broads*. Le coupable libère une substance chimique qui dégrade les membranes cellulaires des organismes planctoniques rivaux. Résultat: ils enflent et éclatent, tandis que *Prymnesium* se régale des débris et explose démographiquement.

A L'ATTAQUE DES MOLLUSQUES

Une autre espèce, *Alexandrium*, produit une toxine qui s'introduit dans les mollusques. Des élevages d'huîtres, de moules et de palourdes ont été contraints de fermer en raison du risque d'intoxication encouru par les consommateurs.

Les espèces du second groupe, les mixotrophes non constitutifs sont obligés de se procurer l'arsenal photosynthétique. On supposait que cette photosynthèse n'était qu'un mécanisme de survie complémentaire, employé uniquement en cas de nombre insuffisant de proies. Nous pensons désormais que l'exploitation de l'énergie solaire est bien plus fréquente et cruciale dans leur mode de vie.

Les mixotrophes non constitutifs peuvent être subdivisés en espèces généralistes et spécialistes. Les ciliés, par exemple *Laboea* et *Strombidium*, sont des généralistes et subtilisent les chloroplastes à de nombreux types d'organismes. Ces généralistes ne peuvent toutefois pas maintenir ces pièces rapportées plus de quelques jours et doivent constamment s'attaquer à de nouvelles proies pour les renouveler. Ce sont souvent des mixotrophes utiles qui contribuent au flux de nutriments dans les chaînes alimentaires nécessaires aux élevages de poissons et de fruits de mer. Ils jouent donc un rôle vital dans la sûreté alimentaire globale.

Les mixotrophes spécialistes ne dépendent que d'un type particulier de proie, mais semblent mieux équipés pour intégrer les photosystèmes volés dans leur propre physiologie. Ils les gardent fonctionnels jusqu'à plusieurs mois. Certains, comme *Dinophysis*, peuvent être dangereux pour les humains à travers des fruits de mer contaminés lors d'efflorescences.

D'autres spécialistes peuvent être classés dans un groupe à part caractérisé par un comportement particulier. Ils ne se contentent pas de subtiliser des fragments de leurs proies, ils réduisent à l'esclavage des colonies entières :

L'EFFET MIXOTROPHE

Lorsqu'on tient compte des mixotrophes, plutôt que de s'en tenir aux seuls phytoplancton et zooplancton, les flux de nutriments au sein de la chaîne alimentaire sont bouleversés. On peut le

es organites photosynthétiques à d'autres organismes *(au centre)* ou des mixotrophes intrinsèquement photosynthétiques *(à droite)*. Dans ces deux derniers cas, les résultats correspondent davantage aux observations réelles que les anciens modèles traditionnels *(à gauche)*

SCENARIO TRADITIONNEL

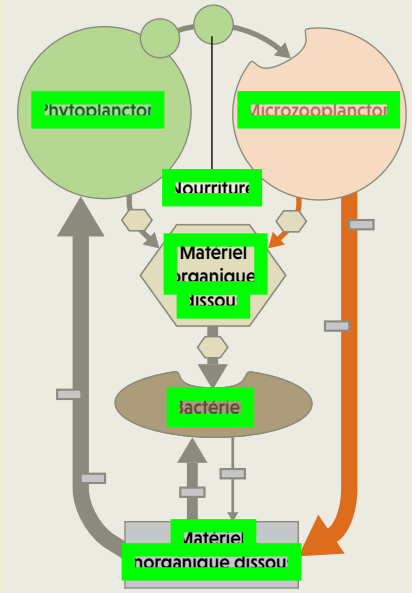
Le phytoplancton utilise l'énergie solaire et les matériaux inorganiques pour se nourrir. Ils se font manger par le microzooplancton. Les bactéries marines décomposent ensuite la matière organique libérée - les déchets - pour les recycler. C'est un cycle contraignant qui limite la taille des populations.

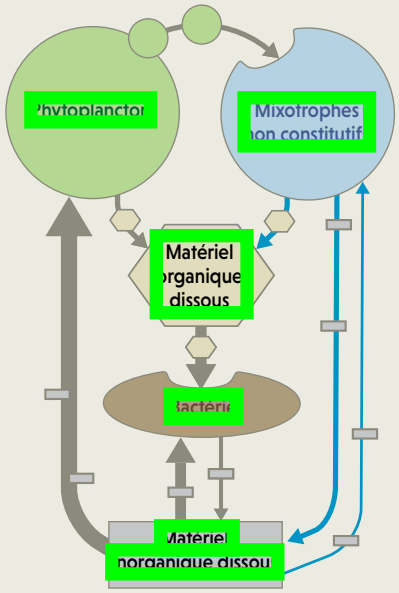
DES ANIMAUX PHOTOSYNTHETIQUES

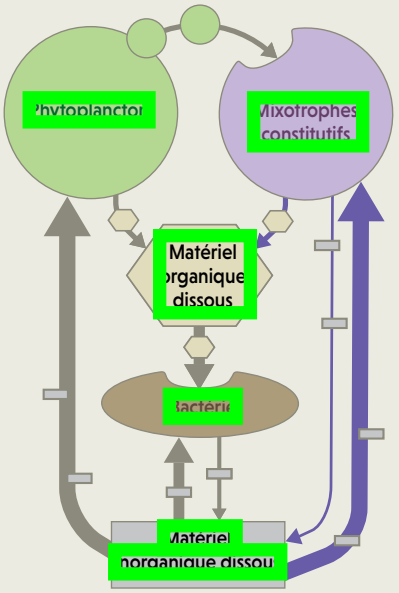
Lorsqu'on remplace le microzooplancton par des mixotrophes non constitutifs, chasseurs et de photosynthétiques, leurs capacités hybrides leur permet de retenir plus de nutriments. La fine flèche bleue qui descend indique une moindre perte de nutriments.

DES PLANTES QUI CHASSENT

En remplaçant le microzooplancton par des « plantes qui chassent », les mixotrophes constitutifs, le profil de la chaîne alimentaire change. Ces mixotrophes utilisent beaucoup de matériel inorganique (la grosse flèche violette) et sont aussi des prédateurs. Ce groupe survit mieux.







SEQUENCE CLASSIQUE « UN-DEUX »

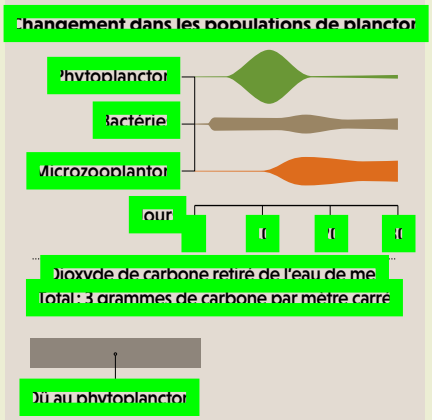
Traditionnellement, sur un cycle de trente jours, le phytoplancton *(en vert)* prolifère en premier. C'est seulement après que le microzooplancton prédateur *(en orange)* peut manger suffisamment et accroître sa population. Cette consommation diminue la population de phytoplancton.

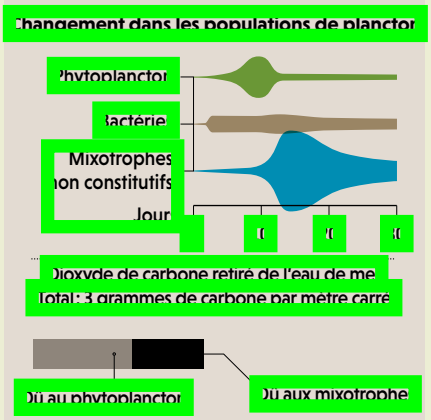
EXPLOSION DE LA POPULATION

Les populations de mixotrophes non constitutifs *(en bleu)* peuvent croître davantage que les prédateurs traditionnels parce qu'elles chassent, mais bénéficient aussi de l'équipement photosynthétique volé à leurs proies. Leur croissance s'interrompt et s'inverse lorsqu'ils ne trouvent plus d'organites à subtiliser.

CROISSANCE AUTOSUFFISANTE

Grâce à leurs capacités photosynthétiques innées, les mixotrophes constitutifs *(en violet)* ont juste besoin d'un petit peu d'aide – de la nourriture – de la part du phytoplancton traditionnel pour croître. Leur population augmente rapidement et reste importante.





de proies photosynthétiques. Les colonies vivent et prolifèrent au sein de leur hôte, se nourrissant de nutriments et profitant de la protection contre les autres prédateurs. Des foraminifères et des radiolaires vivent de la sorte, en tant que serres vivantes… pas toujours inoffensives. Une espèce de foraminifères en particulier, *Noctiluca*, peut causer des efflorescences toxiques.

DES RÉGULATEURS GLOBAUX

La mixotrophie concernerait ainsi une grande partie de la vie océanique, des plantes qui chassent aux animaux photosynthétiques, des minuscules organismes de deux micromètres de longueur à ceux de plus d'un millimètre. Pourquoi est-ce important? Parce que ces petits organismes peuvent avoir une influence majeure sur les océans.

Par exemple, une énorme région pauvre en nutriments couvre des milliers de kilomètres carrés au milieu de l'océan Atlantique. Les scientifiques pensaient que, dans cette zone, le phytoplancton entrait en compétition avec les bactéries marines pour l'obtention des nutriments inorganiques solubles tels le fer et le phosphate, d'où la raréfaction de ces ressources. Mais Mikhail Zubkov, alors biogéochimiste au Centre national d'océanographie, en Angleterre, et ses collègues ont découvert une population importante de mixotrophes constitutifs (ceux naturellement photosynthétiques) dans cette zone, lorsqu'ils ont prélevé des échantillons d'eau lors de leurs voyages de recherches.

À partir de ces observations, deux modèles de chaîne alimentaire ont été développés. Celui prenant en compte la mixotrophie correspondait le mieux aux quantités de nutriments – et à leur cycle de renouvellement – détectés par Mikhail Zubkov. Au lieu d'être en compétition avec le phytoplancton, les bactéries croissent en utilisant des sucres et d'autres nutriments que les mixotrophes libèrent. Les mixotrophes se nourrissent alors des bactéries, qui leur fournissent plus de fer et de phosphate qu'ils n'en sont capables d'extraire de l'océan par eux-mêmes. Par ailleurs, le modèle ne correspondait aux observations que si les mixotrophes en question étaient constitutifs.

Un autre élément clé est la quantité de dioxyde de carbone extraite de l'eau de mer par les organismes. Les niveaux de fixation du carbone augmentent significativement avec les mixotrophes par rapport à ceux du phytoplancton traditionnel. Sans mixotrophes, les quantités globales de carbone marin, qui contribue à l'acidification des océans, pourraient être bien supérieures.

Les mixotrophes sont particulièrement importants dans les eaux côtières, où leur influence sur la pêche, la pisciculture, la conchyliculture… est notable. En 2017, nous avons utilisé un modèle de la mer du Nord incluant divers types de mixotrophes et avons découvert que lorsque de petits mixotrophes mangent des bactéries marines, leur population croît suffisamment pour surclasser d'autres types de planctons impliqués dans des efflorescences algales. Ces proliférations ne sont pas directement toxiques, mais en obstruant la surface elles bloquent la lumière du soleil, perturbant ainsi le cycle des nutriments qui nourrissent les minuscules larves de poissons et les aident à croître. Moins d'efflorescences implique donc plus de poissons.

La santé des poissons est aussi dépendante des mixotrophes. Le phytoplancton strict prospère au printemps, mais sa population décline ensuite : les larves de poissons ne peuvent pas donc pas compter sur lui. Les mixotrophes, en revanche, sont présents en permanence et constituent une source de nourriture riche et constante pour les poissons, en particulier en été.

UN AVENIR EN SUSPENS

Les mixotrophes sont au cœur de beaucoup de problématiques dans le domaine des sciences marines : qu'il s'agisse de la gestion du changement climatique ou de la pêche, ou encore de la reconstitution des cycles passés du carbone ou la prédiction de futures efflorescences algales destructrices. Le défi, désormais, est d'associer les observations réelles et nos simulations pour comprendre ce que font les divers groupes de mixotrophes selon leur localisation et les saisons.

Ces thèmes sont importants car, tandis que notre climat change, nous devons savoir quelles conditions environnementales peuvent conduire à la prolifération des *Karlodinium* toxique, des *Noctiluca* dangereux pour les écosystèmes, ou encore des ciliés nocifs aux élevages de poissons et de fruits de mer. Nous avons récemment franchi la première étape vers cet objectif, en cartographiant les différents groupes de mixotrophes à travers les mers du monde. Nous devrons ensuite mesurer leurs effectifs au gré des saisons, car les changements de lumière et de température peuvent drastiquement affecter leur croissance et leur prolifération.

Certains océanologues rappellent que nos conclusions se basent autant sur nos simulations que sur nos observations réelles, ce qui est une critique valide. C'est pour cette raison que nous avons besoin que davantage de scientifiques examinent l'activité des mixotrophes en dehors de leurs laboratoires, directement sur les mers. Partir à la rencontre de ces organismes aux allures de plantes qui cachent bien leur jeu. ■

BIBLIOGRAPHIE

DIANE K. STOEKER *ET AL.*, Mixotrophy in the Marine Plankton, *Annual Review of Marine Science*, vol. 9, pp. 311–335, 2017.

ADITEE MITRA *ET AL.*, Defining Planktonic Protist Functional Groups on Mechanisms for Energy and Nutrient Acquisition ; Incorporation of Diverse Mixotrophic Strategies, *Protist*, vol. 167(2), pp. 106–120, 2016.

KEVIN J. FLYNN AND ADITEE MITRA, Building the «Perfect Beast»: Modelling Mixotrophic Plankton, *Journal of Plankton Research*, vol. 31(9), pp. 965–992, 2009.

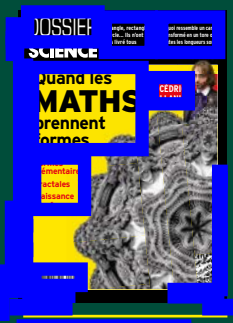
POUR LA SCIENCE
Édition française de Scientific American

HORS-SÉRIE

COMPLÉTEZ VOTRE COLLECTION DÈS MAINTENANT !

N° 89 (oct. 15
réf. DO089

N° 90 (janv. 16
réf. DO090



N° 91 (avr. 16
réf. DO091

N° 92 (juil. 16
réf. DO092

N° 93 (oct. 16
réf. DO093

N° 94 (janv. 17
réf. DO094

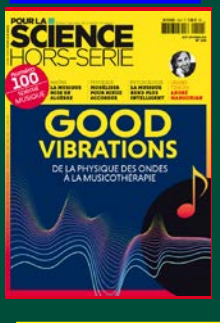
N° 95 (avr. 17
réf. DO095

N° 96 (août 17
réf. DO096

N° 97 (nov. 17
réf. DO097

N° 98 (févr. 18
réf. DO098

N° 99 (mai 18
réf. DO099



N° 100 (août 18
réf. DO100

RETROUVEZ L'ENSEMBLE DES ANCIENS NUMÉROS SUR **BOUTIQUE.POURLASCIENCE.FR/HORS-SERIE.HTMI**

À retourner accompagné de votre règlement à :
Pour la Science – Service VPC – 19 rue de l'Industrie – BP 90053 – 67402 Illkirch Cedex – email : pourlascience@gabopress.fr

☑ **OUI**, je commande des numéros de **Pour la Science Hors-série**, au tarif unitaire de 10,90 €.

1 / JE REPORTE CI-DESSOUS LES RÉFÉRENCES à 5 chiffres correspondant aux numéros commandés :

1re réf.		x 10,90 € =	€
2e réf.		x 10,90 € =	€
3e réf.		x 10,90 € =	€
4e réf.		x 10,90 € =	€
5e réf.		x 10,90 € =	€
6e réf.		x 10,90 € =	€

TOTAL À REGLER € 10,90

Offre valable jusqu'au 31/12/2018 en France Metropolitaine. Pour une livraison à l'étranger merci de consulter **boutique.pourlascience.fr**

Les informations que nous collectons dans ce bon de commande nous aident à personnaliser et à améliorer les services que nous vous proposons. Nous les utiliserons pour gérer votre accès à l'intégralité de nos services, traiter vos commandes et paiements et vous faire part notamment par newsletters de nos offres commerciales moyennant le respect de vos choix en la matière. Le responsable du traitement est la société *Pour La Science*. Vos données personnelles ne seront pas conservées au-delà de la durée nécessaire à la finalité de leur traitement. *Pour la Science* ne commercialise ni ne loue vos données à caractère personnel à des tiers. Les données collectées sont exclusivement destinées à *Pour la Science*. Nous vous invitons à prendre connaissance de notre charte de protection des données personnelles à l'adresse suivante : https://rebrand.ly/charte-donnees-pls Conformément à la réglementation applicable (et notamment au Règlement 2016/679/UE dit « RGPD ») vous disposez des droits d'accès, de rectification, d'opposition, d'effacement, à la portabilité et à la limitation de vos données personnelles. Pour exercer ces droits (ou vous poser toute question concernant le traitement de vos données personnelles), vous pouvez nous contacter par courriel à l'adresse protection-donnees@pourlascience.fr

2 / J'INDIQUE MES COORDONNÉES

☐ M. ☐ Mme

Nom : .....

