

## LES PLANTES CULTIVÉES CACHENT-ELLES LA FORÊT ?<sup>1</sup>

### PRÉAMBULE

Le texte suivant s'appuie assez largement sur des informations scientifiques de la biologie végétale. Ce choix de philosopher à partir de la technicité et de l'historicité des objets botaniques correspond à un parti pris.

La proximité de l'humain à ses objets d'étude, sa tendance à anthropomorphiser, voire anthropocentrer, les observations ou les problèmes qui se présentent à lui, a fait l'objet de multiples réflexions philosophiques et épistémologiques. Kant, pour qui « tout intérêt est finalement pratique (...) même celui de la raison spéculative n'est que conditionné et n'est complet que dans l'usage pratique »<sup>2</sup>, Bachelard, qui appelle à « substituer à la notion anthropomorphe de cause la notion scientifique de fonction »<sup>3</sup>, ou Canguilhem pour qui « l'anthropocentrisme est plus aisé à rejeter que l'anthropomorphisme (...) Peut-on être biologistes sans se sentir du côté des vivants ? »<sup>4</sup>. Ces réflexions ne sont-elles pas toujours centrées sur les modes de connaissance ou de pensée de l'humain, alors que les « objets d'étude » en question demeurent souvent dans un certain flou, voire une large indétermination ? La démarche suivie ici tente d'aller dans une autre direction. Elle interroge les effets de l'anthropocentrisation d'objets spécifiques à la biologie végétale, envisagée aussi bien dans sa profondeur historique que dans ses développements techniques récents. Nous tentons ici un pari : une analyse précise de nos connaissances botaniques, actuelles et passées, peut nourrir la réflexion philosophique sur notre rapport aux plantes et, à travers elles, sur nous-mêmes.

1 Remerciements à Jean-François Moreau, Roberto Bacilieri, Jean Gayon†, Jean-Philippe Dubois, Jacques David.

2 E. Kant, *Critique de la raison pratique* [1788], 1ère partie, livre 2, chap. II, §3, trad. J. Gibelin et E. Gilson, Paris, Vrin, rééd. 1983 [1925], p. 136

3 G. Bachelard, *L'activité rationaliste de la physique contemporaine*, Paris, Presses Universitaires de France, 1951, p. 220

4 G. Canguilhem, 'L'homme et l'animal du point de vue psychologique selon Charles Darwin', *Revue d'histoire des sciences et de leurs applications*, vol. 13, n°1, 1960, p. 90-91.

### LES RACINES DE LA QUESTION

La biologie végétale est l'étude des plantes considérées sous l'angle de différentes disciplines : systématique, génétique, physiologie, pathologie, biologie cellulaire, architecture, etc. Nos connaissances botaniques sont donc riches d'approches diversifiées et anciennes. L'ensemble de ces données a été acquis à partir d'espèces végétales aux propriétés variées : herbacées ou ligneuses, annuelles ou pérennes, sauvages ou cultivées.

Une réflexion sur le statut de l'individu chez les plantes<sup>5</sup>, nous a conduit à envisager la place occupée par les plantes cultivées dans notre connaissance de l'ensemble des plantes. Les sciences du végétal se sont fortement appuyées sur les plantes cultivées pour produire des connaissances, la question se pose alors de savoir si ces plantes cultivées ont influencé ce que nous savons de l'ensemble des plantes. Les plantes cultivées ont-elle joué un effet prisme ou loupe, facilitant les découvertes ? Comme elles possèdent des particularités liées à leur histoire avec l'homme, et qu'elles sont utilisées comme des modèles d'étude, infléchissent-elles ou biaisent-elle l'idée que nous nous faisons des végétaux en général ?

En d'autres termes, les plantes cultivées cachent-elles l'ensemble de la forêt des plantes ?

Haudricourt et Hédin, dans l'introduction de leur livre, évoquent quelques caractéristiques de ces plantes cultivées :

« C'est un fait bien connu que la plupart de nos plantes cultivées ne se maintiennent pas en dehors des cultures lorsque celles-ci sont abandonnées. L'intervention constante de l'Homme est nécessaire à la survie de ces plantes dans la concurrence vitale. Pour ces raisons (...) les végétaux que l'Homme cultive pour son usage nous apparaissent en étroite dépendance de l'action humaine (...). Dès que l'action humaine intervient, le processus biologique de l'évolution des végétaux se trouve plus ou moins profondément modifié. »<sup>6</sup>

5 S. Gerber, *Individualité végétale*, Mémoire Master 2 Lophisc, Université Panthéon Sorbonne (Paris 1), Université Paris Sorbonne (Paris 4), 2013.

6 A. Haudricourt, L. Hédin, *L'Homme et les plantes cultivées*, avec une préface d'Auguste Chevalier, Librairie NRF, Gallimard, 1943, p. 7.

Cultiver consiste à « Entretenir et exploiter les qualités d'un être vivant à des fins utilitaires ou esthétiques »<sup>7</sup>. Comme le dit Le Guin, « *If you can't uproot it, domesticate it* », si vous ne pouvez pas la déraciner, domestiquez-la<sup>8</sup> : la domestication équivaut à un déracinement. Les hommes sont dans une grande proximité avec les plantes qu'ils cultivent, ils les manipulent et leurs interventions pour « l'amélioration de la machine végétale »<sup>9</sup> les rendent particulières, puisqu'elles tendent à ressembler à ce pourquoi les hommes s'intéressent à elles ; l'action humaine sur la plante a donc des conséquences en terme biologique.

La proximité de l'homme avec les plantes cultivées et l'interdépendance qui naît de cette relation, conduisent naturellement à conférer à ces espèces une place privilégiée dans les travaux de recherche sur les végétaux en général. Ainsi, au moment de l'introduction de la génétique en France, en 1910, alors que William Bateson vient tout juste de forger ce mot de "génétique", le premier laboratoire français qui s'en revendique, « de génétique et de botanique », est initié par la compagnie Vilmorin dans leur domaine expérimental de Verrières-le-Buisson. Les plantes cultivées (pois, blé, avoine, orge, betterave, haricot, pomme de terre, espèces florales, ...) y sont alors constituées en objets de recherches mendéliennes.

Soixante ans plus tard, en 1970, le département de génétique et d'amélioration des plantes de l'Institut National de la Recherche Agronomique (Inra) travaille sur 65 espèces de plantes cultivées différentes<sup>10</sup>.

Dans les années 1990, une double conversion massive des laboratoires de recherche végétale se produit : conversion à une plante non cultivée et conversion à la génomique. La "mauvaise herbe" *Arabidopsis thaliana*, ou arabette des dames, devient une plante modèle pour la biologie végétale. La fondation nationale des sciences des États-Unis d'Amérique (NSF) vante ses mérites. L'arabette fait partie de la famille des brassicacées et est donc proche de plantes cultivées importantes, comme par exemple le navet, le

<sup>7</sup> "Cultiver", Trésor de la Langue Française informatisé (TLFi)

<sup>8</sup> U. K. Le Guin, *The Dispossessed*, 1974, <http://libcom.org/library/dispossessed-ursula-le-guin>

<sup>9</sup> E. Schribaux, 1911, cité par C. Bonneuil, F. Thomas, INRA, *Plantes et gènes. Recherche agronomique publique et transformation des régimes de production des savoirs en génétique végétale de Mendel aux OGM*, Quæ, L'Harmattan, 2008.