Prénom : .....

Adresse : .....

.....

Code postal ..... Ville : .....

Téléphone .....

J'accepte de recevoir les offres de Pour la Science ☐ OUI ☐ NON

3 / JE CHOISIS MON MODE DE RÈGLEMENT

☐ **Par chèque** à l'ordre de *Pour la Science*

☐ **Carte bancaire**

N° .....

Date d'expiration .....

Clé (les 3 chiffres au dos de votre CB) .....

Signature obligatoire :

Groupe Pour la Science – Siège social : 170 bis, boulevard du Montparnasse, CS20012, 75680 Paris Cedex 14 – Sarl au capital de 32000 € – RCS Paris B 311 797 393 – Siret : 311 797 393 000 23 – APE 5814

PLUS SIMPLE, PLUS RAPIDE

ABONNEZ-VOUS SUR BOUTIQUE.POURLASCIENCE.FR

Les arbres sont indispensables dans nos villes, pour notre santé et notre bien-être. Ils font partie intégrante de nouveaux immeubles, ici à Milan, en Italie.

LES ARBRES ET NOUS, UN AVENIR COMMUN

Les services rendus par les arbres et les autres plantes à l'humanité sont innombrables. D'abord, l'air que nous respirons leur doit tout. Ensuite, ils rendent les villes plus vivables en atténuant la chaleur et la pollution. Leurs effets sur le bien-être, ne serait-ce qu'en en voyant par la fenêtre du bureau, sont de mieux en mieux explorés et compris. Et pourtant, la nature est toujours plus menacée par les activités humaines. Plusieurs tentatives pour la protéger existent, mais peuvent-elles vraiment être efficaces sans que l'on change notre rapport à l'environnement ? Sans que l'on change le statut juridique de la nature ? Nous devons prendre conscience qu'humains et arbres partagent une communauté de destins. Plus encore, le monde végétal peut se passer de l'humanité, l'inverse est inconcevable.

Comme un arbre dans la ville…

On ne compte plus les services écologiques rendus par les arbres en milieu urbain : diminution de la chaleur, lutte contre la pollution, amélioration du bien-être des habitants… Reste à planter rapidement des forêts citadines

L'ESSENTIEL

- Séquestration du carbone, diminution de la chaleur, préservation de la biodiversité, lutte contre la pollution… les services que rendent les arbres en ville sont nombreux.
- Ils sont d'autant plus importants en ville que la population urbaine augmente.
- Cependant, certains effets néfastes, telles les allergies, sont à surveiller et à réduire.
- Plusieurs grandes métropoles ont lancé des programmes ambitieux de «reforestation» des villes. C'est essentiel pour aujourd'hui et encore plus pour demain.

L'AUTEUR

SERGE MULLER
est chercheur à l'Institut de systématique, évolution, biodiversité (Isyeb), au Muséum national d'histoire naturelle, à Paris.

À Barcelone, en Espagne, les arbres plantés le long des Ramblas ne sont pas uniquement décoratifs : ils sont utiles.

En 2014, une forêt a été inaugurée à… Paris. Dans le cadre du Grand Projet de renouvellement urbain du Nord-Est de Paris, près de 3000 arbres et 2000 arbustes ont été plantés le long du XIXe arrondissement. L'ensemble, qui a vocation à s'étendre, va peu à peu se développer afin d'améliorer le cadre de vie des riverains et de renforcer la biodiversité. Ce projet est emblématique des efforts consentis par les collectivités pour donner ou redonner une place plus importante à la nature et aux arbres en milieu urbain. Quelles sont leurs motivations?

Les villes abritent plus de la moitié de la population mondiale et cette proportion devrait passer à 75% à l'horizon 2050. Elles occupent environ 10% des surfaces terrestres et ce taux ne cesse également de croître. Ces espaces artificialisés contribuent de façon importante, par les activités humaines, au changement climatique, mais ils en subissent aussi, parfois spectaculairement, les conséquences, en particulier au niveau des températures et des événements climatiques extrêmes. De plus en plus de villes prennent conscience de ces problèmes et mettent en place des programmes pour en limiter les effets, à l'image du Nouveau Plan climat, air, énergie, adopté en novembre 2017 par Paris, qui a pour objectif de constituer une ville neutre en carbone et 100% énergies renouvelables d'ici à 2050. Les arbres sont au cœur des mesures préconisées. Pour quelles raisons? Pour bénéficier des nombreux services écologiques qu'ils rendent!

LES SERVICES ÉCOLOGIQUES

Le premier est le stockage du carbone. En effet, la photosynthèse conduit, par l'absorption de CO_2 atmosphérique, à la séquestration du carbone par les arbres sous forme de biomasse végétale pendant sa croissance jusqu'à sa maturité (l'arbre émet ensuite du carbone pendant sa phase de sénescence). En 2014, Wissal Selmi, alors à l'université de Strasbourg, a montré que les arbres de cette ville stockent 128000 tonnes de carbone et en capturent environ 3700 tonnes par an, cette valeur prenant en compte la quantité de carbone émise par les arbres dépérissants. Ce stockage varie notablement selon les essences et surtout selon des dimensions des arbres, allant de 19 kilogrammes pour un arbre de 10 centimètres de diamètre à hauteur de poitrine jusqu'à 5700 kilogrammes pour un diamètre de 110 centimètres. Quoi qu'il en soit, ce phénomène d'absorption du carbone contribue à l'atténuation du réchauffement climatique.

Un autre intérêt des arbres est la lutte contre les îlots de chaleur, ces secteurs des villes où les températures ont, du fait du caractère très minéral du milieu, des valeurs supérieures de plusieurs degrés par rapport aux zones avoisinantes. Ainsi, les centres des villes sont recouverts de «dômes» de chaleur où la différence de température avec les milieux non urbanisés proches atteint 4 à 5 °C. Lors de la canicule d'août 2003, la nuit, il faisait même 8 °C moins chaud dans les campagnes d'Île-de-France qu'au centre de Paris. Pourtant, les deux lieux ne sont distants que de 65 kilomètres.

Les arbres contribuent à la lutte contre les phénomènes d'îlot de chaleur urbain grâce à l'ombrage qu'ils fournissent lors des fortes chaleurs et à l'évapotranspiration des eaux pluviales. Le programme de recherche VegDUD (rôle du végétal dans le développement urbain durable),

mené entre 2007 et 2014 par l'association Plante & Cité avec l'appui de nombreux organismes de recherche, a mis en évidence cet effet. Dans une rue, un alignement d'arbres (2 rangées de 9 mètres de hauteur) diminue de quelques degrés la température de l'air. La chute des températures des surfaces à l'ombre des arbres peut dépasser les 10 °C et ainsi améliorer significativement le confort dans la rue. Les humains ne sont pas les seuls à profiter des arbres en ville.

Les arbres des villes constituent des éléments et des habitats de nombreuses espèces animales, végétales et fongiques. Les peuplements ligneux urbains contribuent par ailleurs aux trames vertes, en assurant la connexion avec les espaces forestiers plus naturels. Cette biodiversité urbaine est toutefois assez composite.

On peut y distinguer une biodiversité domestique, constituée d'espèces commensales de l'homme, introduites en ville à des fins ornementales ou de services: arbres et végétaux plantés ou semés, animaux de compagnie... Par ailleurs, on trouve une biodiversité naturalisée formée d'espèces introduites, volontairement ou non, par l'homme, qui se maintiennent et reproduisent spontanément dans le milieu urbain, certaines pouvant devenir invasives. Enfin, une biodiversité autochtone réunit les espèces indigènes dans la région, présentes spontanément dans le milieu urbain.

Ces ensembles hétérogènes composent «la nature en ville». Ils forment des communautés et écosystèmes originaux, qui assurent des services écologiques. Ils peuvent même, à en croire les travaux d'Ingo Kowarik, de l'université technique de Berlin, en Allemagne, abriter certaines espèces rares et menacées (le faucon pèlerin, la chouette effraie...). Mais cette biodiversité urbaine ne saurait remplacer celle des habitats davantage naturels ou sauvages, fortement menacée par l'expansion humaine et ses dégradations partout dans le monde.

Les arbres contribuent également à purifier l'atmosphère en absorbant des polluants et en fixant des particules fines. Les études menées en 2014 sur la ville de Strasbourg, par Wissal Selmi, indiquent un taux d'élimination des polluants par les arbres publics à Strasbourg de six grammes par mètre carré et par an, comparable à celui de New York (6,7 grammes), mais plus faible qu'à Los Angeles (23,1 grammes).

ATMOSPHERE, ATMOSPHERE

Toutefois, la proportion de polluants éliminés par rapport à ceux émis apparaît assez modeste à Strasbourg, par exemple 0,03% pour le CO, 0,5% pour le SO_2, 0,5% pour le NO_2... Les valeurs obtenues en 2011 dans un parc à Shanghai, une ville plus polluée, sont un peu plus élevées (2,6% pour NO , 5,3% pour SO ...).

Cet effet faiblement positif peut toutefois être remis en question par le ralentissement de la circulation de l'air et de la diffusion des polluants par les arbres dans les villes. En conséquence, les urbanistes doivent prendre en compte les modalités de circulation de l'air dans la conception de leurs projets et les opérations de végétalisation. Mais l'amélioration de la qualité de l'air en ville nécessite avant tout de juguler les sources de pollution!

À Paris, le parc Montsouris est un des poumons verts de la ville, qui profite de ses bienfaits.

Les arbres, organismes vivants, participent à la diversité et la qualité des paysages urbains, en apportant des variations de couleurs et de formes dans l'espace et le temps, rompant ainsi la monotonie des espaces minéralisés. Ils contribuent également à marquer l'histoire des villes par des arbres considérés comme patrimoniaux, témoins d'événements heureux ou tragiques.

De nombreuses études sur leur impact positif sur la santé et le bien-être humain ont été réalisées ces dernières années. Déjà en 1984, Roger Ulrich, de l'École polytechnique Chalmers, à Göteborg, en Suède, avait montré dans un hôpital de Pennsylvanie, aux États-Unis, que la convalescence de patients postopératoires était plus rapide lorsqu'ils avaient une vue sur des arbres que sur un mur de briques.

En 2011, Geoffrey Donovan, du département américain de l'Agriculture, a mis en évidence un lien entre l'importance du couvert

ÉVALUER LES SERVICES RENDUS PAR LES ARBRES

Plusieurs outils et indices ont été développés au niveau international pour évaluer les services écologiques apportés par les arbres dans les villes. Ainsi le service forestier américain a mis au point le logiciel i-Tree d'évaluation et d'aide à la décision, avec de nombreuses applications. Parmi elles, i-Tree Eco permet d'évaluer les services écologiques rendus par les arbres. Après d'autres villes européennes comme Barcelone ou Zürich, cet outil a été appliqué pour la première fois en France en 2014, à Strasbourg, dans le cadre de la thèse de doctorat de Wissal Selmi dont nous avons évoqué certains résultats précédemment. Un outil complémentaire i-Tree Species mis au point en 2002, permet de guider le choix, parmi 1 600 espèces, des arbres les mieux adaptées à chaque situation et chaque objectif.

igneux dans les quartiers et une diminution des problèmes lors des accouchements.

En 2015, Omid Kardan, de l'université de Chicago, aux États-Unis, et ses collègues ont établi à Toronto, au Canada, une relation significative entre une densité plus importante d'arbres dans les rues et la perception d'une meilleure santé par la population. Sur un plan davantage économique, on a constaté à Angers une hausse du prix de vente moyen des appartements liée à l'augmentation de la densité d'espaces verts en périphérie. Ces différents résultats montrent bien la perception très positive qu'a une majorité de citadins de la présence d'arbres et d'espaces verts boisés à proximité de leurs habitations, ce qui constitue certainement un des principaux services rendus par les arbres à l'homme.

Cependant, on doit aussi relever quelques aspects négatifs liés à la présence des arbres dans les villes. On parle parfois de «disservices», correspondant aux fonctions des écosystèmes perçues comme négatives pour le bien-être humain.

DE L'INCONVÉNIENT DES ARBRES

Par exemple, les arbres émettent des composés volatils solubles, ou BVOC (pour *Biogenic Volatile Organic Compounds*), qui, combinés avec des oxydes d'azote émis par la combustion des hydrocarbures produits par les véhicules, conduisent à la production d'ozone. Les productions de BVOC varient selon les espèces. Ainsi, Abigale Curtis, de l'université du Colorado, à Boulder, aux États-Unis, et ses collègues ont comparé les émissions de neuf espèces d'arbres à Denver, au Colorado et mis en évidence des taux variant de 0,07 microgramme de composés par gramme d'arbre et par heure (µg/g/h) pour l'érable à sucre, *Acer saccharum*, à 6,61 µg/g/h pour le marronnier glabre, *Aesculus glabra*. En conséquence, dans les zones polluées par les oxydes d'azote, on doit choisir des espèces les moins productrices de BVOC pour minimiser la production d'ozone.

Les allergies dues au pollen de certaines espèces (bouleaux, aulnes, saules...) sont une autre nuisance importante. Les services municipaux doivent leur préférer, dans les zones sensibles, des espèces de substitution non ou peu allergisantes (copalmes, érables, féviers, micocouliers, sophoras...).

PLANTER TOUJOURS PLUS

Cette évaluation des services rendus par les arbres plaide pour leur accorder une place sensiblement plus importante dans les milieux urbains, devant tendre vers la création de réelles forêts urbaines.

Certaines cités nord-américaines (Toronto, Seattle...) ont d'ores et déjà lancé des programmes très ambitieux en la matière. Ainsi, Montréal, au Canada, a lancé en 2012 le Plan d'action canopée pour la plantation de 300000 arbres d'ici à 2025, afin d'atteindre un couvert forestier de la ville de 25%. Mais la palme revient certainement à New York, où depuis 2007 le projet MillionTreesNYC prévoit la plantation de pas moins d'un million d'arbres dans la ville !

En France, la métropole de Lyon a adopté dès 2000, une Charte de l'arbre, renouvelée en 2011 et en 2016 pour faire face au changement climatique. Cette charte comporte également un Plan canopée exemplaire qui a conduit à planter 33000 arbres depuis 2003 et projette d'en planter encore 40000 d'ici à 2030 dans les espaces publics de la métropole. L'objectif est d'augmenter la proportion de couvert ombragé des espaces publics de 12 à 22% et celle du linéaire de voiries planté de 21 à 29%, tout en privilégiant une diversité d'essences pour faire face aux risques et aléas possibles.

Le tout récent rapport (juillet 2018) : *La nature en ville: Comment accélérer la dynamique?*, du Comité économique social et environnemental a mis l'accent sur l'urgence d'engager les transitions écologiques vers davantage de nature en ville. Les arbres en constituent un élément essentiel et structurant. Les autorités doivent toutefois faire preuve d'anticipation car, contrairement aux pelouses et aux jardins potagers qui peuvent être créés en une ou quelques années, les effets positifs des plantations ligneuses ne seront notables qu'à partir de vingt ou trente ans et continueront de s'accroître au cours des décennies et des siècles suivants.

Nous apprécions actuellement les peuplements ligneux dans les avenues et les parcs urbains créés à la fin du XIXe siècle (tels ceux des buttes Chaumont ou du parc Montsouris, à Paris). C'est donc dans les toutes prochaines années qu'il nous faudra réaliser les plantations qui agrémenteront nos villes au cours de la deuxième moitié et de la fin du XXIe siècle, lorsque celles-ci devront faire face à des canicules sans commune mesure avec celles de cet été 2018. ■

BIBLIOGRAPHIE

W. SELMI *ET AL.*, Air pollution removal by trees in public green spaces in Strasbourg city, France, *Urban Forestry & Urban Greening*, vol. 17, pp. 192–201, 2016.

D. KARDAN *ET AL.*, Neighborhood greenspace and health in a large urban center, *Scientific Reports*, vol. 5, art. 11610, 2015.

C. CALFAPIETRA *ET AL.*, Role of biogenic volatile organic compounds (BVOC) emitted by urban trees on ozone concentration in cities: A review, *Environmental Pollution*, vol. 183, pp. 71-80, 2013.

A. LEE ET R. MAHESWARAN, The health benefits of urban green spaces: a review of the evidence, *Journal of Public Health*, vol. 33, pp. 212-222, 2011.

L'ESSENTIEL

- L'intérêt des bienfaits physiques et psychiques de la nature ne cesse de croître dans nos sociétés.
- C'est aussi le cas de la communauté scientifique qui s'intéresse aux mécanismes de ces bienfaits : les études à ce sujet sont de plus en plus nombreuses.
- Elles confirment ces effets positifs et rappellent que les êtres humains font partie intégrante de la nature.
- Tous ces résultats invitent à renforcer les mesures de protection de la biodiversité, de l'environnement et de la nature. Il en va du devenir de l'humanité.

L'AUTEUR

ALIX COSQUER
chercheuse en psychologie environnementale au Centre d'écologie fonctionnelle et évolutive (CEFE, CNRS), à Montpellier.

Une forêt de bienfaits

En termes de santé et de bien-être, se rapprocher de la nature en pratiquant des « bains de forêt » par exemple, rime avec bénéfices. Quels sont les mécanismes physiologiques derrière ces bienfaits ?

Êtes-vous un adepte du *shinrin yoku* ? Cette pratique des « bains de forêt », venue du Japon, est très en vogue aujourd'hui en France. Elle consiste à s'immerger dans une forêt en prêtant attention à ses sens et au moment présent. L'idée est de rapprocher l'humain de la nature afin de profiter de cette interaction. On parle même de sylvothérapie, car cette expérience peut relever de la médecine, notamment préventive. Une marche attentive en forêt favoriserait la relaxation, la réduction du stress, les fonctions immunitaires… Ces bienfaits s'inscrivent dans ceux, plus nombreux encore, que prodigue la nature.

UNE DÉLICIEUSE IVRESSE

Ces bénéfices sont connus depuis longtemps, et déjà, Jean-Jacques Rousseau dans *Les Rêveries du promeneur solitaire*, évoquait ce bien-être et ce sentiment de connexion suscités par une observation immersive et attentive de la nature : « Plus un contemplateur a l'âme sensible, plus il se livre aux extases qu'excite en lui cet accord [l'harmonie des trois règnes]. Une

© photographyfirm/shutterstock.com

Pour améliorer votre santé, votre médecin pourrait vous recommander un à deux bains de forêts par semaine. Vous pouvez dépasser la dose prescrite... L'abus de nature ne nuit pas.

rêverie douce et profonde s'empare alors de ses sens, et il se perd avec une délicieuse ivresse dans l'immensité de ce beau système avec lequel il se sent identifié. »

Mais aujourd'hui, il y a du nouveau. D'abord, nos relations à la nature ont beaucoup changé au cours des derniers siècles et décennies. Ensuite, l'expression de la sensibilité chantée par Rousseau s'accompagne désormais d'une démarche scientifique qui cherche à mettre en lumière et à expliciter les mécanismes à l'œuvre. Comment ont évolué nos rapports à la nature?

LA FORET, AMIE OU ENNEMIE?

La nature est indispensable à notre survie. Elle assure, par une diversité de mécanismes écologiques et écosystémiques, les conditions de notre survie sur Terre. Cependant, la nature pose aussi, culturellement, la question de l'altérité et de la position de l'être humain en son sein (*voir À chacun sa nature, par Ph. Descola, page 98*).

La nature renvoie à notre vulnérabilité. Elle peut représenter un espace d'insécurité, de prédation. En France, les contes dont une sombre forêt est le théâtre hantent encore nos imaginaires. Historiquement, les humains se sont regroupés et ont progressivement organisé le contrôle de leur environnement, par exemple *via* l'agriculture. Les forêts ont régressé et ont laissé la place à des espaces aménagés. Désormais plus de la moitié de la population mondiale vit dans un espace urbanisé et plus des trois quarts des Français habitent en ville.

Parallèlement, nos styles de vie ont évolué. Au quotidien, les pratiques sont fortement sédentaires et les individus passent un temps croissant devant des écrans (près de quatre heures en moyenne pour les Français, selon l'Insee). Nos interactions avec la nature ont aussi changé: la nature disparaît des espaces de vie, et nous vivons principalement dans des environnements pensés et construits par l'humain. Les rencontres avec la diversité animale et végétale se raréfient. Plusieurs spécialistes, par exemple Robert Pyle, écologue américain, parlent à ce sujet d'une «extinction de l'expérience» de nature.

Pourtant, les études qui mettent en lumière les bénéfices, en termes de santé, de la fréquentation de la nature s'accumulent. Ainsi, les relations avec l'environnement naturel réduisent le stress, mesurables par la baisse du rythme cardiaque, de la pression artérielle et du taux de cortisol dans la salive, et la dépression.

Mieux encore, le contact avec la nature améliore l'estime de soi, le sentiment de bonheur ou encore la créativité. Il améliore également les fonctions cognitives (concentration, apprentissage…), en réduisant la fatigue et en restaurant les capacités d'attention. Dès les années 1990, Rachel Kaplan, de l'université du Michigan, aux États-Unis, avait montré que des scènes de nature (comme le vent dans un feuillage ou l'eau d'un torrent qui s'écoule) captivent et permettent ainsi un repos et une restauration des fonctions cognitives par une attention douce.

LE CONTACT AVEC LA NATURE AMÉLIORE L'ESTIME DE SOI, LE SENTIMENT DE BONHEUR, LA CRÉATIVITÉ, LA CONCENTRATION, L'APPRENTISSAGE…

Les bienfaits des bains de nature ne sont pas seulement psychiques, ils sont aussi physiques. Plusieurs études ont montré qu'ils réduisent la douleur et accélèrent la guérison de certains patients ou encore préviennent certaines maladies. En 2006, Qong Li, de l'École de médecine japonaise, à Tokyo et ses collègues ont révélé que les phytoncides, les huiles essentielles qu'émettent les arbres, favorisent l'activité de cellules NK. Ces acteurs de l'immunité traquent et tuent par exemple les cellules infectées par des virus, ce qui expliquerait les effets mentionnés précédemment. La proximité avec la nature aurait également des vertus sur le cœur.

Des bénéfices sociaux ont aussi été observés. Richard Mitchell, de l'université de Glasgow, a ainsi mis en évidence que l'accès à des espaces verts, par les effets bénéfiques que procure la nature, atténue les inégalités en termes de santé liées aux revenus. Les environnements naturels favorisent le calme, la maîtrise de soi et réduisent les sentiments de frustration et de colère. Ce faisant, ils contribuent au développement de comportements prosociaux et à une atmosphère de coopération.

Dans le contexte trépidant de notre vie quotidienne essentiellement urbaine, les bienfaits apportés par la nature apparaissent comme un contrepoint nécessaire aux sollicitations mentales et sociales répétées. Plusieurs études associent d'ailleurs en partie le développement de certaines pathologies (dépression, allergies, troubles de l'attention, obésité…) à des environnements naturellement pauvres, ou à des contacts trop rares avec l'environnement naturel. En fin de compte, le développement de relations avec la nature apparaît moins comme une option, dont l'on pourrait ou non choisir de se saisir pour une plus-value personnelle, que comme un élément indispensable au développement harmonieux de l'individu. Mais quelle nature privilégier? Y a-t-il des environnements naturels particulièrement bénéfiques? Et si oui, comment l'expliquer?

Une promenade en forêt est spécifique, en ce sens où elle propose un contexte très

Vous prendrez bien un bon bol de nature.

mmersif. Au cœur de la forêt, les signes de l'activité humaine se font plus rares, voire disparaissent. À la place, la forêt se donne tout entière à voir, à sentir, à entendre, à toucher, à goûter... Le paysage, le balancement du feuillage et la répétition visuelle des troncs des arbres, les odeurs de sous-bois, de résine, le chant des oiseaux et le bruissement des feuilles, la rugosité des écorces... ces éléments produisent une expérience multisensorielle. Les informations perçues par les sens sont analysées par le cerveau et y influent sur l'activité des aires dédiées au contrôle psychique et physique.

LA FORÊT DANS TOUS LES SENS

L'expérience olfactive dans l'environnement forestier est notamment liée aux phytoncides, des substances qui agissent sur les autres organismes. Ce terme est générique et désigne une grande diversité de composants chimiques, très variable. La concentration atmosphérique de ces phytoncides dans une forêt, très faible, dépend de nombreux facteurs, tels que la saison, le climat, la composition en essences forestières. Plusieurs travaux ont mis en évidence les effets de certaines de ces molécules. Ainsi, en 2003, Samantha Dayawansa, de l'université Toyama, à Sugitani, au Japon, l'inhalation de cédrol diminue significativement la fréquence cardiaque et respiratoire ainsi que la pression artérielle. Autre exemple, une faible exposition à l'α-pinène (une substance antibactérienne fréquente dans les forêts de conifères) favoriserait la relaxation.

Les bienfaits de la nature passent aussi par la vision. La vue depuis une fenêtre d'éléments ou de paysages naturels contribue à augmenter significativement la satisfaction des résidents vis-à-vis de leur quartier ainsi que leur sentiment de bien-être, par comparaison avec une vue donnant sur des éléments construits ou le ciel. L'attention douce induite par les espaces forestiers (balancement du feuillage, harmonie visuelle ressentie) facilite une restauration des fonctions cognitives et invite à l'apaisement, ce qui n'est pas le cas dans des espaces urbains.

Et l'ouïe? Les sons de la forêt contribuent également à l'expérience sensorielle. Les bruits émis par les oiseaux apparaissent comme les types de sons naturels les plus communément associés à la récupération due au stress et à la restauration de l'attention. Selon les travaux de l'équipe d'Eleanor Ratcliffe, de l'université du Surrey, à Guildford, en Grande-Bretagne, certains chants d'oiseaux sont même associés à un sentiment de connexion à la nature et participent à la diminution du stress.

Finissons avec le toucher. Des études ont cherché à mesurer les effets du toucher du bois sur les humains, par exemple en proposant à des individus un contact avec des panneaux de bois bruts ou diversement enduits et ont noté une différence d'effets sur la pression sanguine en faveur du bois brut.

Pris séparément, chaque sens participe aux bénéfices physiologiques et psychologiques de l'expérience d'immersion en forêt. Les environnements forestiers sont ainsi des contextes remarquables, car ils permettent une accumulation des bienfaits bien supérieurs à ceux retirés d'une marche en milieu urbain.

UNE THERAPIE PAR LA NATURE

Cependant, les effets positifs de la nature ne se limitent pas aux seuls espaces forestiers. D'autres milieux et éléments naturels influent positivement sur la santé et le bien-être humain.

Déjà, au XVIIIe siècle, la pratique des bains de mer à but thérapeutique s'est diffusée en Europe. Au XIXe siècle, de multiples sanatoriums sont construits, dans des espaces éloignés de la pollution, en montagne ou à la mer, pour permettre aux malades, notamment ceux atteints de tuberculose, de profiter des bienfaits du grand air et du soleil. La création de nombreux espaces verts et parcs urbains date également de cette période, sous l'effet d'une préoccupation hygiéniste, la nature étant perçue comme un moyen de contrebalancer les pollutions et maladies générées par une forte concentration humaine.

Plus un milieu est naturel (le moins visiblement modifié par l'humain, le moins construit, le plus riche en biodiversité), plus il est propice à la santé humaine. Des activités identiques, pratiquées dans des espaces soit naturels, soit synthétiques, font apparaître des bénéfices des premiers. Les individus les mieux lotis en espaces verts à proximité de leur habitation sont susceptibles d'être en meilleure santé.

Même isolés, des éléments de nature peuvent également contribuer au bien-être et à la santé. S'il est beaucoup question aujourd'hui du rôle des végétaux, très présents dans l'approche des bains de forêt, on pourrait aussi interroger la place des environnements aquatiques sur la santé. Il existe également tout un pan de recherche mettant en lumière les bienfaits de la faune, même dans le cadre de contacts avec des animaux domestiques dans des environnements artificialisés. Plus généralement, le champ d'étude portant sur les bénéfices des expériences de nature est appelé à se développer fortement.

L'accroissement des connaissances en sylvothérapie permettrait, selon certains praticiens, de proposer des prescriptions individualisées prenant en compte le profil de l'individu, les types d'environnements forestiers et les modalités d'interaction pour une optimisation des bénéfices recherchés.

La prise en compte de ces différents paramètres est importante, dans la mesure où la spécificité des environnements naturels, quels qu'ils soient, ne suffit pas à construire une relation à la nature. Les modalités d'interaction avec la nature jouent en effet un rôle important et apparaissent très variables : indirectes (par exemple via une image), involontaires (en tant que conséquence d'une autre activité), intentionnelles (camping ou randonnée)...

Dans la pratique des bains de forêt, il est préconisé de tourner son attention vers le moment présent, pour profiter de cette immersion en pleine conscience. Cette approche se rapproche de la pratique de la méditation, l'environnement naturel extérieur agissant comme un catalyseur de l'attention à soi-même et au monde. La méditation produisant également des effets sur le bien-être individuel, on peut s'interroger sur les conséquences d'une interaction différente (par exemple un sport de nature, ou un moment de célébration) dans un environnement identique.

Les profils des individus (sexe, âge...) sont aussi susceptibles d'influencer les effets de la relation à la nature. Une étude sur les pratiques sportives de plein air menée par Jo Barton, de l'université d'Essex, à Colchester, en Grande-Bretagne, montre des impacts différents selon qu'on est jeune (amélioration plus forte de l'estime de soi) ou adulte (amélioration plus prononcée de l'humeur). Les bénéfices des interactions avec la nature sont aussi très importants chez les enfants et leur étude constitue une catégorie de recherche particulièrement développée.

Parce que nous fréquentons au cours du temps une diversité d'environnements et que nous changeons nos modalités de relation

Les sanatoriums étaient édifiés en pleine nature, pour que les malades de la tuberculose profitent des bienfaits de l'environnement, du grand air, du soleil...

avec la nature suivant les contextes, le concept de « dose de nature », qui associe des durées, des fréquences et des intensités différentes d'expériences et d'exposition à la nature, peut aider à évaluer différents paramètres en fonction de la santé des individus. L'importance des bénéfices issus de la relation à la nature dépendrait ainsi de la dose de nature reçue, variable selon les contextes environnementaux, les modes d'interaction et les individus.

À mesure que l'on décrypte les mécanismes qui sous-tendent l'amélioration du bien-être, on peut s'interroger sur les fondements de ces effets : pourquoi réagissons-nous si fort au contact à la nature ? Parce que nous sommes intrinsèquement des êtres de nature, en ce sens où nous sommes reliés à l'environnement, à la fois physiquement, génétiquement et culturellement.

Physiquement, nous sommes en contact permanent avec la nature. Nous inspirons de l'air : les molécules, les microbes qui s'y trouvent entrent en contact avec notre organisme, pour notre bénéfice (l'exposition à une source diversifiée de microbes permettant un acclimatement de la communauté microbienne de l'organisme) et parfois à notre détriment dans d'autres cas (si l'environnement est pollué). Notre corps lui-même est constitué de plus de 60 % d'eau. La nourriture que nous absorbons entretient notre santé, mais peut aussi nous rendre malade.

Au cours de l'évolution, l'espèce humaine s'est développée au contact de la nature. L'hypothèse dite de biophilie, développée par le biologiste britannique Edward O. Wilson dans les années 1980, postule que l'être humain a une tendance innée, inscrite génétiquement, à rechercher les connexions avec la nature et d'autres formes de vie, ceci dans le but d'assurer la meilleure adaptation possible.