<sup>10</sup> Lévy B.-R., et al., 1972, cité par Bonneuil et Thomas, *Plantes et gènes*, op. cit.

chou, le brocoli, ou le colza. Son cycle de vie est rapide ; elle requiert peu d'espace de culture et des quantités limitées en lumière, air, eau et éléments minéraux ; les descendances sont facilement obtenues (par autofécondation) ; son génome est petit (séquence complète en 2000) et l'ingénierie génétique est facile et rapide à mettre en œuvre dans l'espèce. Les auteurs concluent qu'elle constitue ainsi une espèce « très désirable pour les études de laboratoire »<sup>11</sup>. Si, dans les bases de données bibliographiques, elle est présente dans 2 articles en 1956, elle franchit le seuil des 100 articles la citant en 1990, 1000 en 1995 et 10000 en 2015<sup>12</sup>. En somme, à partir de son statut de "mauvaise herbe" l'arabette est devenue une sorte de plante cultivée, pour des critères particuliers, ni d'ordre alimentaire, ni d'ordre ornemental, mais d'ordre utilitaire et plus précisément scientifique.

#### SCIENCES ET CULTURE DU VÉGÉTAL : UN ANTHROPOCENTRISME ?

Les données acquises sur des plantes cultivées influencent-elles, et de quelle façon, nos connaissances plus générales sur les végétaux ? Cette question peut-être éclairée par deux attitudes, qui affectent la biologie végétale ou toute démarche qui s'intéresse à des espèces éloignées de l'homme et des animaux dits supérieurs (eumétazoaires) : l'anthropocentrisme, ainsi que la pratique, qualifiée de zoocentrisme, qui, comme un prolongement logiques de l'anthropocentrisme, convoque des références systématiquement animales<sup>13</sup>. L'anthropocentrisme est une « doctrine ou attitude philosophique qui considère l'homme comme le centre de référence de l'univers »<sup>14</sup>. Observer les plantes cultivées, à la différence des plantes sauvages, ramène le discours à l'homme, car ces plantes sont humanisées, façonnées selon les besoins humains. Dans cette perspective, choisissons pour exemple la notion d'individu<sup>15</sup>, centrale en

<sup>11</sup> The National Science Foundation – The Multinational *Arabidopsis* Steering Committee – June 2002, *Arabidopsis: The Model Plant*. En ligne : <https://www.nsf.gov/pubs/2002/bio0202/model.htm>

<sup>12</sup> Web of sciences, articles recensés contenant le mot *arabidopsis* dans le titre, le résumé, ou les mots-clés, consultation août 2017.

<sup>13</sup> F. Hallé, *Éloge de la plante. Pour une nouvelle biologie*, Éditions du Seuil, 1999.

<sup>14</sup> "Anthropocentrisme", Trésor de la Langue Française informatisé (TLFi)

biologie, et étudions ce qu'elle nous dit des phanérogames ou plantes produisant des graines.

L'individualité joue ici le rôle d'un guide qui nous amènerait à questionner la place des plantes cultivées, leurs spécificités et les biais éventuels qu'elles introduisent. Nous nous demanderons dans un premier temps en quoi les plantes cultivées présentent des spécificités et dans un second temps si ces spécificités représentent des biais anthropomorphiques pour l'étude des végétaux.

La conception courante, « de sens commun », de la notion d'individu est généralement zoo- et anthropocentrée, pensée à partir d'un modèle animal, et plus précisément d'un modèle proche de l'homme, un mammifère. Pourtant les mammifères (d'ailleurs susceptibles de diversité – marsupiaux) représentent une fraction très restreinte du monde vivant. Les utiliser comme modèle génère des approximations qui se révèlent inappropriées pour une grande partie des espèces biologiques<sup>16</sup>. Par conséquent, en considérant par exemple les plantes, les algues, les champignons, les animaux coloniaires ou les microorganismes, l'individuation de sens commun, proposée par défaut, ne pourra pas s'appliquer de la même manière à ces espèces qui présentent des caractéristiques éloignées de celles des mammifères, espèces "modèle", "de référence" : l'anthropocentrisme introduit un biais (vertébré) dans la conception de l'individu<sup>17</sup>.

Le mot individu tire son étymologie du latin *individuum*, « ce qui est indivisible ». Chauvior<sup>18</sup> en propose la définition suivante : l'individu est une entité qui peut être isolée et comptée, qui est cohésive, qui persiste à travers le temps et qui est potentiellement unique. La question est alors de savoir en quoi les plantes, sauvages ou cultivées, poseraient problème face à cette définition.

Le chêne est dans l'histoire une espèce emblématique du monde végétal. Son compagnonnage avec l'homme est ancien, ses très longues

15 S. Gerber. « An herbiary of plant individuality », *Philosophy, Theory, and Practice in Biology*, 10, 2018, DOI:10.3998/ptpbio.16039257.0010.005

16 D. Hull, *A Matter of Individuality*, Philosophy of Science, 45, 1978, 335-360 ; T. Pradeu, *L'individu : Perspectives contemporaines*, 2008, 97-126.

17 D. Hull, *Keywords in evolutionary biology*, 1992, 180-187.

18 S. Chauvior « *Why Individuality Matters* », dans A. Guay, T. Pradeu (éd), *Individuals Across the Sciences*, Oxford University Press, New York, 2015.

durées de génération lui donnent néanmoins une certaine résistance à la domestication. Au moins deux textes décrivant cet arbre ont été écrits par des philosophes des XVII<sup>e</sup> et XVIII<sup>e</sup> siècles ; le premier, John Locke ayant visiblement inspiré le second, David Hume :

(...) la variation de grandes quantités de matière ne modifie pas l'identité : un chêne, jeune plant devenant grand arbre puis arbre élagué, est toujours le même chêne ; et un poulain devenu cheval, parfois gras parfois maigre, est toujours le même cheval, bien que dans les deux cas il ait pu y avoir un changement manifeste d'éléments. Ainsi, aucun n'est plus constitué vraiment des mêmes masses de matière, bien que le premier soit vraiment le même chêne et le second le même cheval (...)

§ 4. L'identité des plantes. On doit donc étudier où est la différence entre un chêne et une masse de matière. Elle est à mon avis en ceci : une masse de matière n'est qu'une cohésion de particules de matière unies n'importe comment ; un chêne par contre est une disposition des particules telle que soient ainsi constitués les éléments d'un chêne, et que l'organisation de ces éléments permette la réception et la distribution de la nourriture de façon à ce que la plante se perpétue et donne bois, écorce, feuilles, etc. de chêne ; telle est la vie végétale. Une plante, c'est donc une organisation d'éléments en un corps cohérent partageant une vie commune ; par conséquent une plante continue à être la même plante tant qu'elle partage la même vie, même si cette vie est communiquée à de nouvelles particules de matière, vitalement unies à la plante vivante en organisation permanente semblable, conforme à l'espèce de la plante.

Cette organisation, toujours présente en tout ensemble de *matière*, est en effet, dans tel agrégat singulier, différente de toute autre : elle est cette vie individuelle qui existe de façon permanente, aussi bien en amont qu'en aval de cet instant, sous la forme d'une même continuité d'éléments se succédant insensiblement dans l'union au corps vivant de la plante ; et pour cette raison, cette vie est l'identité qui fait la même plante (et, fait de tous ces éléments, les éléments de la même plante) aussi longtemps que ces éléments existent unis sous cette organisation continue, propre à transférer la vie commune à tous les éléments ainsi unis.<sup>19</sup>

19 J. Locke, *Essai sur l'entendement humain* [1689] II, chap. XXVII §3-4 ; trad. fr. J.-M Vienne, Paris, Vrin, 2001, p.514-516.

Un chêne, qui, de petit arbuste, devient un grand arbre, est encore le même chêne quoi qu'il n'y ait pas dans sa forme un seul trait, dans sa substance un seul atome qui soient restés les mêmes. Un enfant devient un homme : il est tantôt gras, tantôt maigre, sans que nous nous avisions de douter de son identité<sup>20</sup>.