LE BONHEUR EST DANS LE PRÉ

Culturellement, la relation avec la nature nous définit aussi en tant qu'humain. Les interactions avec l'environnement naturel peuvent émerveiller, susciter le sentiment de faire partie d'un tout, conduisant à un élargissement des valeurs à l'ensemble du monde vivant et sous-tendre une démarche spirituelle, par exemple à travers un questionnement sur la signification de l'existence. Contrairement à une doxa contemporaine, le bonheur ne se trouve pas nécessairement dans la satisfaction de besoins hédonistes, mais peut-être à travers la recherche et la construction d'une vie faisant sens, plus axée sur des valeurs telles que le développement personnel, la contribution sociale et la préservation de l'environnement.

L'ÊTRE HUMAIN AURAIT UNE TENDANCE INNÉE, INSCRITE GÉNÉTIQUEMENT, À RECHERCHER LES CONNEXIONS AVEC LA NATURE

Au-delà du bien-être et de la santé humaine, les expériences de nature contribuent à construire le sentiment de connexion à l'environnement naturel. Ce sentiment de connexion à la nature constitue en quelque sorte un socle de valeurs proenvironnementales et est fortement lié aux comportements adoptés en faveur de la nature. Par ailleurs, plus on se sent relié à l'environnement naturel, plus les expériences de nature semblent produire d'effets positifs en termes de santé et de bien-être.

La préservation de l'environnement naturel et du bien-être humain sont les deux faces d'un même processus de conservation écologique. Seul un changement des comportements humains aidera à faire face aux bouleversements d'origine anthropique qui affectent profondément la nature. Or, cette capacité de changement repose en partie sur le maintien d'un lien à l'environnement naturel. Le développement d'expériences de nature riches et diverses constitue la pierre angulaire de la construction d'interactions harmonieuses avec la nature.

Décider de relever ce défi est un choix de société, qui implique de faire une plus grande place à la nature dans nos existences et doit se traduire par des actions concrètes : préserver les milieux naturels existants, pour les bénéfices qu'ils génèrent ; développer des espaces naturels à proximité des lieux de vie (dans les villes) ; se préoccuper des doses d'exposition à la nature pour les individus et les populations et chercher à accroître ces relations. ■

BIBLIOGRAPHIE

M. KONDO *ET AL.*, Does spending time outdoors reduce stress? A review of real-time stress response to outdoor environments, *Health and Place*, vol. 51, pp. 136-150 2018.

M. HANSEN *ET AL.*, *Shinrin-Yoku* (Forest Bathing) and Nature Therapy: A State-of-the-Art Review, *Int. J. Environ. Res. Public Health*, vol. 14(8), p. 851, 2017.

S. CLAYTON *ET AL.*, Transformation of experience: Toward a new relationship with Nature, *Conservation Letters*, vol. 10(5), pp. 645–651, 2017.

D. BOWLER *ET AL.*, A systematic review of evidence for the added benefits to health of exposure to natural environments, *BMC Public Health*, vol. 10, p. 456, 2010.

L'ESSENTIEL

- La politique internationale de protection de l'environnement repose sur une conception de la nature, née en Europe au siècle des Lumières.
- La préservation de la biodiversité ne pourra être efficace qu'en tenant compte de cette pluralité.
- Elle est loin d'être partagée par tous les peuples de la planète, attachés à d'autres principes cosmologiques.

L'AUTEUR

PHILIPPE DESCOLA est titulaire de la chaire d'anthropologie au Collège de France.

À chacun sa nature

On ne parviendra à protéger la biodiversité et les écosystèmes qu'en abandonnant la vision de la Nature héritée des Lumières et que l'Occident impose au monde entier.

Depuis 1973, la surface des réserves naturelles a été multipliée par quatre. Aujourd'hui, quelque dix-neuf millions de kilomètres carrés (12% de la surface terrestre) constituent une forme de bien public. Mais quel public? Qui en profite?

Les conflits d'appropriation sont nombreux et anciens. Par exemple, contrairement à ce que prétend la légende, le parc de Yellowstone n'était pas vide d'Indiens lors de sa fondation, en 1872. Shoshones, Bannocks et Nez-Percés y chassaient et 400 Tukadikas en ont été expulsés dix ans après la création du parc. Ces conflits sont toujours d'actualité. Ainsi, en Afrique, les Massaï sont empêchés de faire paître leurs troupeaux dans le parc de Serengeti. Ce cas, parmi de nombreux, illustre deux problèmes rarement formulés de façon explicite: à qui appartient la nature et pour qui faut-il la protéger?

LA VALEUR DE LA NATURE

Deux types de réponses sont généralement apportés à la première question. Pour certains, la nature a une valeur intrinsèque, indépendante de son utilité pour les humains. Pour d'autres, la nature est avant tout utile à l'humanité qui en tire profit. Toutefois, ces deux conceptions se recoupent souvent.

Ainsi, pour les promoteurs des premiers parcs nationaux aux États-Unis, il s'agissait surtout de révéler le caractère distinctif de la nature américaine et donc du peuple qui en avait reçu de Dieu la charge. De même, les premiers parcs créés par le Royaume-Uni et la France l'ont été dans les colonies, avec des motivations assez proches.

L'idée d'une vraie valeur intrinsèque est plus récente. Elle prit d'abord la forme de la protection de certains milieux parce qu'ils abritent une espèce menacée, souvent emblématique et dont la disparition amputerait la splendeur du monde: le panda géant des forêts du Sichuan (réserve de Wolong, créée en 1963), le tigre du delta du Bengale (réserve des Sundarbans, 1973)...

Aujourd'hui, c'est la «biodiversité» qui est au cœur des plaidoyers en faveur d'une protection :

Le parc national de Yellowstone, aux États-Unis, a été créé en 1872. La protection de la nature était-elle la première des motivations?

de la nature pour des raisons intrinsèques. Toutes les espèces naturelles doivent être protégées, car, ensemble, elles contribuent à la prolifération du plus grand nombre possible de formes de vie. Cependant, il y a là une part d'arbitraire rarement reconnue. Par exemple, les défenseurs de la nature avancent souvent des bénéfices que l'homme pourrait retirer en la sauvegardant, notamment des molécules thérapeutiques.

De plus, certaines conceptions instrumentales de la nature sont réputées plus nobles que d'autres parce qu'elles se réfèrent à un bien commun supérieur: dire «en détruisant la forêt amazonienne, on prive l'humanité de traitements contre le cancer et on contribue au réchauffement climatique» est autrement plus efficace (notamment pour récolter des fonds) que de dire «en défrichant ici, on réduit la biodiversité d'un écosystème très riche». Mais est-ce le nombre des entités concernées qui donne sa légitimité à l'appropriation de la nature?

POUR QUI PROTEGER LA NATURE ?

Se pose alors la seconde question: pour qui doit-on protéger la nature? La réponse la plus fréquente, on l'a vu, est que la nature doit être protégée en tant que bien commun mondial. Certains peuples vivant dans des milieux déclarés menacés ont compris cette prééminence de l'intérêt universel sur les intérêts locaux: ils se présentent désormais comme des gardiens de la nature à qui la communauté internationale devrait confier la garde des environnements qu'ils ont façonnés par leurs pratiques. Cette revendication est une bonne façon de se prémunir contre les spoliations territoriales, elle entérine le fait que ces pratiques ont profondément transformé des écosystèmes en apparence vierge de toute transformation humaine.

Cependant, toutes les populations locales ne sont pas prêtes à brandir de telles valeurs universelles. Ce qui se passe dans les Alpes avec le loup ou dans les Pyrénées avec l'ours montrerait même que le contraire serait la norme en France: la revendication de particularismes locaux comme façon d'échapper à la tyrannie de l'universel.

Nos principes généraux se heurtent donc à une pluralité de natures et de façons de les protéger. Si l'on admet que la philosophie des Lumières dont nous sommes les héritiers n'est qu'une façon parmi d'autres de poser les principes d'un vivre ensemble acceptable, alors il faut aussi renoncer à l'idée de critères absolus et scientifiquement fondés à partir desquels pourraient être justifiées des valeurs universellement reconnues dans le domaine de la préservation des biens naturels.

Certes, certaines valeurs (le droit à vivre dans la dignité, le droit à un environnement sain…) seraient sans doute défendues par la plupart des êtres humains. Mais de telles valeurs ne sont pas intrinsèquement attachées à l'état d'humanité.

Or les valeurs sur lesquelles s'appuie la politique internationale de protection de la nature sont indissociables d'une cosmologie particulière qui a émergé et s'est stabilisée en Europe au cours des derniers siècles, une cosmologie que je qualifie de naturaliste et qui n'est pas partagée par tous les peuples de la planète, loin de là.

Le naturalisme n'est qu'une façon parmi d'autres d'organiser le monde, c'est-à-dire d'opérer des identifications en distribuant des qualités aux existants. J'en distingue trois autres; soit la plupart des existants sont réputés avoir une intériorité semblable tout en se distinguant par leurs corps, et c'est l'animisme; soit certains humains et non-humains partagent, à l'intérieur d'une classe nommée, les mêmes propriétés physiques et morales issues d'un prototype, tout en se distinguant en bloc d'autres classes du même type, et c'est le totémisme; soit tous les éléments du monde se différencient les uns des autres sur le plan ontologique, raison pour laquelle il convient de trouver entre eux des correspondances stables, et c'est l'analogisme.

Pourtant, l'universalisme des institutions est directement inspiré de la seule conception naturaliste. Il stipule en particulier que les modernes seraient les seuls à avoir un accès à l'intelligence de la nature dont les autres cultures n'auraient que des représentations fausses. En conséquence, les principes de protection de la nature issus du développement des sciences positives doivent être imposés à tous ceux qui n'ont pas suivi notre trajectoire et notamment n'ont pu imaginer que la nature est une sphère indépendante des humains.

Comment rendre cet universalisme un peu moins impérial, sans pour autant renoncer à la protection de la biodiversité? Une voie possible serait une sorte d'«universalisme relatif» (l'adjectif *relatif* étant ici entendu au sens qu'il a dans *pronom relatif*, c'est-à-dire se rapportant à une relation) qui conduirait à la définition de règles d'usage du monde auxquelles chacun pourrait souscrire sans faire violence à ses valeurs.

Par exemple, là où des humains entretiennent des relations intersubjectives avec des non-humains, la protection d'un environnement donné serait légitimée par le fait que les animaux y sont traités par les populations locales comme des personnes. Ce régime (de type animiste) serait néanmoins compatible avec des justifications de type naturaliste (optimisation de la biodiversité, piégeage du carbone). Cette éthique reste à construire… pierre par pierre, ou plutôt relation par relation.

Il y a beaucoup d'utopie là-dedans, dira-t-on. Sans doute, si l'on prend utopie dans le bon sens: comme une multiplicité d'avenirs virtuels frayant la possibilité d'une issue qui n'avait pas été envisagée auparavant. ■

BIBLIOGRAPHIE

PH. DESCOLA, La Composition des mondes. *Flammarion*, 2014.

PH. DESCOLA ET T. INGOLD Être au monde. Quelle expérience commune? *Presses universitaires de Lyon, Grands débats: mode d'emploi*, 2014.

PH. DESCOLA, L'Écologie des autres. L'anthropologie et la question de la nature, *Quae*, 2011

B. LATOUR ET P. GAGLIARDI (DIR.). Les Atmosphères de la politique. Dialogue pour un monde commun, *Les Empêcheurs de penser en rond*, 2006.

PH. DESCOLA, Par-delà nature et culture, *Paris, Gallimard, Bibliothèque des sciences humaines*, 2005.

OFFRE NOËL

DURÉE LIBRE

ABONNEZ-VOUS À POUR LA SCIENCE

3 FORMULES AU CHOIX

	FORMULE DÉCOUVERTE	FORMULE PAPIER + HORS SÉRIE	FORMULE INTÉGRALE
Le magazine papier (12 numéros par an	✓	✓	✓
Le hors-série papier (4 numéros par an		✓	✓
L'accès en ligne illimité à pourlascience.fr			✓
L'édition numérique du magazine (12 numéros par an			✓
L'édition numérique du hors-série (4 numéros par an			✓
L'accès aux archives numériques depuis 1996			✓
Votre cadeau : le livre *Le temps des algorithmes* de Gilles Dowek & Serge Abiteboul (74651175)	✓	✓	✓
VOTRE TARIF D'ABONNEMENT	**4,90 €** PAR MOIS **41 %**	**6,50 €** PAR MOIS **40 %**	**3,20 €** PAR MOIS **48 %**

BULLETIN D'ABONNEMENT

À renvoyer accompagné de votre règlement à :

Pour la Science – Service abonnements – 19 rue de l'Industrie – BP 90053 – 67402 Illkirch Cedex – email : pourlascience@abopress.fr

☑ **OUI, je m'abonne à Pour la Science en prélèvement automatique**

PAG18NOEDOS

1 / Je choisis ma formule (merci de cocher) et je complète l'autorisation de prélèvement ci-dessous

☐ FORMULE **DÉCOUVERTE**
12 n° du magazine papier
4,90€ PAR MOIS -41 %
OPV4E90K3

☐ FORMULE **PAPIER + HORS SÉRIE**
12 n° du magazine papier
4 Hors-série papier
6,50€ PAR MOIS -40 %
PPV6E50K

☐ FORMULE **INTÉGRALE**
12 n° du magazine papier
4 Hors-série papier
Accès illimité aux contenus en ligne
3,20€ PAR MOIS -48 %
IPV8E20K1

2 / Mes coordonnées

Nom : .....
Prénom : .....
Adresse : .....
.....
Code postal |_|_|_|_|_| Ville : .....
Tél. : |_|_|_|_|_|_|_|_|_|_|
E-mail : ..... @ .....
(indispensable pour la formule intégrale)

J'accepte de recevoir les offres de Pour la Science ☐ OUI ☐ NON

3 / Mandat de prélèvement SEPA

En signant ce mandat SEPA, j'autorise Pour la Science à transmettre des instructions à ma banque pour le prélèvement de mon abonnement dès réception de mon bulletin. Je bénéficie d'un droit de rétractation dans la limite de 8 semaines suivant le premier prélèvement. Plus d'informations auprès de mon établissement bancaire.

TYPE DE PAIEMENT : PAIEMENT RÉCURRENT

Titulaire du compte
Nom : ..... Prénom : .....
Adresse : .....
.....
Code postal |_|_|_|_|_| Ville : .....

Désignation du compte à débiter
BIC (Identification internationale de la banque) |_|_|_|_|_|_|_|_|_|_|_|
IBAN |_|_|_|_|_|_|_|_|_|_|_|

LES ARBRES ET NOUS, UN AVENIR COMMUN

e fleuve Whanganui, en Nouvelle-Zélande,
acquis le statut de personne juridique.
l est représenté par la communauté Māori.

L'ESSENTIEL

- Dans les années 1970, un juriste américain pose la question du statut juridique des arbres.
- Longtemps méprisée, cette question est aujourd'hui au cœur des problématiques de protection de l'environnement.
- De fait, dans plusieurs pays (Équateur, Colombie, Nouvelle-Zélande…), la nature est devenue un sujet de droit.
- Dans ce cadre, les particularités du végétal obligent à repenser la protection de la nature et à la fonder non pas sur l'idée d'individu, mais sur celle des interactions au sein d'un écosystème.

L'AUTEURE

CATHERINE LARRÈRE
professeure émérite de philosophie à l'université de Paris I-Panthéon-Sorbonne, spécialiste de l'éthique environnementale.

Faire droit au vivant

La nature et le vivant sont désormais des sujets de droit, aptes à plaider leur cause pour leur protection. La parole est à la défense… de l'environnement !

En 1972, Christopher Stone, professeur de droit en Californie, fait sensation avec son article : **« Les arbres doivent-ils pouvoir plaider ? »** Afin d'empêcher la société Walt Disney de construire une station de sports d'hiver dans la vallée de Mineral King, une région célèbre pour ses séquoias, il proposait d'attribuer la qualité de sujets de droit à des entités naturelles, ici des arbres, qui pourraient ainsi plaider en leur nom propre devant les tribunaux.

La question du statut juridique de la nature et du vivant était clairement posée. Elle a depuis connu des rebondissements, des percées, des reculs… Où en est-on aujourd'hui dans la protection de l'environnement ? Le végétal y a-t-il une place particulière dans l'arsenal juridique par sa remise en question de la notion même d'individu ? Doit-on renoncer à l'idée de statut au profit de celle de relation ? Pour répondre, retour à l'affaire Stone.

Le Sierra Club, célèbre ONG environnementale, attaqua le projet de Walt Disney en justice, mais la Cour d'appel de Californie rejeta cette demande au motif que l'association n'avait pas d'intérêt à agir, ses membres ne subissant aucun préjudice personnel. L'affaire >

devait venir en délibéré devant la Cour suprême des États-Unis lorsqu'intervint Christopher Stone. Son idée : sans doute les membres du Sierra Club ne sont-ils pas personnellement lésés par le projet de Walt Disney, mais les arbres, eux, sont menacés de disparaître. Si leur cause pouvait être personnellement plaidée par un représentant désigné, elle pourrait être gagnée, et le projet serait rejeté.

QUAND DISNEY RENONCE

L'article, porté à la connaissance des juges, n'eut pas l'effet espéré : l'appel fut rejeté. Mais, parmi trois juges qui furent d'avis contraire, le juge William Douglas se rallia aux arguments de Stone, et les cita dans son opinion dissidente. C'était bien la vallée de Mineral King qui était atteinte, arguait-il, et il serait juste de conférer aux objets environnementaux un droit d'agir en justice pour leur propre compte ; pourquoi ne pas ouvrir les tribunaux américains aux « rivières, aux lacs, aux estuaires, aux plages, aux crêtes montagneuses, aux bosquets d'arbres, aux marais et même à l'air » ? Pour finir, Walt Disney, découragé par les retards, abandonna son projet. En 1978, le Congrès intégra la vallée de Mineral King au Parc national de Séquoia.

À sa publication, l'article provoqua de nombreuses réactions négatives, particulièrement en France. Que l'on puisse considérer des arbres comme des sujets de droit en indigna plus d'un, juriste comme philosophe. Accorder des droits à d'autres qu'aux humains était contraire à la séparation des personnes et des choses caractéristique du droit, comme à la tradition humaniste et à la dignité humaine.

Enfin, pourquoi s'inscrire en faux contre la *summa divisio* de l'ordre juridique, qui sépare le droit des personnes et celui des biens, alors qu'un pays comme la France dispose d'un arsenal juridique et réglementaire destiné à protéger la nature ? Après la loi de 1960 qui a déjà assuré la protection de la flore et de la faune des parcs nationaux, la loi du 10 juillet 1976, concernant la protection des espèces sauvages sur le territoire français, a interdit toute atteinte à tout spécimen d'une espèce inscrite sur une liste limitative d'espèces protégées en raison des menaces qui pèsent sur elles. De même permet-elle aux préfets d'interdire toute modification des lieux qui servent d'habitats à des espèces protégées et institue-t-elle en outre des réserves naturelles concernant des espaces plus restreints que ceux des parcs.

Pour déterminer les territoires méritant protection particulière et ayant de ce fait un statut juridique exorbitant du droit commun, comme pour dresser les listes d'espèces menacées il est

L'ÉQUATEUR A FAIT DE LA NATURE UN SUJET DE DROIT EN INSCRIVANT DANS SA CONSTITUTION LES DROITS DE LA TERRE MÈRE

besoin de connaissances scientifiques. Ainsi s'associent droit et sciences naturalistes pour placer la nature sous la protection des États.

Mais, que la nature soit devenue un objet de droit afin d'en assurer la protection n'a pas empêché que se poursuive l'impressionnante érosion de la biodiversité. Les dispositifs juridiques conçus pour protéger la nature sont donc insuffisants : pour faire droit au vivant, ne doit-on pas le reconnaître comme un sujet de droit ?

Selon Christopher Stone, pour qu'un être soit considéré comme un sujet de droit, trois conditions doivent être remplies : il doit pouvoir engager des actions en justice en son nom ; au cours d'un procès, les dommages qu'il a subis doivent être pris en compte indépendamment de toute autre considération ; si des réparations sont obtenues, il doit en être lui-même bénéficiaire. Pour Christopher Stone, la première condition est décisive : elle garantit que les intérêts de l'être qui se défend seront pris en compte, et pas ceux d'un tiers. L'idée est que l'on est toujours mieux défendu par soi-même (ou par son représentant légal).

Cependant, ne peut-on pas concevoir une situation où les deuxièmes et troisièmes conditions seraient satisfaites, sans que la première ne le soit ? Ce serait le cas avec ce que l'on appelle « le préjudice écologique pur ». Celui-ci (défini comme « l'atteinte à des éléments non appropriés, tels les oiseaux mazoutés, ou à des processus comme le fonctionnement d'un écosystème ») a été consacré à l'occasion d'un jugement de la Cour d'appel dans le cadre de l'affaire *Erika*. Aux trois chefs de préjudices concernant les humains (matériel, économique et moral), ce jugement en a ajouté un quatrième, le « préjudice écologique pur résultant d'une atteinte aux actifs environnementaux non marchands ».

Ce préjudice écologique, qui est une atteinte à l'environnement en soi, et le principe de sa réparation ont été inclus dans la loi de 2016 sur la biodiversité et inscrits dans le Code civil. N'est-on pas, avec la reconnaissance du préjudice écologique pur, aussi près que possible de la reconnaissance d'éléments ou d'espaces naturels comme des sujets de droit (les deux dernières conditions), même si la première condition n'est pas respectée ? Faut-il alors regretter avec Marie-Angèle Hermitte, une des rares juristes françaises à soutenir des positions comparables à celle de Christopher Stone, que l'on ne se montre pas cohérent en reconnaissant « le préjudice causé à la nature et à ses composants, sans lui reconnaître la qualité de sujet de droit » ?

La remarque est d'autant plus justifiée que, hors de France, la proposition de Christopher

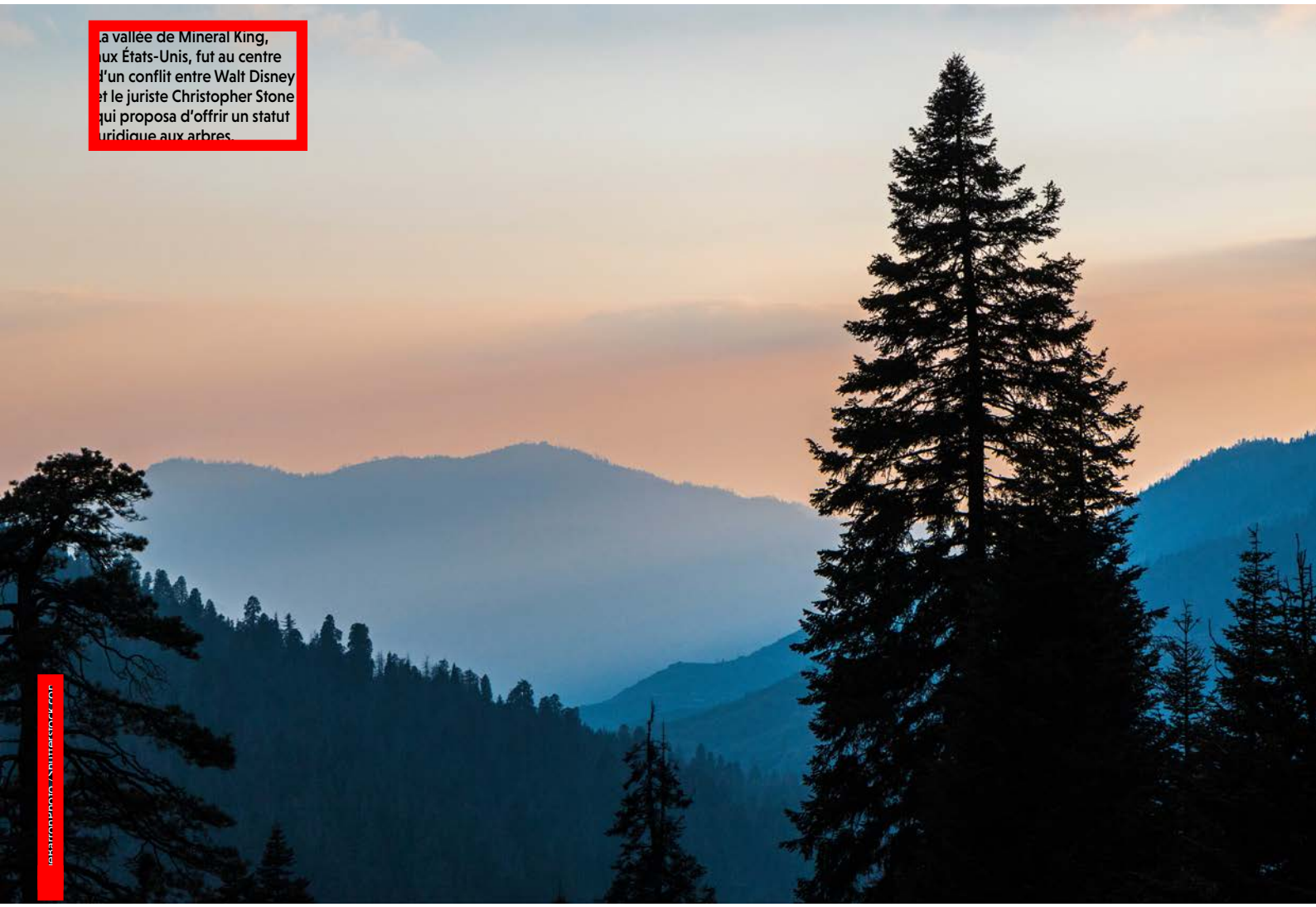
Stone a fait son chemin. En 2008, l'Équateur a fait expressément de la nature un sujet de droit, en inscrivant, dans sa constitution, les droits de la Terre Mère: «La nature ou Pacha Mama, où se reproduit et se réalise la vie, a droit au respect absolu de son existence et au maintien et à la régénération de ses cycles vitaux, de ses fonctions et de ses processus évolutifs. Toute personne, communauté, peuple ou nation, pourra exiger de l'autorité publique le respect des droits de la nature.» De même, la Bolivie a adopté, en 2010, une «loi sur les droits de la Terre-Mère». Le 15 mars 2017, le Parlement Néo-Zélandais a accordé le statut de personne juridique au fleuve Whanganui, situé sur le territoire d'une communauté Maori, désormais son représentant légal.

Le mouvement pour les droits de la nature se développe à travers le monde, où il est mené par des associations de la société civile (Nature Rights, Wild Law...). Il y rejoint des mouvements comparables pour les droits des animaux. Mais, qu'il s'agisse d'individus empiriques, comme les chimpanzés, ou d'entités plus abstraites comme un fleuve ou une forêt – au même titre qu'un État ou une entreprise – ce sont des personnes individualisables à qui l'on reconnaît des droits. C'est ainsi que des revendications venues de cultures non occidentales se voient reconnues dans la culture juridique dominante.

ABANDONNER L'INDIVIDU

Or, l'on peut se demander, avec Philippe Descola (*voir À chacun sa nature, par Ph. Descola, page 98*), s'il n'y a pas là un obstacle à la véritable protection de l'environnement. Plutôt que d'attribuer des droits à des entités individualisées, en vertu de leurs qualités intrinsèques, ne faudrait-il pas se tourner du côté de la relation, vers «l'idée que des systèmes de relations plutôt que des qualités attachées à des êtres devraient former le fondement d'un nouvel universalisme des valeurs»? On échapperait au conflit autour de la qualité de sujets de droit, tout en se donnant les moyens de représenter le vivant.

L'intérêt grandissant porté au végétal peut être utile dans cet effort pour échapper à l'individualisme juridique dominant. Sans doute une partie de cet intérêt vient-elle de ce que les »



La vallée de Mineral King, aux États-Unis, fut au centre d'un conflit entre Walt Disney et le juriste Christopher Stone qui proposa d'offrir un statut juridique aux arbres.

jesadaphoto/Adobestock.com

végétaux sont, comme nous, des êtres vivants, que nous pouvons entrer en sympathie avec des arbres et que l'on se préoccupe des séquoias, ou de «ces chênes qu'on abat». Mais les végétaux nous attirent aussi par tout ce qui les distingue de nous. Qu'il s'agisse des aptitudes cognitives ou de la sensibilité, on peut passer des hommes aux animaux sans rupture brusque, et c'est en fonction de la proximité qu'ils ont avec nous que nous accordons des droits à ceux que nous reconnaissons comme des «êtres sensibles».

LE VÉGÉTAL SI PARTICULIER

C'est plus difficile avec les végétaux. Ils nous donnent sur le monde vivant un point de vue qui n'est pas la projection extensive du nôtre et nous obligent à nous décentrer par rapport à nous-mêmes. À l'inverse des animaux aisément individualisables, les contours spatiaux et temporels des végétaux sont flous. Où situer l'individualité d'une plante qui se développe, se bouture, repousse… ? Les frontières spatiales des végétaux sont difficiles à repérer et d'autant plus qu'une large partie de leur vie se passe sous terre. C'est là qu'ont lieu des échanges symbiotiques, entre champignons et arbres par exemple. Où placer alors le niveau de l'individu? Faute de pouvoir être clairement individualisées, les plantes nous invitent à revenir sur l'évidence de l'individu.

À étudier les végétaux, on ne découvre pas des individus, mais des unités d'interaction dans des processus fonctionnels, des nœuds dans un ensemble de relations. Plutôt que de s'enfermer dans l'impasse des débats sur les qualités intrinsèques qui permettent ou non à des entités naturelles d'être des sujets de droit, ne vaut-il pas mieux chercher la solution à la représentation juridique des non-humains du côté des relations? Il ne s'agit pas tant de représenter des personnes que, comme le dit Philippe Descola, «des écosystèmes, c'est-à-dire des rapports d'un certain type entre des êtres localisés dans des espaces plus ou moins vastes, des milieux de vie donc».

Cette idée est au cœur des développements les plus récents de la protection de l'environnement. Avec la rivière Whanganui, la loi entend protéger un ensemble de relations, pas le fleuve en tant qu'individu disposant de droits. Et si une communauté Maori en est désignée comme représentant légitime, c'est bien que les humains en font partie. Qu'il s'agisse de Pacha Mama, d'une rivière, ou de la forêt amazonienne, en leur accordant un statut propre, on protège des milieux de vie, comprenant humains et non-humains dans leur interdépendance.

Les non-humains ne plaideront jamais directement devant un tribunal. Ils doivent y être représentés. Traditionnellement, ce rôle est attribué. C'est ce qui se passe pour les mineurs: en cas de défaillance parentale, c'est l'État qui intervient. Cependant, ni Christopher Stone, ni le juge Douglas ne pensaient que cela suffirait: si ce dernier s'était rallié à la position du premier, c'est qu'il jugeait que les agences fédérales se faisaient trop souvent l'écho des intérêts économiques. Mais ce qui comptait pour eux, ce n'était pas tant la qualité des représentants (organismes publics ou ONG), que celle des relations établies. Selon Stone, tout «ami» d'une entité naturelle devrait pouvoir demander la nomination d'un tuteur. Le juge Douglas précise: «Tous ceux qui ont une relation signifiante à ce cours d'eau (pêcheur, canoéiste, zoologiste…) doivent avoir la possibilité de parler en faveur des valeurs que cette rivière représente.»

Suivre ces conseils, c'est sortir de la relation autorité publique-expert scientifique qui a caractérisé la protection de la nature et les politiques environnementales, tout particulièrement en France. Fonder la protection de la nature sur les relations, conduit en effet à diversifier non seulement ceux qui sont en charge de défendre la nature, mais également les savoirs convoqués pour ce faire. Pour pouvoir représenter les non-humains, pour décrypter leurs intérêts, des savoirs scientifiques sont requis, mais pas uniquement. Ce que nous savons des animaux, des végétaux, des ensembles naturels avec lesquels nous sommes en relation est aussi accessible par une diversité de savoirs, qui renvoient à la diversité des pratiques humaines.

Aussi, à côté des savoirs scientifiques institutionnalisés, il faut se tourner vers les savoirs locaux, dont la Convention sur la diversité biologique de 1992 reconnaît l'importance. Les prendre en considération aide à tenir compte de la diversité des cultures non occidentales, mais également occidentales: nous aussi, en Occident, avons nos savoir-faire et nos savoirs locaux. ■

AVEC LA RIVIÈRE WHANGANUI, LA LOI ENTEND PROTÉGER UN ÉCOSYSTÈME, UN ENSEMBLE DE RELATIONS, PAS LE FLEUVE EN TANT QU'INDIVIDU

BIBLIOGRAPHIE

PH. DESCOLA, *Humain, trop humain, Penser l'anthropocène*, R. BEAU ET C. LARRÈRE (Éd.), Les Presses de Sciences Po, pp. 19-35, 2018.