John Locke assimile en 1689 un chêne à une plante unique possédant une vie individuelle, tant que ses parties restent unies. Il insiste, ce que David Hume reprend en 1739, sur la permanence de l'arbre, malgré le passage du temps qui le modifie, et ce à l'égal de l'homme. Dans ces deux textes, la plante, prise comme exemple, semble partager les caractéristiques qui pourraient s'appliquer à l'animal et à l'homme.

Plus généralement, la compatibilité entre la qualification de l'individu évoquée plus haut et les caractéristiques biologiques du végétal se heurte à plusieurs difficultés :

- La plante est-elle une unité, un tout reconnaissable, avec des frontières ? Les végétaux possèdent en plus d'un système aérien un système racinaire, généralement souterrain, qui ne permet pas de voir la plante en entier d'un seul coup d'œil. De plus, il existe des liens racinaires entre plantes différentes<sup>21</sup>. L'idée d'unité est ainsi plus problématique que chez un vertébré, par exemple.
- La plante est-elle cohésive ? Elle ne pourrait pas subir de division sans être détruite (anoméoméricité). Mais de nombreux végétaux peuvent se multiplier végétativement par fragmentation suivie de reprise. Le clonage qui en résulte existe à l'état naturel : marcottage, rejets, tubercules, bulbes, rhizomes ou stolons. C'est aussi une méthode majeure de reproduction chez les plantes cultivées, utilisée par l'homme : bouturage, greffage, culture *in vitro*.
- La plante est-elle unique ? La reproduction végétative, clonale, ainsi que la reproduction sans fécondation (graines semblables à la mère qui les porte), créent une duplication – génétique – de l'individu existant. En

amélioration des plantes, la création de lignées pures, croisées de façon contrôlée pour obtenir des hybrides, génère également des individus génétiquement identiques. Les individus chez les végétaux ne sont ainsi souvent pas uniques, et encore moins chez les plantes cultivées.

- L'individu doit être génétiquement homogène. La coopération nécessaire entre les cellules d'un individu pour assurer la stabilité de l'organisme suppose leur homogénéité d'ensemble<sup>22</sup>. Selon une hypothèse répandue, les cellules qui composent une plante seraient bien plus hétérogènes que celles d'un animal, du fait de leurs longues durées de vie, de leur propagation multicellulaire et de l'absence de lignée germinale protégée<sup>23</sup>.

Plusieurs de leurs caractéristiques biologiques écartent ainsi les plantes d'une définition de l'individu taillée sur mesure pour les animaux les plus complexes. Le biais zoomorphe imposé ici est tangible. Les plantes se distinguent principalement pour des "défauts" de cohésion, d'unicité et d'homogénéité.

Notre hypothèse est que, comparées aux plantes sauvages, les plantes cultivées sont probablement plus extrêmes pour ces caractéristiques : est-il possible de le vérifier ? Les plantes cultivées sont en effet marquées par des modes de reproduction pilotés par l'homme : le bouturage (par exemple pour la production de rose, chez le saule, l'olivier, et chez de nombreuses autres espèces également), le greffage (chez les espèces fruitières, pommier, cerisier, vigne, mais aussi chez la tomate, l'aubergine, par exemple), la production de variétés homogènes par croisements contrôlés chez les céréales (blé, maïs, par exemple). Ces techniques produisent et multiplient des individus à l'identique, en stabilisant leurs propriétés agronomiques. Si les agronomes, pour des raisons économiques et de facilité de transformation, ont cherché à homogénéiser les variétés cultivées et à gommer la variabilité individuelle et intra-individuelle<sup>24</sup>, particulièrement au XX<sup>e</sup> siècle, la domestication correspond au contraire à une forme de création de diversité. En effet, à l'origine, des variétés particulières ont été créées à partir d'espèces sauvages par les paysans, les jardiniers puis les sélectionneurs. Darwin s'interroge ainsi sur les

20 D. Hume, *A treatise of human nature, Book I: Of the understanding. Part IV: Of the sceptical and other systems of philosophy. Section VI: Of personal identity*, 1739, cité et traduit par G. Compayré, *La philosophie de David Hume*, Paris, E. Thorin Éditeur, 1873, p.307.

21 H. Jelinková, F. Tremblay, A. DesRochers, *Molecular and dendrochronological analysis of natural root grafting in Populus tremuloides (Salicaceae)*, *American Journal of Botany*, 96, 2009, 1500-1505.

22 L. Buss, *The Evolution of Individuality*, Princeton University Press, 1987, 1-197.

23 E. Clarke *The major transitions revisited*, 2011, 227-250.

24 C. Herrera, *Multiplicity in unity: plant subindividual variation and interactions with animals*, University of Chicago Press, 2009.

caractères qui distinguent les espèces que l'homme a domestiquées, et se demandent si l'échantillon résultant ne présente pas une variation biaisée :

On a souvent prétendu que, pour les réduire en domesticité, l'homme a choisi les animaux et les plantes présentant une tendance inhérente exceptionnelle à la variation, et ayant la faculté de supporter les climats les plus différents<sup>25</sup>.

Darwin avait observé que la domestication créait une diversité phénotypique notable pour des caractères d'intérêt. Au contraire, selon des études plus récentes, la domestication réduit la diversité génétique globale ainsi que le degré d'expression des gènes, comparés aux populations sauvages : ces observations opposées sont qualifiées de paradoxe de Darwin <sup>26</sup>. La diversité génétique des plantes cultivées, marquée par ses relations à l'homme, est donc singulière.

#### CULTIVER, AFFOLER ?

La main de l'homme augmente donc une certaine diversité des plantes en les domestiquant. Ceci est relaté d'une façon parallèle par au moins quatre auteurs, entre 1840 et 1907 ; ils évoquent tous à ce propos le jeu ou la folie des plantes ainsi manipulées.

Philippe André de Vilmorin écrit en 1840 un mémoire sur l'amélioration de la carotte sauvage, où il explique comment il parvient à créer à partir de ces plantes une forme cultivable. Il expose sa procédure :

Lorsque, par des moyens quelconques, on a fait dévier une espèce de son état primitif, la race ou les races en quelque sorte artificielles qui en sont résultées sont essentiellement variables. C'est ce que nous voyons dans nos espèces jardinières qui tendent sans cesse à *jouer*, ordinairement pour *dégénérer* (à notre sens), c'est à dire pour retourner à leur souche première, souvent aussi, par des influences contraires et diverses (car ce phénomène est fort complexe dans ses causes comme dans ses effets), pour s'en écarter

<sup>25</sup> C. Darwin, *L'origine des espèces au moyen de la sélection naturelle, ou La lutte pour l'existence dans la nature*, trad. fr. J.J. Moulinié, Paris, C. Reinwald, 1876, p. 18, cité par A. Brown « Variation under domestication in plants: 1859 and today », *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365, 2010, 2523-2530.

<sup>26</sup> E. Bellucci, E. Bitocchi, A. Ferrarini, A. Benazzo, E. Biagetti, S. Klie et al., *Decreased nucleotide and expression diversity and modified coexpression patterns characterize domestication in the common bean*, *The Plant Cell*, 26, 2014, 1901-1912.

davantage ou pour subir des changements nouveaux. L'espèce naturelle, au contraire, est essentiellement fixe et stable : elle ne varie, sauf de rares exceptions, que dans les limites assignées aux différences individuelles ; différences qui s'éteignent et se renouvellent avec les individus sans laisser de traces durables et donner naissance à des races nouvelles<sup>27</sup>.

Dans le même recueil, Louis de Vilmorin, fils du précédent, présente en 1859 son projet « d'expérience pour créer une variété d'ajonc sans épines se reproduisant par graines ». Il détaille sa démarche et ses conséquences sur les plantes (italiques d'origine) :

Pour obtenir, d'une plante non encore modifiée, des variétés d'un ordre déterminé à l'avance, je m'attacherai d'abord à la faire varier dans une direction quelconque (...). À la seconde génération, le même soin me ferait choisir une déviation, la plus grande possible (...). En suivant cette marche pendant quelques générations, il doit en résulter nécessairement, dans les produits ainsi obtenus, une tendance extrême à varier ; (...) la force de l'atavisme<sup>28</sup> (...) aura perdu une grande partie de sa puissance, (...) au lieu d'agir sur une ligne droite et continue, elle le fera sur une ligne brisée. C'est après avoir atteint ce résultat que j'appellerai, si l'on me permet ce mot, *affoler* la plante, que l'on devra commencer à rechercher les variations qui se rapprocheront de la forme que l'on s'est proposé d'obtenir, recherche qui sera facilitée par l'accroissement énorme de l'amplitude de variations que la marche précédente aura produite.

Et, plus loin :

(...) l'hybridation, dans ce cas, n'a d'effet que dans le sens de l'*affolement* (...) les variétés auxquelles elle peut donner naissance ne constitueront des races constantes qu'après un certain nombre de générations<sup>29</sup>.

Arnold Boscowitz, naturaliste, s'intéresse quelques années plus tard à « l'âme de la plante ». Il décrit l'influence que l'homme a sur elle :

<sup>27</sup> L. de Vilmorin, P. de Vilmorin, *Notices sur l'amélioration des plantes par le semis et considérations sur l'hérédité dans les végétaux précédées d'un mémoire sur l'amélioration de la carotte sauvage*, Paris, Librairie agricole, 1859, p. 7 (les italiques sont d'origine).

<sup>28</sup> « *Loi de ressemblance des enfants aux pères, ou atavisme* » dans L. de Vilmorin, P. de Vilmorin, *Notices*, op. cit. p.33.

<sup>29</sup> *Ibid.* (les italiques sont d'origine)

En général, la culture agit profondément sur le caractère de la plupart des plantes, ce qui rappelle l'influence que la domestication exerce sur une foule d'animaux. Comme ceux-ci, les végétaux changent de mœurs et d'habitudes sous l'influence continue de l'homme. C'est à peine si vous voudrez reconnaître dans l'humble églantier l'ancêtre des superbes rosiers de votre jardin. La plante a non seulement transformé ses étamines en pétales pour créer la fleur que vous admirez, mais elle a changé de port et d'aspect, et a fini par exhaler ce parfum que l'églantier ne distille pas<sup>30</sup>.

Une expression à rapprocher de l'intérêt, dans les mêmes années, que portent les horticulteurs au "moral des plantes" – structure ou développement au sens actuel – qui correspond à une rencontre entre la botanique et le jardinage, entre théorie et pratique<sup>31</sup>. La fertilité d'un tel assemblage pour la connaissance, en particulier des plantes, est ici aussi soulignée, à l'image de l'absence de couplage qui a éloigné la France de la révolution mendélienne<sup>32</sup>.

Maurice Maeterlinck, écrivain belge (prix Nobel de littérature 1911), inspiré par la biologie, se soucie lui aussi des plantes cultivées et de leur comportement. Il écrit en 1907 :

Parmi les plantes qui ne se défendent plus, le cas le plus frappant est celui de la Laitue. « À l'état sauvage (...) si l'on casse une tige ou une feuille, on en voit sortir un suc blanc, un latex, corps formé de matières diverses qui défend vigoureusement la plante contre les atteintes des limaces. Au contraire, dans l'espèce cultivée qui dérive de la précédente, le latex fait presque défaut ; aussi la plante, au grand désespoir des jardiniers, n'est-elle plus capable de lutter et se laisse-t-elle manger par les limaces. »<sup>33</sup> Il conviendrait cependant d'ajouter que ce latex ne manque guère que chez les jeunes plantes, au lieu qu'il redevient fort abondant quand la Laitue se met à « pommer » et quand elle monte en graine. Or c'est au début de sa vie, au moment de ses premières et tendres feuilles, qu'elle aurait surtout

30 A. Boscowitz, *L'âme de la plante*, P. Ducrocq, Paris, 1867, p.91 (nous soulignons).

31 J. Drouin, *Le "moral" des plantes : introductions, hybridations et monstruosités végétale au XIX<sup>e</sup> siècle*, Journal d'agriculture traditionnelle et de botanique appliquée, 37, 1995, 5-16.

32 Voir *infra*, « Les plantes cultivées, compagnes de l'histoire de la génétique » p.18

33 Extrait tiré de « *Ueber Leben und Polarität* », 1836, de Joachim Dietrich Brandis, médecin allemand.

besoin de se défendre. *On dirait que la plante cultivée perd un peu la tête, si l'on peut s'exprimer ainsi, et qu'elle ne sait plus au juste où elle en est*<sup>34</sup>.

Des sélectionneurs, des naturalistes et des écrivains, évoquant des plantes, nous offrent des récits parallèles. La main de l'homme imprime ses desseins sur les plantes, elle vise à les transformer selon son propre intérêt et les incite ainsi à jouer, les affole, modifie leurs mœurs, leurs habitudes, leur caractère, leur fait perdre la tête... Les plantes ainsi constituées en objets pour l'homme sont néanmoins pourvues de qualités de sujets dans les textes. La diversité créée par l'action de l'homme est décrite à l'image d'un comportement, plus humain que végétal, selon une forme d'anthropomorphisme renouvelée. Les textes cités assimilent une adaptation, résultat de la sélection sur plusieurs générations, à un comportement individuel immédiat, attribuant aux plantes une capacité de réaction plus animale que végétale.

Comment cette diversité du végétal est-elle appréhendée par la botanique et la biologie, en lien avec les formes de reproduction de ces espèces ?

#### DES PLANTES INTRINSÈQUEMENT HÉTÉROGÈNES?

Augustin-Pyramus de Candolle, botaniste suisse traite « Des divers sens du terme *individu* en botanique », il évoque le saule-pleureur, espèce multipliée en Europe par bouturage à partir d'un seul arbre importé d'Asie. Ce clonage, qui a donné deux arbres distincts interroge leur individualité :

« Le langage ordinaire a besoin d'exprimer, sans périphrase, que le saule-pleureur qui ombrage le tombeau de Napoléon à Sainte-Hélène est un autre individu que celui qui décore la tombe de Jean-Jacques Rousseau à Ermenonville, quoique l'un et l'autre proviennent très-probablement du même embryon. »<sup>35</sup>

L'auteur utilise ici deux "grands hommes", argument anthropocentrique, qui illustrent implicitement l'absence de clonage dans notre espèce, pour expliquer la différence entre deux arbres reproduits à l'identique. Cherchant à produire un accord, mais par la même un certain frottement,

34 M. Maeterlinck, *L'intelligence des fleurs*, Bibliothèque Charpentier, Eugène Fasquelle, 1907.

35 A. de Candolle, *Physiologie végétale, ou Exposition des forces et des fonctions vitales des végétaux*, tome deuxième, Béchet Jeune, Libraire de la Faculté de Médecine, Paris, 1832.

entre des modes de reproduction dont l'existence est différente entre hommes, animaux et végétaux.

Alexander Braun (1853), botaniste allemand envisage l'arbre comme un monde unifié d'individus<sup>36</sup>. Asa Gray, botaniste nord-américain, précise :

« une plante commune ou un arbre n'est pas un individu au sens où l'est un cheval ou un homme ou n'importe quel animal supérieur – qu'il s'agit d'un individu seulement au sens où l'est un zoophyte<sup>37</sup> ou une masse de corail. (...) : l'arbre et la branche démontrent de façon égale qu'ils ne sont pas des individus, en étant divisés avec impunité et avantage, sans perte de vie mais avec une augmentation importante. »<sup>38</sup>.