C. STONE, *Les arbres doivent-ils pouvoir plaider? Vers une reconnaissance de droits juridiques aux objets naturels*, 1972, trad. T. Lefort-Martine, préface de C. Larrère, Le passager clandestin, 2017.

C. LARRÈRE ET R. LARRÈRE, *Penser et agir avec la nature, Une enquête philosophique*, La Découverte, 2015.

M.-A. HERMITTE, La nature, sujet de droit ?, *Annales, Histoire, Sciences Sociales*, 66e année, n° 1, p. 205, janvier-mars 2011.

ABONNEZ-VOUS À

POUR LA

SCIENCE

OFFRE NOËL 1 AN

3 FORMULES AU CHOIX

	FORMULE DÉCOUVERTE	FORMULE PAPIER + HORS SÉRIE	FORMULE INTÉGRALE
Le magazine papier (12 numéros par an	✓	✓	✓
Le hors-série papier (4 numéros par an		✓	✓
L'accès en ligne illimité à pourlascience.fr			✓
L'édition numérique du magazine (12 numéros par an			✓
L'édition numérique du hors-série (4 numéros par an			✓
L'accès aux archives numériques depuis 1996			✓
Votre cadeau : le livre *Le temps des algorithmes* de Gilles Dowek & Serge Abiteboul (74651175)	✓	✓	✓
VOTRE TARIF D'ABONNEMENT	**59 €** Au lieu de 99,80 € **41 %** D'ÉCONOMIE	**79 €** Au lieu de 131,40 € **40 %** D'ÉCONOMIE	**99 €** Au lieu de 194,40 € **48 %** D'ÉCONOMIE

BULLETIN D'ABONNEMENT

À renvoyer accompagné de votre règlement à :

Pour la Science – Service abonnements – 19 rue de l'Industrie – BP 90053 – 67402 Illkirch Cedex – email : pourlascience@abopress.fr

☑ OUI, je m'abonne pour 1 an à POUR LA SCIENCE

1 / Je choisis ma formule (merci de cocher)

☐ FORMULE **DÉCOUVERTE** — 12 n° du magazine papier — **59€** au lieu de 99,80€ — ACCÈS

☐ FORMULE **PAPIER + HORS SÉRIE** — 12 n° du magazine papier + 4 Hors-série papier — **79€** au lieu de 131,40€ — ACCÈS

☐ FORMULE **INTÉGRALE** — 12 n° du magazine papier + 4 Hors-série papier + Accès illimité aux contenus en ligne — **99€** au lieu de 194,40€ — ACCÈS

PAG18NOEDOS

2 / J'indique mes coordonnées

☐ M. ☐ Mme

Nom : ..... Prénom : .....

Adresse : .....

Code postal |_|_|_|_|_| Ville : .....

Téléphone |_|_|_|_|_|_|_|_|_|_|

Email : (indispensable pour la formule intégrale)

..... @.....

J'accepte de recevoir les offres de Pour la Science ☐ OUI ☐ NON

3 / Je choisis mon mode de règlement

☐ **Par chèque** à l'ordre de Pour la Science

☐ **Carte bancaire**

N° |_|_|_|_| |_|_|_|_| |_|_|_|_| |_|_|_|_|

Date d'expiration |_|_|_|_| Clé (Les 3 chiffres au dos de votre CB) |_|_|_|

Signature obligatoire :

Réduction par rapport au prix de vente en kiosque et l'accès aux archives numériques. Durée d'abonnement : 1 an. Délai de livraison : dans le mois suivant l'enregistrement de votre règlement. Offre valable jusqu'au 31/03/2019 en France métropolitaine uniquement. Pour un abonnement à l'étranger, merci de consulter notre site https://boutique.pourlascience.fr. Photos non contractuelles.

Les informations que nous collectons dans ce bulletin d'abonnement nous aident à personnaliser et à améliorer les services que nous vous proposons. Nous les utiliserons pour gérer votre accès à l'intégralité de nos services, traiter vos commandes et paiements, et vous faire part notamment par newsletters de nos offres commerciales moyennant le respect de vos choix en la matière. Le responsable du traitement est la société *Pour la Science*. Vos données personnelles ne seront pas conservées au-delà de la durée nécessaire à la finalité de leur traitement. *Pour la Science* ne commercialise ni ne loue vos données à caractère personnel à des tiers. Les données collectées sont exclusivement destinées à *Pour la Science*. Nous vous invitons à prendre connaissance de notre charte de protection des données personnelles à l'adresse suivante : https://rebrand.ly/charte-donnees-pls. Conformément à la réglementation applicable (et notamment au Règlement 2016/679/UE dit « RGPD ») vous disposez des droits d'accès, de rectification, d'opposition, d'effacement, à la portabilité et à la limitation de vos données personnelles. Pour exercer ces droits (ou nous poser toute question concernant le traitement de vos données personnelles), vous pouvez nous contacter par courriel à l'adresse protection-donnees@pourlascience.fr

Groupe Pour la Science - Siège social : 170 bis, boulevard du Montparnasse CS20012 - 75680 Paris CEDEX 14 - Sarl au capital de 32 000€ - RCS Paris B 311 797 393 - Siret : 311 797 393 000 23 - APE 5814 Z

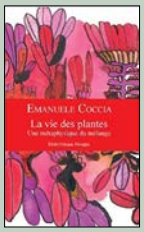
À LIRE EN PLUS

Les arbres doivent-ils pouvoir plaider ?
C. STONE. PRÉFACE DE C. LARRÈRE
LE PASSAGER CLANDESTIN, 2017
(130 PAGES, 12 EUROS)

Par ce texte datant de 1972 (et jamais auparavant traduit en français), Christopher Stone, juriste, a contribué de façon décisive à la prise de conscience de la valeur intrinsèque de la nature. L'originalité de sa position tient à son caractère juridique: en conférant aux entités naturelles le droit de se défendre en justice par l'intermédiaire de représentants, il ouvrait la voie au primat de leur préservation sur le pur calcul économique. L'idée a depuis fait son chemin, et aujourd'hui, un débat philosophique et juridique intense interroge les liens unissant humains et non-humains sur notre planète.

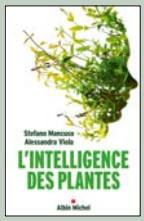
Dans la peau d'une plante
CATHERINE LENNE
BELIN, 2014
(256 PAGES, 23 EUROS)

Fleur d'un jour, chêne millénaire, brin d'herbe, arbre majestueux: à la ville, au jardin, en promenade, les plantes nous entourent. Mais sait-on vraiment comment elles vivent? En soixante-dix questions impertinentes, l'auteur vous transporte dans la peau d'une plante: sa vie sexuelle, sa vie sociale, ses problèmes de poids, ses voyages, rien ne vous échappera! Vous apprendrez que les plantes ressentent les caresses, qu'elles bougent de vrais mouvements, qu'elles savent parler aux insectes et mille autres choses plus étonnantes encore...



La Vie des plantes
EMANUELE COCCIA
PAYOT-RIVAGES, 2016
(192 PAGES, 18 EUROS)

Les végétaux incarnent le lien le plus étroit et élémentaire que la vie puisse établir avec le monde. Dans ce livre, l'auteur part de leur point de vue – celui des feuilles, des racines et des fleurs – pour comprendre le monde non plus comme une simple collection d'objets, ou un espace universel contenant toute chose, mais bien comme l'atmosphère générale, le climat, un lieu de véritable mélange métaphysique. Et l'on se rend alors compte de l'importance des plantes que pourtant la philosophie, et même la biologie, ont longtemps négligées.



L'Intelligence des plantes
STEFANO MANCUSO ET ALESSANDRA VIOLA
ALBIN MICHEL, 2018
(240 PAGES, 18 EUROS)

Les plantes sont-elles intelligentes? Oui, et bien plus que nous ne pourrions l'imaginer, nous répond l'auteur, fondateur de la neurobiologie végétale. Il est le premier à avoir démontré que, comme tous les êtres vivants, les plantes discernent formes et couleurs, mémorisent des données, communiquent. Elles ont une personnalité et développent une forme de vie sociale basée sur l'entraide et l'échange. Ce livre nous plonge dans un incroyable voyage au cœur du monde végétal. Un monde qui, en formant plus de 99% de la biomasse, est indispensable à l'humanité.

BEAU LIVRE

Les Grandes Serres du Jardin des plantes Plantes d'hier et d'ailleurs
ÉRIC JOLY, DENIS LARPIN ET DARIO DE FRANCESCHI
LE POMMIER/MNHN, 2016
(192 PAGES, 39 EUROS)

Les serres du Jardin des plantes ont été entièrement rénovées et réaménagées. C'était un pari un peu fou! Ce livre raconte comment ce défi a été relevé et nous invite à une superbe rencontre avec des plantes des quatre coins du monde, nous plonge dans leur histoire et nous incite à préserver leur richesse. Ce récit haut en couleurs du compagnonnage des hommes et des plantes est éclairé par le regard plein de sensibilité curieuse du photographe Manuel Cohen qui a suivi tout le chantier.

RENDEZ-VOUS

P. 110

REBONDISSEMENTS
DES ACTUALITÉS SUR
DES SUJETS ABORDÉS
DANS LES HORS-SÉRIES PRÉCÉDENTS

P. 114

DONNÉES À VOIR
DES INFORMATIONS
SE COMPRENNENT MIEUX
LORSQU'ELLES SONT MISES EN IMAGES

P. 116

LES INCONTOURNABLES
DES LIVRES, DES EXPOSITIONS,
DES SITES INTERNET, DES VIDÉOS,
DES PODCASTS… À NE PAS MANQUER

P. 118

SPÉCIMEN
UN ANIMAL ÉTONNANT CHOISI
PARMI CEUX PRÉSENTÉS SUR
LE BLOG « BEST OF BESTIOLES »

P. 120

ART & SCIENCE
COMMENT UN ŒIL SCIENTIFIQUE
OFFRE UN ÉCLAIRAGE INÉDIT
SUR UNE ŒUVRE D'ART

Hors-Série 100 : Musique

L'hypothèse AC/DC est contredite !

Quoi qu'ait pu en dire le groupe australien AC/DC, le rock'n'roll est bien une pollution sonore : il perturbe les écosystèmes !

Le *Hors-Série* n° 100 : **«Good vibrations. De la physique des ondes à la musicothérapie» vantait les nombreux bienfaits de la musique.** Mais n'aurait-elle pas des inconvénients ? Il semble que oui, à en croire les travaux de Brandon Barton, de l'université du Mississippi, aux États-Unis. Avec son équipe, il s'est intéressé à l'hypothèse dite AC/DC, née du titre d'une chanson du groupe de hard rock australien paru en 1980 sur l'album *Back in black : Rock and roll ain't noise pollution* («Le rock'n'roll n'est pas une pollution sonore»).

Comment la vérifier ? En diffusant de la musique d'AC/DC dans la nature ! C'est ce qu'ils ont fait, plus précisément avec un petit écosystème reconstitué mettant en scène des coccinelles *Harmonia axyridis*, des pucerons *Aphis glycines* et des plants de soja *Glycine max*. C'est une chaîne trophique, ou alimentaire, les premiers mangeant les seconds, eux-mêmes se nourrissant des troisièmes.

Les biologistes ont ensuite soumis pendant 18 heures l'ensemble à différents types de musiques, et mêmes à un mix de sons urbains (sirènes, moteurs, engins de chantier…). Le volume était élevé puisqu'il était comparable à celui d'une rue citadine très fréquentée. Sous l'emprise de la musique rock et des bruits urbains, les coccinelles ont moins mangé de pucerons. Étonnamment, l'effet est moins marqué avec la musique country ! Le groupe Warblefly aurait même un effet positif.

Brandon Barton et ses collègues ont été sans pitié et ont ensuite soumis l'écosystème miniature à l'album *Back in Black* pendant… deux semaines. La prédation s'est là encore effondrée, entraînant une augmentation notable du nombre de pucerons et, en conséquence, une chute de la quantité de biomasse du soja.

Les auteurs de l'étude ignorent encore les mécanismes de ces perturbations, mais ils confirment bien que les sons d'origine humaine ont des conséquences environnementales.

La chanson *Rock and roll ain't noise pollution* avait été écrite en réponse au gouvernement néo-zélandais qui avait comparé la musique d'AC/DC à une «pollution sonore». Il ne s'était pas trompé. La chanson continue en clamant : «Le rock'n'roll ne mourra jamais». Une nouvelle hypothèse à tester ?

B. BARTON *ET AL.*, ECOLOGY AND EVOLUTION, VOL. 8(15), PP. 7649-7656, 2018

AC/DC nuit gravement… aux chaînes alimentaires

Moi, mouche et malade

Dans le nouveau regard que proposait de porter l'arsenal des nouvelles thérapies», l'accent était mis sur le rôle de l'environnement social dans le développement de la maladie. Une nouvelle preuve de ces liens vient d'être apportée par Erika Dawson, de l'université Paris-Sud, à Gif-sur-Yvette, et ses collègues. Ils ont montré qu'une mouche, atteinte de l'équivalent d'un cancer colorectal, maintenue en isolement social voit sa maladie progresser plus rapidement que si elle interagit avec d'autres mouches. Plus étonnant, la nature du groupe influe sur la dynamique tumorale. La progression de la tumeur d'une mouche malade est plus rapide quand l'insecte est en présence de mouches saines, plutôt que malades. Pour quelles raisons ? L'analyse d'enregistrements vidéo révèle qu'une mouche malade, avec des insectes sains, reste dans une forme d'isolement social. Ainsi, les interactions sociales influent sur le cancer, mais l'inverse est également vrai.

E. DAWSON *ET AL.*, NATURE COMMUNICATIONS, VOL. 9, ART. 3574, 2018

Une loi qui change de nom

Le *Hors-Série* n° 97 : «Et si le big bang n'avait pas existé ?» racontait l'expansion de l'Univers, c'est-à-dire comment à grande échelle les objets composant l'Univers (galaxies, amas…) s'éloignent les uns des autres. Elle aurait été découverte par l'Américain Edwin Hubble qui a donné son nom à une loi décrivant ce mouvement. Problème, il a été précédé de deux ans par le Belge Georges Lemaître. Pour y remédier, l'union astronomique internationale, réunie fin août à Vienne, a voté une résolution (la B4) stipulant que l'on doit désormais parler de la loi de Hubble-Lemaître. Justice a été rendue ! Un vote électronique doit entériner la décision.

LA RÉSOLUTION B4 : HTTP://BIT.LY/HU-LEM

Hors-Série 98 : Big data

Le big data au service du big data

Les besoins en espace de stockage des données croissent sans cesse pour notamment nourrir les algorithmes des intelligences artificielles. Le *Hors-Série* n° 98 : «Big data. Vers une révolution de l'intelligence» le rappelait. Ces besoins vont de pair avec une augmentation vertigineuse de la consommation d'énergie, ne serait-ce que pour refroidir les serveurs entreposés dans d'immenses fermes. Faire des économies dans ce domaine est donc un enjeu important, aussi bien financier qu'environnemental. Pour les réaliser, pourquoi ne pas justement utiliser une intelligence artificielle? C'est ce qu'ont fait les équipes de Deepmind pour améliorer l'efficacité énergétique des *data centers* de Google, les deux entreprises étant désormais des filiales d'Alphabet. Les ingénieurs racontent leurs travaux dans le post d'un blog.

Ils ont conçu une intelligence artificielle qui, toutes les cinq minutes, récupère les données des milliers de capteurs la renseignant sur l'état de refroidissement de l'infrastructure informatique. Partant, avec ses neurones artificiels, le système examine les différents scénarios possibles de la consommation d'énergie à venir et détermine la façon dont on peut la minimiser.

Selon Google, après seulement quelques mois d'utilisation, les économies d'énergie atteignent déjà environ 30%. Les ingénieurs espèrent faire encore mieux, à mesure que le volume de données recueillies augmentera.

Ainsi, Deepmind ne se contente plus de jouer aux échecs ou au go, il est entré dans la vie professionnelle et se rend utile.