Cette division qui est une forme reproductive, propriété parfaitement interdite aux mammifères, est également soulignée par le naturaliste français Jean-Henri Fabre :

« On entend par individu tout être qui forme une unité vivante et ne peut être divisé sans perdre la vie. Un chien, un chat, un bœuf et chacun enfin des animaux qui nous sont le plus familiers, constituent autant d'individus, autant d'êtres indivisibles, qui périssent s'ils sont fractionnés. Relativement à l'animal, dans l'immense majorité des cas, diviser, c'est détruire; relativement au végétal, diviser, c'est multiplier. »

Et, plus loin :

« La démonstration est, je crois, suffisante. Je conclus par cette originale définition de Dupont de Nemours « Une plante est une famille, une république, une espèce de ruche vivante, dont les habitants, les citoyens, ont la nourriture en commun et mangent au réfectoire. » »<sup>39</sup>

Fabre prend pour exemple des espèces d'animaux domestiquées, "créatures" de l'homme à l'égal des plantes cultivées. Il conclut en identifiant les plantes à une société humaine : il convoque ici l'anthropocentrisme et le zoocentrisme pour décrire le monde végétal.

36 J. White, *The Plant as a Metapopulation*, Ann Rev Ecol Syst, 10, 1979, 109-145.

37 Zoophytes (étymologie : animal-plante), animal (corail, éponge, méduse) qui, par son aspect et son développement ressemble à une plante. Terme utilisé jusqu'au XIX<sup>e</sup> siècle. <http://www.cnrtl.fr/definition/zoophyte>

38 A. Gray, *Darwiniana; Essays and Reviews Pertaining to Darwinism*, New York, 1876.

39 J. Fabre, *La plante : leçons à mon fils sur la botanique* (4e éd.), C. Delagrave, Paris, Bibliothèque nationale de France, département Sciences et techniques, 8-S-7559, 1892.

L'homme a mis à profit la reproduction végétative des plantes pour conserver intact l'ensemble des caractéristiques qui l'intéressait chez une plante donnée. Le clonage permet de figer l'individu plante et de le perpétuer, au même titre que les croisements contrôlés qui maintiennent les variétés dans une constitution génétique homogène et stable. La plante cultivée est envisagée sous une forme reproductible à l'identique, en évitant la variabilité. Une tradition différente s'est imposée dans l'histoire de la botanique : une plante unique ne serait pas un individu mais une population, à l'image de la société de Dupont de Nemours. Ainsi, dans une recension White<sup>33</sup> voit la plante comme une population d'éléments partagés. Il est influencé par les travaux des architectes des plantes, qui, notamment à partir des analyses morphologiques originales de Goethe<sup>40</sup> et l'observation de nombreuses espèces végétales, ont confirmé que les plantes sont des organismes modulaires, qui se développent par la répétition d'entités botaniques élémentaires<sup>41</sup>. Dans le même sillage, Francis Hallé, botaniste français, conçoit l'arbre comme une colonie, et aussi une colonie de génotypes<sup>10</sup>. L'idée de communauté, reprise par exemple par Whitham et Slobodchikoff<sup>42</sup>, suggère en effet que les plantes sont des mosaïques génétiques. Les auteurs font l'hypothèse que les mutations somatiques, qui se produisent pendant la vie de la plante, et du fait de leurs particularités biologiques, seraient une source de variation qui pourrait être transmise à la génération suivante. Cependant, pour prouver leur hypothèse, ils s'appuient presque exclusivement sur de la littérature horticole. Conscients que les plantes cultivées et ornementales sont sur-représentées dans leurs exemples, ils avancent, en forme d'argument d'autorité, que « L'origine des espèces de Darwin s'appuyait massivement sur une telle littérature ». La question n'est pas démontrée pour autant : les exemples de mutations somatiques et de mosaïques génétiques manquent singulièrement chez les espèces végétales sauvages<sup>22</sup>. Carlos Herrera, écologue espagnol, suggère que les plantes cultivées représentent

40 J.W. von Goethe, *Essai sur la métamorphose des plantes*, Traduit de l'allemand sur l'édition originale de Gotha, 1790, par Frédéric de Gingins-Lassaraz, J. Barbezat et Cie, imprimeurs-libraires, Genève, 1829.

41 D. Barthelemy, Y. Caraglio, Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny, *Annals of Botany*, 99, 2007, 375-407.

42 T. Whitham, C. Slobodchikoff, *Evolution by individuals, plant-herbivore interactions, and mosaics of genetic variability: the adaptive significance of somatic mutations in plants*, *Oecologia*, 49, 1981, 287-292.

un sous-ensemble fortement biaisé du monde des plantes, caractérisé par une incidence particulièrement élevée des mosaïques génétiques, maintenues par la reproduction végétative et donc jamais interrompues par la méiose. Il pense que les mosaïques génétiques sont, au mieux, une source très mineure de variation intra-plante pour des caractères phénotypiques dans les structures réitérées des plantes sauvages, malgré des efforts de recherche biaisés en faveur d'espèces supposées plus favorables à ce caractère<sup>22</sup>. L'existence dans les méristèmes végétaux de structures protégées, du même type que les lignées germinales animales, corrobore cette hypothèse de rareté des mosaïques végétales non cultivées<sup>43</sup>.

Les particularités des plantes cultivées peuvent-elles expliquer pourquoi cette idée d'individu-population est omniprésente dans la façon de considérer les végétaux ? Quelle place ces plantes singulières jouent-elles dans notre connaissance de la génétique végétale ? Est-il possible de généraliser les observations de biologie végétale à partir de modèles cultivés ?

#### QUI SONT LES PLANTES CULTIVÉES ?

Le célèbre ouvrage de Charles Darwin, « L'origine des espèces au moyen de la sélection naturelle » est inauguré par un premier chapitre intitulé « De la variation des espèces à l'état domestique »<sup>44</sup>. Les espèces domestiquées sont en effet au centre du livre. Il justifie pourquoi il choisit « après mûre réflexion » le pigeon domestique (*Columba livia*), espèce idéale, qu'il connaît bien et qu'il a manipulée. Contrairement aux idées des experts attribuant à chaque variété une espèce originelle différente, il établit que la domestication s'est faite à partir d'une origine restreinte voire unique, et que la diversification est due à l'homme : ce type de raisonnement est au cœur de sa logique et de l'élaboration de la théorie de la sélection<sup>24</sup>. Il compare les espèces sauvages et les espèces cultivées, et s'il considère que ces dernières expriment une riche variabilité phénotypique, les études plus récentes ont montré que la diversité

43 A. Burian, P. Barbier de Reuille, C. Kuhlemeier, *Patterns of stem cell divisions contribute to plant longevity*, Current Biology, 26, 2016, 1385-1394.

44 C. Darwin, *L'origine des espèces au moyen de la sélection naturelle*, op. cit.

génétique avait baissé du fait de la domestication. Quelle diversité représentent les plantes cultivées par rapport aux plantes sauvages ?

Les tentatives pour répertorier le règne végétal aboutissent en 2016 à la description de 416 familles de plantes à fleur dans le monde, rassemblant environ 369 000 espèces. L'alimentation issue des végétaux provient à 80% de 17 familles de plantes, soit 4% de toutes les familles de plantes à fleurs connues sur le globe. Les plus importantes sont les *Poaceae* (céréales), les *Fabaceae* (haricot) et les *Brassicaceae* (chou)<sup>45</sup>. Au total, moins de 20 espèces cultivées appartenant à 8 familles (banane, betterave à sucre, blé, cacahuète, canne à sucre, haricots, maïs, manioc, noix de coco, orge, patate douce, pomme de terre, riz, soja, sorgho) constituent la majorité de la nourriture mondiale<sup>46</sup>. L'échantillon des plantes cultivées est ainsi très réduit face à la diversité de l'ensemble des espèces de plantes à fleur.

L'observation des espèces cultivées et de la sélection artificielle a permis à Charles Darwin de construire sa théorie de l'évolution. Plusieurs découvertes importantes en biologie ont également été réalisées à partir de l'étude d'espèces de plantes cultivées. Ainsi Gregor Mendel découvre en 1865, en Autriche-Hongrie, les bases de l'hérédité : la génétique a été créée à partir de l'étude de croisements de petits pois. Suite à la redécouverte des lois de Mendel en 1900 et à leur popularisation, Wilhelm Johannsen, en 1903, en travaillant sur des haricots au Danemark, crée les termes de gène, de phénotype<sup>47</sup>, de génotype<sup>48</sup>. Enfin Barbara McClintock, aux États-Unis, par une étude très personnelle du maïs<sup>49</sup>, décrit la régulation de séquences mobiles de l'ADN, les transposons<sup>50</sup> (prix Nobel de physiologie/médecine 1983, 40 ans plus tard, première et unique femme à l'avoir reçu seule).

45 K. Willis, *State of the World's Plants 2017*, Royal Botanic Gardens, Kew, 2017.

46 T. Motley, *Crop Plants Past Present and Future*, in T. Motley, N. Zerega, H. Cross, (eds.), *Darwin's Harvest: New Approaches to the Origins, Evolution, and Conservation of Crops*, Columbia University Press, 2006, p 1-27.

47 Ensemble des caractères observables, apparents, d'un individu, d'un organisme dus aux facteurs héréditaires (génotype) et aux modifications apportées par le milieu environnement. (TLF)

48 Ensemble des caractères somatiques ou psychologiques qu'un individu ou une espèce reçoit par transmission héréditaire et qui sont véhiculés par les gènes. (TLF)

49 E.F. Keller, *L'intuition du vivant. La vie et l'œuvre de Barbara McClintock*, Paris, Tierce, 1988.

50 B. McClintock, *The origin and behavior of mutable loci in maize*, PNAS, 36, 1950, 344-355.

Les transposons sont peut-être plus fréquents chez les espèces domestiquées. Cependant : évolution, hérédité, génétique, transposition ; ces découvertes paraissent pouvoir s'appliquer sans adaptation particulières aux espèces de plantes sauvage :

« À partir du moment où la connaissance « certaine » est atteinte, la fonction du modèle s'effondre. (...) C'est la raison exacte pour laquelle nous n'avons plus besoin de petits pois comme modèle des rapports entre caractères de l'hérédité mendélienne, sauf peut-être comme illustration dans les traités élémentaires de génétique. »<sup>51</sup>

Dans quelle mesure les plantes cultivées sont-elles ainsi des modèles généralisables de théories biologiques ? Quels rôles ont-elles joué dans l'histoire de la génétique ?

#### *LES PLANTES CULTIVÉES, COMPAGNES DE L'HISTOIRE DE LA GÉNÉTIQUE*

Les exemples historiques présentés plus haut montrent l'importance qu'a joué l'étude d'espèces de plantes cultivées dans les découvertes de la génétique, de la création de la discipline jusqu'à ses raffinements ultérieurs.

Cette discipline connaît le succès, dès sa redécouverte en 1900, dans les pays qui possèdent, notamment, un couplage fort entre les recherches en biologie théorique d'une part et les recherches en agriculture et horticulture d'autre part. C'est le cas de pays comme la Grande Bretagne, l'Allemagne, les Pays scandinaves, la Hollande, les États-Unis. En France ces deux types de recherches ont des interactions faibles et ceci constitue l'un des facteurs qui expliquent que la génétique y connaît un démarrage historique difficile<sup>52</sup>.

Pourtant, les entreprises de semences, attachées à l'amélioration des plantes qu'elles commercialisent, ont un intérêt ancien pour la compréhension de l'hérédité. Parmi elles, l'entreprise familiale française

51 H. Rheinberger, *Les organismes modèles dans la recherche médicale*, 2006, 45-52.

52 J. Gayon, R. Burian, *France in the era of mendelism (1900-1930)*, Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Series III, Sciences de la Vie, 323, 2000, 1097-1106.

Vilmorin, fondée par Philippe-Victoire de Vilmorin dans les années 1780<sup>53</sup>, devient l'une des plus importantes du monde, notamment grâce à son fils, Louis de Vilmorin, qui, dans les années 1850, développe des travaux sur la sélection et l'hérédité. L'entreprise est connue pour l'amélioration du blé, et crée, à la fin du XIX<sup>e</sup> siècle, des variétés à rendements élevés ; Henry et Philippe, fils et petit-fils du précédent, sont alors aux commandes. Entre les années 1840 et 1920, l'entreprise affiche la volonté de promouvoir une science expérimentale de l'hérédité, elle contribue à introduire le mendélisme en France, et les Vilmorin jouent dans ce domaine un rôle majeur, par exemple en organisant la IV<sup>e</sup> conférence internationale de génétique à Paris en 1911.

Philippe de Vilmorin, organisateur, reçoit les participants dans leurs cultures expérimentales à Verrières-le-Buisson. Il déclare pendant cette visite :

« (...) nous considérons la Génétique comme étant la meilleure réalisation d'une symbiose heureuse et féconde entre les théoriciens et les praticiens. »<sup>54</sup>

Cependant, les Vilmorin ne sont pas à l'origine d'avancées majeures en génétique. La séparation radicale existant en France entre les écoles d'agriculture et les instituts de recherche agricole d'une part, les universités et les instituts de recherches en biologie fondamentale d'autre part, a constitué une barrière institutionnelle empêchant les scientifiques d'aborder les questions soulevées par les praticiens, facteur d'échec de la révolution mendélienne dans ce pays. Il faudra attendre que le couplage entre recherches en biologie théorique, agriculture et horticulture existe pour voir la création, en 1921, de l'Institut des recherches agronomiques, pour que la première chaire de génétique soit créée à l'Institut National d'Agronomie en 1936 et pour que l'Inra soit inauguré en 1946<sup>55</sup>.

53 J. Plagès, D. Dattée, A. Gallais, *Vilmorin, un grand nom au service de l'agriculture et de l'horticulture française*, Jardins de France, 637, Société Nationale d'Horticulture de France, Dossier Autour des Vilmorin, 2015.

54 P. de Vilmorin, IV<sup>e</sup> Conférence internationale de génétique, 18-23 septembre 1911, Paris, Comptes rendus et rapports, Masson et Cie, Paris, 1913.

55 J. Gayon, D. Zallen, *The role of the Vilmorin company in the promotion and diffusion of the experimental science of heredity in France, 1840-1920*, Journal of the History of Biology, 31, 1998, 241-262.

Les plantes cultivées et les intérêts que les hommes ont pour et avec elles apparaissent de première importance pour l'acquisition des connaissances en biologie, en particulier, ici, en génétique. L'articulation entre des recherches théoriques et des recherches plus appliquées, ces dernières étant associées aux plantes cultivées, illustre les enjeux socio-économiques qui ont existé autour des sciences du végétal et de la génétique. Le lien de l'homme avec les plantes cultivées s'exprime aussi, au delà de la botanique et des sciences, sous un angle historique et de société.