LE POST DE BLOG DE DEEPMIND : HTTP://BIT.LY/DM-COOL

Hors-Série 99 : Cancer

Le gène zombie des éléphants

Les éléphants disposent d'un arsenal anticancéreux. On a découvert un nouvel acteur de ce bouclier : un gène zombie, c'est-à-dire un gène inactif qui a été réactivé

Si l'éléphant peut être aussi gros, c'est qu'il est bien armé contre le cancer.

L'un des articles du *Hors-Série* n° 99 : «Cancer. L'arsenal des nouvelles thérapies» révélait le secret des éléphants face au cancer : ces animaux sont dotés de vingt copies du gène suppresseur de tumeur *TP53*, là où les humains n'en ont qu'une. Ce n'est pas tout ! L'équipe de Juan Manuel Vazquez, de l'université de Chicago, aux Etats-Unis, en a découvert un peu plus sur l'arme secrète des éléphants : un gène zombie, c'est-à-dire un gène inactif chez les mammifères qui a été «ressuscité» chez l'éléphant.

Un tel arsenal, chez l'éléphant, résout le paradoxe de Peto. De quoi s'agit-il ? Avec ses 7 tonnes, un éléphant contient environ 100 fois plus de cellules qu'un être humain, et devrait donc être plus touché par le cancer, dont la probabilité augmente avec le nombre de divisions cellulaires. Pourtant, Richard Peto, épidémiologiste à l'université d'Oxford, en Grande-Bretagne, a montré que l'incidence du cancer n'est pas corrélée avec le nombre de cellules de l'organisme. L'éléphant est protégé par ses 20 gènes *TP53*, et ce gène zombie. En quoi consiste-t-il ?

Il s'agit du gène *LIF6* (*leukemia inhibitory factor 6*). Voici le scénario. Dans une cellule dont l'ADN est lésé, suite à une mutation par exemple (une première étape vers le cancer), la protéine codée par les gènes *TP53* détecte l'anomalie et réagit en activant le gène *LIF6*. La protéine codée s'attaque aux mitochondries des cellules endommagées et mène ces dernières sur la voie de l'apoptose, c'est-à-dire le suicide cellulaire. Ainsi, les cellules cancéreuses putatives sont éliminées avant qu'elles n'aient le temps de s'installer.

Une analyse phylogénétique des proboscidiens (le groupe des éléphants), éteints ou non, montre que la réactivation de *LIF6* et de son lien avec *TP53* coïncide avec l'accroissement des volumes corporels au cours de l'évolution. C'est donc grâce à *LIF6* que d'énormes éléphants parcourent, encore, les savanes.

M. VAZQUEZ *CELL REPORTS*, VOL. 24, PP. 1765-1776, 2018

Hors-Série 97 : Big Bang

La réponse est dans le vent… de molécules

Comment les galaxies régulent-elles la formation des étoiles en leur sein ? En envoyant de grandes bouffées de gaz moléculaire vers l'extérieur.

Le *Hors-Série* n° 97 : « Et si le big bang n'avait pas existé ? » se faisait l'écho de la formation des galaxies, quelques centaines de milliers d'années après le big bang. Pour bien comprendre le phénomène, plusieurs questions restent en suspens, notamment sur le contrôle de la formation des étoiles. Justin Spilker, de l'université d'État du Texas, à Austin, et ses collègues apportent des éléments de réponse grâce à *Alma*, un radiotélescope géant observant les ondes millimétriques installé dans le désert d'Atacama, au Chili. Ils ont observé un vent de molécules, de l'hydroxyle OH, s'échappant à 800 kilomètres par seconde d'une lointaine et donc jeune galaxie, nommée SPT2319-55, à quelque 12 milliards d'années-lumière.

Dans certaines galaxies, notamment la nôtre, la Voie lactée, les étoiles se forment au rythme, tranquille, d'environ une par an. Dans d'autres, en revanche, c'est une frénésie avec jusqu'à 1000 étoiles annuelles ! La consommation de gaz est alors telle que la galaxie pourrait s'épuiser rapidement et disparaître.

Ce n'est pas le cas. Un mécanisme contre-carre donc cette fougue. Un de ceux imaginés met en scène des échappées de gaz vers l'extérieur de la galaxie, dans le halo. Ce gaz s'en ira définitivement ou bien pourra être progressivement récupéré, ce qui ralentit la croissance galactique.

Quel est le moteur de ces souffles ? On suppose qu'il s'agit de supernovae (les explosions des étoiles qui, justement, se sont très vite formées) ou bien un effet secondaire de la chute de gaz dans le trou noir supermassif niché au cœur de la galaxie.

Toujours est-il que ces vents de molécules n'avaient jamais été observés. Les résultats de l'équipe de Justin Spilker confirment donc ce scénario. Ils ont été aidés par un effet de lentille gravitationnelle d'une galaxie située entre le Chili et SPT2319-55. Celle-ci apparaissait plus brillante, suffisamment en tout cas pour détecter la signature de l'hydroxyle. On sait désormais que pour se calmer les galaxies soufflent un peu. C'est de la méditation !

J. SPILKER *ET AL.*, SCIENCE, VOL. 361, PP. 1016-1019, 2018

Un vent de molécules s'échappe d'une galaxie où des étoiles sont en train de se former

Musique et glace au chocolat

La musique influe sur notre cerveau et sur les émotions, plusieurs articles du *Hors-Série* n° 100 : « Good vibrations. De la physique des ondes à la musicothérapie » en faisait état. Il semblerait qu'elle joue un rôle également dans le plaisir que nous prenons à manger… une glace au chocolat ! C'est ce qu'ont montré Kevin Kantono, de l'université d'Auckland, en Nouvelle-Zélande, et ses collègues. Les sujets ont été placés dans différentes conditions (laboratoire, environnement naturel…) et contextes musicaux (musique neutre, plaisante…), et invités à déguster une crème glacée. Ils ont également été interrogés sur différentes qualités perçues. Résultat ? Les qualificatifs « chocolaté », « sucré » et « lacté » sont plus souvent cités dans des conditions naturelles qu'en laboratoire. En écoutant une musique appréciée ou neutre, les individus questionnés ont plus souvent cité « sucré », alors qu'avec une musique déplaisante, l'adjectif « amer » était plus fréquent. Conclusion : pour apprécier une glace au chocolat, éviter les laboratoires où résonne une musique qui vous horripile !

K. KANTONO *ET AL.*, FOOD RESEARCH INTERNATIONAL, VOL. 113, PP. 43-56, 2018

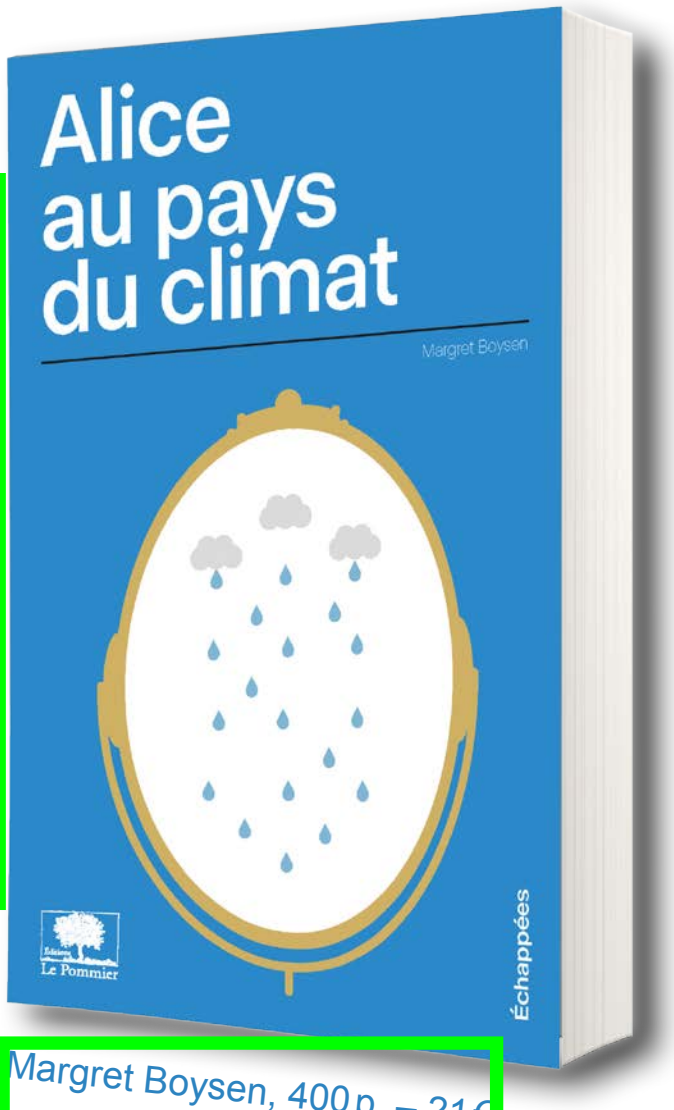
Devenez Rudolf Noureev

Les prouesses de l'apprentissage profond, le *deep learning*, notamment celles détaillées dans le *Hors-Série* n° 98 : « Big data. Vers une révolution de l'intelligence » ne cessent d'étonner. Il en va de même des travaux d'Alexia Efros et de ses collègues de l'université de Californie, à Berkeley, aux États-Unis. Ensemble, ils ont élaboré un système vidéo qui permet de transférer les mouvements d'un danseur source à un individu dont on a au préalable enregistré quelques mouvements standard. La prochaine fois que votre beau-frère vous montre une vidéo de lui dansant à la perfection Michael Jackson, méfiance…

ARXIV.ORG/ABS/1808.07371

Climat :
le pari de l'imaginaire

Quand Alice passe
de l'autre côté du miroir...
c'est pour se retrouver
au cœur des modèles
climatiques !
La fiction
à la rescousse
d'un enjeu de société.



Margret Boysen, 400 p. – 21 €

Éditions
Le Pommier

Retrouvez toutes nos nouveautés sur notre site
www.editions-lepommier.fr

Plus le nombre de couches d'oignons est élevé, plus le pays correspondant utilise des systèmes d'anonymisation pour circuler sur le Net. Le plus connu d'entre eux est Tor, qui signifie *The Onion Router*... Chaque oignon est farci d'une préparation typique du pays

Dans ces œufs au plat, le jaune est proportionnel au pourcentage de femmes dans les universités. Les ingrédients supplémentaires sont typiques des pays représentés, par exemple une endive, une asperge... pour la Belgique.

Des données aux petits oignons

Comment représenter le taux de criminalité en Finlande, les inégalités face à la pollution, la fréquentation de Facebook dans les pays arabes, ou tout autre jeu de données ? Par des carrés et des lignes ? Non, à l'heure de la *data cuisine*, on choisira plutôt des plats cuisinés.

Dans ces cocktails à base de vodka, la quantité de zestes de citron rend compte de la présence de bactéries fécales (en nombre de microorganismes pour 100 millilitres) dans l'eau du port de Boston.

Prenez quelques oignons, de la courge, du fromage, des olives... Pour quel plat? Des oignons farcis, mais d'un genre bien particulier, puisqu'une fois préparés, ils illustreront... l'utilisation des systèmes d'anonymisation sur Internet dans différents pays (*voir page ci-contre*). D'autres exemples? Avec une pizza, révélez le mix énergétique suisse et la part d'énergies renouvelables. Sur une tartine de tomates, montrez l'augmentation du chômage chez les jeunes en Espagne. En d'autres termes, devenez adepte de la *data cuisine*, qui a été exposée à la Fondation EDF, à Paris, durant tout l'été!

Le concept a été imaginé par le cabinet d'art et de design Prozessagenten, à Berlin, en Allemagne, avec Moritz Stefaner, un expert en *data visualisation*. À l'occasion d'ateliers ouverts et collaboratifs, plusieurs participants sont invités à discuter, concevoir, confectionner et déguster des plats dont une partie des ingrédients consiste en des données. Il s'agit de les révéler, de les analyser, de les faire parler à travers un plat. De tels ateliers se sont déjà tenus à Helsinki, à Leeuwarden (Belgique), à Pristina (Kosovo), à Bâle, à Berlin, à Boston...

Dans une cuisine, la *data visualisation* gagne en outils de représentation des données: outre les lignes, les surfaces et les volumes, on peut jouer sur les quantités d'épices, les formes, les couleurs, les textures, les connotations culturelles (le caviar pour illustrer le luxe), les températures...

Selon les créateurs, une question reste néanmoins ouverte: la non-linéarité de la perception en fonction des stimulus. Une surface qui double est bien perçue deux fois plus grande, mais un plat ayant reçu une double portion de sel est-il deux fois plus salé au goût?

Prenez-vous au jeu, et essayez vous-mêmes!

Pour en savoir plus et assister aux prochains workshops : **http://data-cuisine.net/**

À LIRE

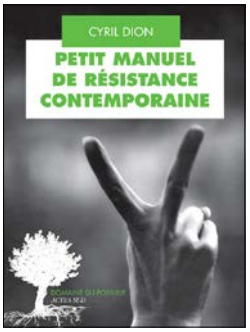
« Il faut dire que les temps ont changé... »

DANIEL COHEN

ALBIN MICHEL, 2018

230 PAGES, 19 EUROS

Dans l'entretien qu'il nous avait accordé pour le *Hors-Série* n° 83, Daniel Cohen, professeur à l'École normale supérieure, à Paris, s'interrogeait **sur l'impact sur la société de ces nouvelles technologies, fondées sur les algorithmes.** Ce thème, parmi d'autres, est au cœur de son nouvel ouvrage où il décortique notre société postindustrielle et nous met en garde contre les nouveaux dangers que fait peser sur nous la société digitale. Dans l'avenir que les Gafam nous promettent et qui est déjà en train d'advenir, nous serons transformés en une série d'informations qu'un logiciel pourra traiter à partir de n'importe quel point du globe. Les questions posées sont cruciales: le travail à la chaîne d'hier a-t-il laissé la place à la dictature des algorithmes? Les réseaux sociaux sont-ils le moyen d'un nouveau formatage des esprits? Les temps changent, mais vont-ils dans la bonne direction? Ce livre permet de comprendre le désarroi dont le populisme est l'expression. Il décrypte des événements dont le sens nous échappe parfois, tout en ayant l'ambition de veiller à la défense des valeurs humanistes au nom desquelles le nouveau monde a, aussi, été créé. Son mot d'ordre est de « s'approprier les technologies nouvelles, mais sans les subir » pour faire surgir des complémentarités inédites entre les technologies et les humains. Un ouvrage recommandé à tout le personnel politique!



Petit manuel de résistance contemporaine

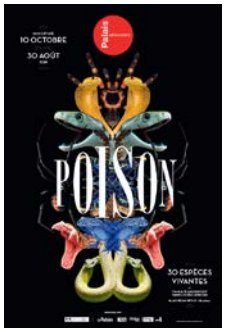
CYRIL DION

ACTES SUD, 2018

160 PAGES, 15 EUROS

La récente démission de Nicolas Hulot de son poste de ministre de l'Écologie a rappelé, s'il y avait encore besoin, **les ravages que l'humanité fait subir à la Terre.** Les fronts sont nombreux: érosion de la biodiversité, réchauffement climatique, pollution... Et l'on peut facilement céder au découragement. Peut-on encore faire face à l'effondrement écologique qui se produit sous nos yeux? L'auteur, qui avait réalisé le documentaire *Demain*, s'interroge sur la nature et sur l'ampleur de la réponse à apporter. Selon lui, le danger est supérieur à celui d'une guerre mondiale! Et le coupable, une idéologie matérialiste, néolibérale uniquement préoccupée par la création de richesses. Il lance alors un appel à la résistance pour reprendre le pouvoir sur notre destinée collective. Et il propose des voies à explorer pour engager cette résistance. Premier constat, manifester, signer des pétitions, boycotter... n'a que peu voire pas d'effet. Prendre les armes n'est pas non plus une bonne solution à ses yeux, et on est plutôt d'accord. Non, la solution passerait par le récit et la transformation de nos façons de voir le monde, seuls à même de porter puissamment les mutations philosophiques, éthiques, politiques nécessaires. Cyril Dion nous enjoint à considérer chacune de nos initiatives comme le ferment d'une nouvelle histoire et à mener une existence où chaque chose que nous faisons, depuis notre métier jusqu'aux tâches les plus quotidiennes, contribue à construire le monde dans lequel nous voulons vivre. En un mot, il s'agit pour chacun de nous de décider de ne plus renoncer!