### LE GÉNOME DES PLANTES CULTIVÉES

Comment s'exprime au niveau moléculaire, dans l'ADN, l'éventuelle particularité des plantes cultivées ? Les mosaïques génétiques évoquées précédemment trouvent-elles des explications moléculaires ? Reprenons un exemple historique, celui de Georg Mendel, qui en manipulant des petits pois, *Pisum sativum* L., qui a distingué pois lisses et pois ridés et a observé les régularités de la ségrégation de ce caractère après des croisements entre plantes de types différents. Ce caractère est gouverné par un seul gène, décrit en 1917 et appelé *R*, il possède une mutation *r* pour *rugosus*. Le gène est associé à des phénotypes facilement identifiables, lisses [*R*](*RR* ou *Rr*) et ridés [*r*] (*rr*), qui correspondent à des compositions en grains d'amidon contrastées, propriété montrée en 1903. Les techniques de biologie moléculaire ont permis de décrire le gène *r*, à l'origine du caractère ridé, interrompu dans sa séquence, en comparaison avec le gène *R*, par un transposon. Cette particularité confère aux pois portant la mutation un caractère sucré. De ce fait, les variétés de type [*r*] étaient largement cultivées en Europe du temps de Mendel<sup>56</sup>.

La biologie moléculaire rapproche ici l'hérédité de Georg Mendel des transposons de Barbara McClintock, que plus de 70 années séparent.

<sup>56</sup> M. Bhattacharyya, A. Smith, T. Ellis, C. Hedley, C. Martin, *The wrinkled-seed character of pea described by Mendel is caused by a transposon-like insertion in a gene encoding starch-branching enzyme*, Cell, 60, 1990, 115-122.

La mutation gemmaire<sup>57</sup> est une particularité, connue de longue date des horticulteurs, qui s'exprime dans une branche portant des caractères particuliers, différents du reste de la plante et durables. En 1936, deux auteurs répertorient 2761 variétés horticoles issues de telles mutations<sup>58</sup>. Ils citent Darwin, qui en 1868, identifie en Angleterre des nectarines développées sur des pêchers grâce à ces *bud sport*. En 1906, des pamplemousses roses sont décrits en Floride, issus du même phénomène<sup>59</sup>. La famille des Citrus est particulièrement riche en mutations de ce type (60% des 2761 variétés citées précédemment), par exemple avec l'orange Washington navel ("nombril", en référence à l'extrémité du fruit en forme d'ombilic). Les pommiers (14% des variétés) présentent également une grande variabilité, et des espèces telles que les pommes de terre, les haricots, les artichauts, les chrysanthèmes, les jacinthes, les tulipes, ou les dahlias sont affectées par cette forme particulière de mutation utilisée pour la création de variétés cultivées, maintenue et reproduite de façon végétative<sup>60</sup>.

En dépit de ces constats anciens, qui soulignent l'importance des mutations gemmaires dans la création variétale, Shamel et Pomeroy<sup>54</sup> observent que les horticulteurs partagent l'opinion quasi universelle, jusque dans les années 1910, que les variétés fruitières multipliées par propagation asexuée sont entièrement stables et immuables et que de nouvelles formes n'apparaissent que par les plantules issues de graines...

Ce témoignage du début du XX<sup>e</sup> siècle suggère que dans la culture populaire, la plante, sauvage ou cultivée, se reproduit de façon sexuée, comme les animaux. La réalité et l'importance, chez les plantes et particulièrement chez les espèces cultivées, de la reproduction végétative, du clonage, la place centrale de la reproduction à l'identique, sont masquées par cet idéal zoocentré.

<sup>57</sup> *Bud sport* ou mutation gemmaire : mutation somatique observée au niveau d'un bourgeon, qui crée une partie différant morphologiquement du reste de la plante. En horticulture, si la différence se révèle intéressante, elle peut être maintenue par multiplication végétative.

<sup>58</sup> A. Shamel, C. Pomeroy, *Bud mutations in horticultural crops*, Journal of Heredity, 27, 1936, 487-494.

<sup>59</sup> J. Morton, *Grapefruit*, Fruits of Warm Climates, J.F. Morton, Miami, FL, 33189, 1987, 152-158

<sup>60</sup> Van Melle, *Mutations somatiques. Leur valeur et leur rôle dans l'amélioration des plantes* (Suite et fin), Revue de botanique appliquée et d'agriculture coloniale, 16, 1936, 193-207.

Au sein des bourgeons, dans les méristèmes<sup>61</sup>, les transpositions de l'ADN peuvent avoir des conséquences phénotypiques pour la plante, comme par exemple les petits pois lisses de Mendel devenus ridés. Elles participent à la variabilité des plantes et sont impliquées dans les variations épigénétiques<sup>62</sup>. Elles ont une grande importance dans l'histoire des espèces cultivées et de leur phénotype. Les transposons voient en effet leurs mouvements favorisés chez les plantes par des facteurs comme les stress, la multiplication végétative, les changements environnementaux. Ils sont éliminés dès que la reproduction sexuée intervient, grâce à la recombinaison génétique<sup>63 64</sup>.

Par exemple la vigne, espèce ligneuse, est cultivée pour son raisin depuis des temps lointains. Elle fait l'objet de traitements agressifs : la propagation clonale est à l'origine de blessures de la plante, les plants sont taillés de façon intensive pour augmenter la productivité, ils sont greffés. Ces manipulations ont des conséquences sur la vie des plants, en terme de pression de pathogènes, d'effet des UV, etc. Ceci favorise la prolifération des éléments transposables<sup>65</sup>.

La domestication de la vigne a été ainsi accompagnée de mutations régulièrement fixées par l'homme, pour des caractères jugés intéressants. Ainsi, la domestication de la vigne sauvage, *Vitis* spp.<sup>66</sup>, en vigne cultivée,

61 Méristème : Tissu formé de cellules jeunes (embryonnaires) à multiplication rapide qui, en se cloisonnant, donnent naissance aux autres tissus de la plante (TLFi)

62 Épigenétique : quand l'environnement et l'histoire de l'individu créent des changements durables du génome grâce à des mécanismes épigénétiques (sans modification de la séquence des acides aminés de l'ADN), changements réversibles mais aussi transmissibles aux générations suivantes. À rapprocher de la conception dite lamarckienne de l'hérédité, ou "hérédité des caractères acquis".

63 B. McClintock, *The significance of responses of the genome to challenge*, The Nobel Prize in Physiology or Medicine, lecture, 1983.

64 M. Grandbastien, *Activation of plant retrotransposons under stress conditions*, Trends Plant Sci, 3, 1998, 181-187.

65 K. Jiang, L. Goertzen, *Spliceosomal intron size expansion in domesticated grapevine (Vitis vinifera)*, BMC Research Notes, 4, 2011, 52.

66 spp., ou *species pluralis* en latin, est une abréviation qui englobe plusieurs espèces. Elle illustre ici que chez la vigne, l'hypothèse d'une domestication à partir d'un taxon unique (*Vitis vinifera* subsp. *sylvestris*) est aujourd'hui rediscutée du fait de la contribution probable d'au moins une autre espèce asiatique (S. Picq, S. Santoni, T. Lacombe, M. Latreille, A. Weber, M. Ardisson, S. Ivorra, D. Maghradze, R. Arroyo-Garcia, P. Chatelet, P. This, J.F. Terral, R.

s'est accompagnée de changements dans la précocité, dans l'agencement des grains dans la grappe, dans la taille des baies, leur goût, leur couleur, dans l'absence de graines, etc. Des éléments transposables ont été à l'origine de modifications de la structure des inflorescences, de leur taille et donc de l'organisation des grappes<sup>67</sup>, du changement de la couleur des baies, rouges à l'origine, vers le blanc. Ces mutations somatiques modifient les propriétés de la vigne, sont identifiées par l'homme et maintenues par multiplication végétative.

L'ensemble des caractéristiques distinguant les espèces domestiquées de leurs variants sauvages a été qualifié de syndrome de domestication<sup>68</sup>. Le phénotype de quelques plantes cultivées herbacées a pu être comparé à celui de leurs ancêtres, et plusieurs espèces ont été décrites pour des modifications très importantes de l'aspect des plantes, sélectionnées dans le sens d'un intérêt pour la culture par l'homme<sup>69</sup> :

| ESPÈCE    | FORME SAUVAGE ANCÊTRE  | FORME CULTIVÉE  |
|-----------|--|---|
| MAÏS      | (Téosinte) tiges multiples, longues branches, épis aux grains enveloppés | Une seule tige, un épi aux grains nus, visibles à la surface. |
| RIZ       | Panicule de grains qui se désarticulent et se dispersent                 | Panicule de grains cohésive                                   |
| TOURNESOL | Nombreuses petites fleurs sur tiges multiples et fines                   | Une seule grande fleur sur une seule tige épaisse             |
| TOMATE    | Petits fruits  | Gros fruit  |
| BLÉ       | Épi étroit et fragile  | Épi compact et résistant                                      |

Certains des changements liés à la domestication ont pu être décryptés, leurs bases moléculaires analysées chez des herbacées annuelles, ainsi<sup>70</sup> :

Bacilieri, *A small XY chromosomal region explains sex determination in wild dioecious V. vinifera and the reversal to hermaphroditism in domesticated grapevines*, BMC Plant Biology, 14, 2014, 229).

67 L. Fernandez, L. Torregrasa, V. Segura, A. Bouquet, J. Martinez-Zapater, *Transposon-induced gene activation as a mechanism generating cluster shape somatic variation in grapevine*, The Plant Journal, 61, 2010, 545-557.

68 K. Hammer, *Das Domestikationssyndrom*, Die Kulturpflanze, 32, 1984, 11-34.

69 J. Doebley, B. Gaut, B. Smith, *The molecular genetics of crop domestication*, Cell, 127, 2006, 1309-1321.

70 R. Meyer, M. Purugganan, *Evolution of crop species: genetics of domestication and diversification*, Nature Reviews Genetics, 14, 2013, 840-852.

| ESÈCE   | MODIFICATION PHÉNOTYPIQUE                               | ÉVÈNEMENT MOLÉCULAIRE   |
|---------|---|---|
| MAIS    | Changement d'architecture<br>Réduction de la dispersion | Transposon dans un gène de régulation<br>Translocation et fusion de gènes   |
| RIZ     | Croissance érigée<br>Épi cohésif                        | Changement d'une base de l'ADN d'un gène<br>(mutation ponctuelle)<br>Mutation ponctuelle d'une région régulatrice |
| HARICOT | Inflorescences déterminées                              | Mutation ponctuelle dans un site d'épissage<br>de l'ADN   |
| SORGHO  | Perte de dispersion                                     | Délétion dans un gène de régulation   |

Ces quelques exemples montrent la diversité des mécanismes moléculaires en jeu dans l'évolution qui a conduit, depuis des espèces de plantes sauvages, à des formes domestiquées, cultivées. Le génome des espèces cultivées est marqué par les traces humaines de domestication.

La présence d'une riche variété d'éléments mobiles dans certains génomes, et donc de mutations plus nombreuses, permet aux espèces d'être plus flexible que d'autres, notamment pour l'adaptation aux changements environnementaux : ce sont des facteurs d'évolution<sup>71</sup>. Les éléments mobiles ont contribué substantiellement à la domestication des plantes, à travers l'interruption de gènes, générant un allèle nul, et en reprogrammant l'expression génique. La domestication a sélectionné ces interruptions de gènes associées à un phénotype nul (absence de la fonction) intéressant pour l'homme. Si ce type d'interruption existe dans les populations naturelles, il est plus souvent associé à des baisses de valeur sélective et est de ce fait peu commun<sup>72</sup>. L'hypothèse, émise par Darwin, que les espèces cultivées sont un échantillon aux variations biaisées trouve ici une illustration moléculaire, expliquant leur capacité à répondre à la pression humaine de la domestication.

71 M. Clegg, M. Durbin, *Flower color variation: A model for the experimental study of evolution*, Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 97, 2000, 7016-7023.

72 K. Oliver, J. McComb, W. Greene, *Transposable elements: powerful contributors to angiosperm evolution and diversity*, Genome Biology and Evolution, 5, 2013, 1886-1901.

### LES PLANTES CULTIVÉES CACHENT-ELLES LA FORÊT ?

L'anthropocentrisme qui caractérise les démarches et les réflexions des êtres humains a été évoqué ici à plusieurs reprises pour ses liens avec le monde des plantes. Cet anthropocentrisme pourrait bien trouver une expression indirecte avec les plantes cultivées, l'homme les a en effet façonnées à l'image de ses besoins et les a faites siennes, à partir d'espèces de plantes sauvages.

La diversité des plantes cultivées, du fait de ce compagnonnage ancien avec l'homme, est singulière. Elles gardent inscrites dans leurs génomes les traces de la domestication qui les a transformées, leur a fait gagner ou perdre des caractères particuliers, du fait de mutations parfois favorisées par des conditions de culture stressantes.

Cette histoire concerne aussi bien des espèces ligneuses et pérennes, qu'herbacées et annuelles. L'homme a ainsi été soucieux d'"améliorer", de "sélectionner" afin d'obtenir des "variétés" de plantes ("races" chez les animaux domestiques).

Les plantes sauvages sont plus ou moins épargnées par les pressions humaines et par la sélection afférente ; mais même les arbres forestiers, à longue durée de génération, ont fait l'objet de pressions parfois détectable<sup>73</sup>.

Certaines plantes sont qualifiées de "mauvaises herbes", peut-on les considérer comme des plantes indirectement cultivées, compte-tenu de leur lien avec les milieux anthropisés ? Exception, l'arabette est passée du statut de mauvaise herbe à celui de plante modèle.

Les plantes cultivées représentent un très faible échantillon de l'ensemble des plantes existantes, elles ont des propriétés particulières, notamment une diversité liée à une flexibilité qui a facilité la domestication. Les actions de l'homme sur les plantes d'intérêt ont eu pour conséquence de les "affoler", de leur faire "perdre la tête", d'accompagner la création de nouveautés ainsi que les mutations sous-jacentes. La diversité génétique globale des plantes cultivées, comparée à leurs origines sauvages, a dans le même temps été réduite par la domestication. Les

73 L. Santos-del-Blanco, R. Alía, S. González-Martínez, L. Sampedro, F. Lario, J. Climent, *Correlated genetic effects on reproduction define a domestication syndrome in a forest tree*, Evolutionary Applications, 8, 2015, 403-410.

études scientifiques du végétal ont régulièrement eu pour objets d'étude des espèces cultivées. La conception historique de la plante comme une communauté plutôt que comme un individu est peut-être liée à la meilleure connaissance des plantes cultivées, leurs singularités favorisant cette vision. En revanche, les découvertes importantes réalisées sur des plantes cultivées dans le domaine de la génétique paraissent avoir été appliquées sans difficulté particulière à l'ensemble des plantes à fleurs. Le modèle cultivé a peut-être favorisé ces découvertes, sans les biaiser pour autant.

L'approche du monde végétal est marquée par l'anthropocentrisme et le zoocentrisme, ces deux mouvements étant particulièrement soulignés dans l'intérêt porté aux plantes cultivées, comme un miroir pour l'homme.

Sophie Gerber  
UMR Biogeco  
Institut National de la Recherche Agronomique  
Université de Bordeaux