À VISITER



Poison

Qu'ont en commun les serpents, lézards, crapauds et autres animaux de la nouvelle exposition temporaire du palais de la Découverte? Présentés dans 22 terrariums, ils sont vivants et surtout venimeux! C'est l'occasion de découvrir ces animaux (une trentaine d'espèces au total) et les substances qui font tant peur. Sans oublier les poisons d'origine végétale et minérale. Et d'en apprendre beaucoup sur la plus redoutable arme biochimique inventée par la nature. Quelle est la différence entre venimeux et vénéneux? Et entre piqûre et morsure? D'où vient le botox? Pourquoi de simples pommes de terre peuvent-elles être dangereuses? Les visiteurs découvrent aussi que certains poisons issus de plantes ou de minéraux ont des applications médicinales qui peuvent sauver des vies. C'est aussi le cas de toxines d'origine animale. Ainsi, le venin du mocassin à tête cuivrée *Agkistrodon contortrix* (une vipère) contient une protéine qui stopperait la croissance de cellules cancéreuses chez la souris. Dans les sécrétions cutanées de la rainette *Phyllomedusa sauvagii*, on trouve un analgésique quarante fois plus puissant que la morphine. De quoi surmonter ses phobies et partir à la rencontre du monde des poisons.

Poison, palais de la Découverte, Paris, du 10 octobre 2017 au 30 août 2019. www.palais-decouverte.fr

A VOIR

La plus belle expérience de la physique

S[illegible]

[illegible]

En tout cas, celle élue par les lecteurs de *Physics World*, en 2002 ? David Louapre, sur son site *Science étonnante*, la raconte en vidéo. Il s'agit de l'expérience des fentes d'Young en mécanique quantique. L'expérience initiale, réalisée en 1801, par Thomas Young, a consisté à faire passer de la lumière par deux fentes percées dans un plan opaque. Les figures d'interférence obtenues sur un écran placé derrière ce plan montraient la nature ondulatoire de la lumière. Que se passe-t-il lorsqu'on remplace la lumière par des électrons envoyés un à un ? C'est l'objet de cette « plus belle expérience de la physique », qu'utilisait le physicien américain Richard Feynman dans ses célèbres cours. Et pourtant, en suivant les péripéties de cette expérience (également sur le blog), on se rend compte qu'elle n'a été effectuée réellement qu'en 2013. Une étonnante histoire racontée avec pédagogie.

http://bit.ly/PLS-Young

A ÉCOUTER

Les capacités insoupçonnées des arbres

D[illegible]

[illegible]

de partir au cœur des forêts tropicales, à la découverte des étonnantes capacités des arbres qui les peuplent, en compagnie de Francis Hallé. Lors de cet entretien au long cours, le botaniste revient sur ses découvertes et ses recherches. En cinquante ans de terrain, il a acquis la certitude que l'essentiel au sujet des arbres reste à découvrir. Mais ce qu'on sait déjà est fascinant.

http://bit.ly/FH-Hallé

A VISITER

LE MUSÉE DE LODÈVE

Rouvert depuis le 7 juillet 2018 après quatre années de travaux de rénovation qui l'ont transformé, le musée de la ville de Lodève, dans l'Hérault, propose des expositions permanentes et temporaires qui valent le détour.

Installé dans l'hôtel du Cardinal de Fleury, un élégant bâtiment des XVII^e^ et XVIII^e^ siècles, le musée de Lodève a été fondé en 1957 pour accueillir les collections en sciences de la terre et en archéologie constituées à partir des découvertes faites dans la région. En 1972, il récupère également le fond d'atelier du sculpteur Paul Dardé, surnommé de son vivant « le second Rodin ». Comment mettre en valeur tout ce riche patrimoine ? Par une muséographie innovante entièrement repensée, organisée autour de l'idée d'empreintes. Celles de gouttes de pluie tombées il y a 285 millions d'années, celles des pas d'une famille explorant une grotte il y a 9000 ans, celles du burin qui taille la pierre pour en faire surgir une sculpture. Au final, en trois expositions, les visiteurs sont invités à un voyage de 540 millions d'années.

A travers l'exposition « Traces du vivant », ils découvrent l'histoire de la Terre et celle de la vie sur notre planète telles qu'elles sont racontées notamment par les fossiles et les traces mises au jour dans la région. De fait, ils couvrent quatre ères géologiques et révèlent les allées et venues de la mer, la surrection des montagnes, les changements climatiques, l'activité des volcans. Par exemple, le public peut admirer le squelette d'un reptile de 4 mètres de longueur, reconstitué très récemment (l'article scientifique correspondant est prévu pour 2018).

C'est ensuite le tour de l'exposition « Empreintes de l'homme », qui retrace près d'un million d'années de préhistoire, et particulièrement le Néolithique, quand nos ancêtres chasseurs-cueilleurs sont devenus agriculteurs et éleveurs. Parmi les pièces maîtresses proposées, on ne peut qu'être impressionné par les vases citernes, d'énormes récipients qui étaient disposés sous les stalactites pour y recueillir l'eau si précieuse sur le plateau du Larzac au Néolithique.

« Mémoires de pierres », la dernière exposition permanente est consacrée à l'œuvre de Paul Dardé, dont on trouve également les créations au musée d'Orsay, au musée d'art occidental de Tokyo, l'Art Institute de Chicago…

Enfin, s'ouvrant sur le monumental *Faune* de Paul Dardé, l'exposition temporaire « Faune, fais-moi peur ! Images du faune de l'Antiquité à Picasso » fait dialoguer des œuvres d'époques et techniques différentes et évoque les multiples facettes de cet être mystérieux. On y croise Picasso, Cabanel, Chagall, Moreau et, bien sûr, Nijinsky et son ballet *Prélude à l'Après-midi d'un faune*. Il faut tout de même prévoir un peu plus de temps pour profiter de tous les trésors du musée !

Le site du musée de Lodève : https://www.museedelodeve.fr

SPECIMEN

Les zèbres, rayés de la carte ?

La question est essentielle: quand proie et prédateur sont des espèces en danger, comment les protéger tous les deux? Timothy O'Brien, du centre de recherches Mpala, à Nanyuki, au Kenya, et ses collègues ont tenté d'y voir plus clair en étudiant un cas dans la région de Laikipia, au Kenya. Les protagonistes étaient des lions *Panthera leo* (une espèce classée comme «vulnérable» sur la liste rouge de l'UICN), le zèbre de Grévy *Equus grevyi* («en danger») et celui des plaines *Equus quagga* («quasi menacée»). Les lions, aux effectifs croissants, allaient-ils éliminer les zèbres de Grévy, une espèce dont la densité de population (0,71 individu par kilomètre carré) est plus de 20 fois inférieure à celle des zèbres des plaines (15,9 individus par kilomètre carré)?

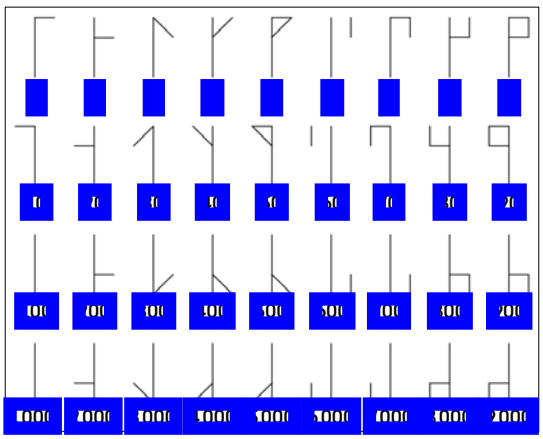
Les études sur le terrain, comparé à des modèles théoriques, ont révélé qu'il n'en était rien. La prédation sur les deux espèces d'équidés est dans les faits inférieure aux simulations. Les auteurs en concluent que les félins n'ont qu'un faible impact sur les zèbres de Grévy. À l'inverse, ils alertent sur d'autres menaces: la compétition avec le bétail itinérant et celle avec les zèbres des plaines.

Cette photographie est extraite du blog *Best of Bestioles* : http://bit.ly/PLS-BOB

T. O'Brien *et al., Resolving a conservation dilemma : Vulnerable lions eating endangered zebras*, PLoS One, vol. 13(8), e0201983, 2018.

Se mettre à l'heure des moines

Dans une de ses créations, un artiste fait revivre un système de numérotation utilisé par des moines cisterciens avant l'adoption des chiffres arabes



Saurez-vous lire l'heure qu'indique cette horloge à l'aide du tableau ci-contre ?

Les chiffres que nous utilisons sont dits arabes, ou indo-arabes, car ils ont été inventés en Inde et popularisés par les Arabes. Connus dès le VIIe siècle, ils se sont propagés en Europe pour être complètement adoptés au moment de [illegible] siècle). Ils ont alors définitivement supplanté les chiffres romains, un système peu approprié pour les calculs. On sait moins que durant la période de transition entre les deux symbolismes, d'autres tentatives de numérotation ont existé. L'une d'elles est mise à l'honneur par Marcin Ignac, artiste, designer et programmeur polonais basé à Londres, en Grande-Bretagne.

Dans une de ses installations – une horloge (*ci-dessous*) –, il utilise un système de numérotation, en usage du XIIe au XVe siècle, essentiellement par des moines cisterciens, et redécouvert dans les années 1990 par David King, ancien professeur à l'université de Francfort, en Allemagne. Celui-ci en a retrouvé la trace dans de nombreux manuscrits en France, en Angleterre, en Italie… et a pu reconstituer leur mode de fonctionnement (*voir page ci-contre*).

Autour d'une tige verticale (en Grande-Bretagne), ou horizontale (en France), l'espace est subdivisé en quatre cadrans correspondant chacun aux unités, dizaines, centaines et milliers. Là, des traits représentent les chiffres de 1 à 9. On peut ainsi écrire les nombres de 1 à 9999 (certaines variantes vont jusqu'à 1 000 000).

Selon David King, ces notations furent d'abord employées pour noter les pages, avant d'être utilisées par des scientifiques, par exemple en tant que graduations sur un astrolabe. Elles reprennent vie avec Marcin Ignac!

D. King, *The Ciphers of the Monks*, Steiner, 2001

Le site de Marcin Ignac : marcinignac.com/

Réponse : De gauche à droite : années (2018), mois (8), jour (24), heures (17), minutes (3), secondes (37), millièmes de seconde (755).

PROCHAIN HORS-SÉRIE

en kiosque le 9 janvier 2019

La mémoire

À TOUS LES TEMPS

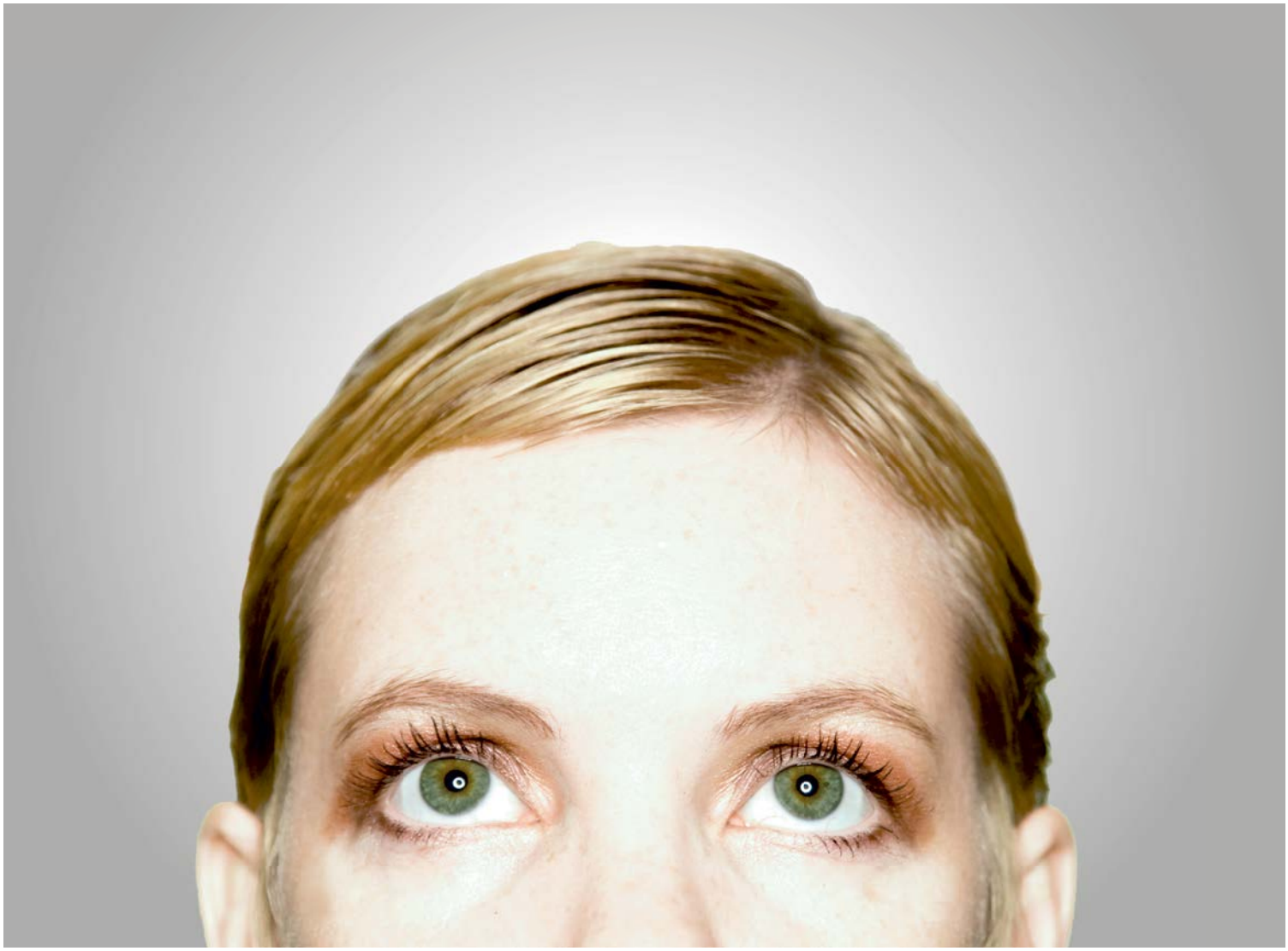
Collective ou individuelle, la mémoire nous raccroche à notre passé pour nous permettre de vivre au mieux le présent. On découvre depuis quelques années qu'elle est aussi orientée vers le futur lorsqu'elle devient projective et qu'elle nous aide à prendre des décisions. Dans tous les cas, elle est au cœur de nombreux travaux en neurobiologie, en psychologie, mais aussi en informatique

Achevé d'imprimer chez Roto Aisne (02) – N° d'imprimeur : N° 1870710110 – N° d'édition : MU2701101L – Dépôt légal : septembre 2018
Commission paritaire n° 0922K82179 du 19-09-17 – Distribution : Presstalis – ISSN : 1240-7085 – Directeur de la publication et gérant : Frédéric Merlo

shutterstock.com

AcademiaNet

La base de données qui rassemble toutes les femmes scientifiques de renommée internationale



AcademiaNet offre un service unique aux instituts de recherche, aux journalistes et aux organisateurs de conférences qui recherchent des femmes d'exception dont l'expérience et les capacités de management complètent les compétences et la culture scientifique.

AcademiaNet, base de données regroupant toutes les femmes scientifiques d'exception, offre:

: Le profil des femmes scientifiques les plus qualifiées dans chaque discipline – et distinguées par des organisations de scientifiques ou des associations d'industriels renommées

: Des moteurs de recherche adaptés à des requêtes par

: Des reportages réguliers sur le thème »Women in Science«

Robert Bosch Stiftung

Spektrum DER WISSENSCHAFT

nature

POUR LA SCIENCE

Une initiative de la Fondation Robert Bosch en association avec Spektrum der Wissenschaft et Nature Publishing Group

www.academia-net.org

handicap international

LANCEZ DES CHAUSSURES PAS DES BOMBES

* STOP AUX BOMBARDEMENTS DES CIVILS

PYRAMIDE DE CHAUSSURES

DANS TOUTE LA FRANCE

EN SEPTEMBRE 2018

EXPOSITION | RÉALITÉ VIRTUELLE | DÉMONSTRATIONS DÉMINAGE | URGENCE HUMANITAIRE | PÉTITIONS

Konbini | digiSchool | RCF RADIO | MILAN

HANDICAP INTERNATIONAL | DESIGN GRAPHIQUE : MELISSA JAY