

Être une plante, ou l'essence de la « plantitude »

D'après le titre original: The Essence of 'Plantness'

De W. Marshall Darley¹

Traduit de l'anglais (États-Unis) par Jean-Michel N. Walter ©

Qu'est-ce qu'une plante ? Dans les termes les plus fondamentaux, qu'est-ce qui fait qu'une plante est une plante et non un animal ? Kenneth Wells, de l'Université de Californie à Davis, a posé une question semblable lors de son examen final de mycologie, il y a plus de 25 ans, et j'ai trouvé que lui répondre pouvait être un exercice inattendu de confrontation d'idées. Après avoir tenté de stimuler les étudiants dans mon cours d'introduction à la botanique par ce genre de question et obtenu des réponses déconcertantes, j'ai commencé à rassembler les points majeurs que j'ai estimé devoir incorporer, d'abord sous la forme d'une esquisse et, plus récemment, dans le présent essai. Je pense que le principal facteur qui marque l'évolution des plantes et des animaux est la différence fondamentale dans leurs modes de nutrition. Ceci a eu pour résultat les différences que nous observons actuellement entre eux (Whittaker, 1969).

Autotrophes et hétérotrophes

Pour vivre et croître, tous les organismes requièrent une source de carbone et une source d'énergie, en plus d'éléments minéraux et d'eau. Les plantes sont autotrophes, elles s'« autoalimentent ». Elles synthétisent leur propre nourriture en utilisant le dioxyde de carbone de l'atmosphère comme source de carbone et la lumière du soleil comme source d'énergie. Ces deux ressources, de même que les éléments minéraux et souvent l'eau, sont présentes dans l'environnement en concentrations très faibles. Pour recueillir ces ressources diffuses, les plantes développent des surfaces considérables sous la forme de tiges, de feuilles, de racines et de poils absorbants. Le ratio élevé surface sur volume trouvé chez les plantes est un de leurs traits le plus caractéristique. C'est à travers cette importante surface, littéralement déployée dans l'environnement, que les plantes absorbent les

¹ Darley WM (1990) The Essence of 'Plantness'. *The American Biology Teacher* 52 (6), 354–357.

ressources diffuses nécessaires à leur croissance. Ces ressources sont converties en molécules organiques par la photosynthèse et le métabolisme subséquent, et dans cet état représentent les concentrations en carbone, en énergie et en éléments minéraux. Les plantes, par conséquent, peuvent être caractérisées comme des « collecteurs concentrateurs ».

Les animaux sont hétérotrophes ou « consommateurs ». Ils ne peuvent pas produire leur propre nourriture et doivent s'en remettre à des sources préformées, concentrées, de carbone, d'énergie et d'éléments minéraux (leur « nourriture »), consistant en plantes ou en organismes qui ont mangé des plantes. Les animaux sont motiles et beaucoup plus compacts que les plantes. Ils ont un ratio surface sur volume beaucoup plus faible. Étant compacts et motiles, les animaux sont capables de rechercher des sources concentrées de nourriture et d'eau dans leur environnement. Par l'« utilisation » de la nourriture (la respiration), l'animal assure le retour du carbone, de l'énergie et des éléments minéraux dans l'environnement sous des formes non concentrées : dioxyde de carbone atmosphérique, énergie calorique et éléments minéraux qui ne sont plus guère incorporés dans des molécules organiques. Les animaux peuvent, par conséquent, être caractérisés comme des « dissipateurs ».

Les collecteurs concentrateurs (plantes) et les dissipateurs (animaux) constituent un système de recyclage dans l'écosystème terrestre. Il a été suggéré que si des formes vivantes multicellulaires étaient découvertes sur d'autres planètes, elles offriraient indubitablement ces deux styles de vie fondamentaux, les collecteurs et les dissipateurs.

Il existe, évidemment, un certain nombre de caractéristiques qui doivent être ajoutées à cette vue simpliste. Un point très important est que tout dans l'écosystème, sauf l'énergie, est recyclé. L'énergie qui est dispensée sur la terre est l'énergie lumineuse du soleil. Une petite fraction (1 pour cent ou moins) est captée dans la photosynthèse et transformée en énergie chimique, laquelle est finalement libérée et perdue dans l'espace sous forme de radiation infrarouge (énergie calorique). Un deuxième point est que les bactéries et les champignons sont aussi très importants dans le processus de « dispersion ». En fait, ces hétérotrophes sont plus cruciaux que les animaux pour l'accomplissement du processus de décomposition initié par les animaux. Un troisième point est que l'oxygène est

également important dans ce système de recyclage. L'oxygène libéré par les plantes comme sous-produit de la photosynthèse est requis par les hétérotrophes comme par les autotrophes pour la respiration.

Croissance et développement des plantes

La plupart —si ce n'est toutes— des autres caractéristiques de base des plantes sont reliées à leur stratégie de collecteurs concentrateurs. La croissance des plantes se déroule en des points localisés, appelés méristèmes, plutôt qu'à travers tout l'organisme (croissance généralisée) comme chez les animaux. En outre, la croissance se poursuit durant toute la vie de la plante (croissance indéterminée), tandis que chez les animaux l'essentiel de la croissance (division cellulaire) cesse une fois que l'individu a atteint la maturité. Les plantes possèdent des méristèmes apicaux aux extrémités de leurs tiges et de leurs racines. Les tissus primaires produits par ces méristèmes apicaux contribuent à la croissance en longueur des tiges et des racines. Les feuilles sont également produites par les méristèmes apicaux des pousses. Cette croissance primaire peut être caractérisée comme une croissance « expansive » et est responsable de la production de la surface considérable qui caractérise les plantes. La signification adaptative de la croissance indéterminée, localisée aux extrémités des tiges et des racines, est que la plante produit continuellement (ou de façon saisonnière) des surfaces nouvelles (feuilles et poils absorbants racinaires) afin d'absorber les ressources diffuses.

L'accroissement cellulaire et, particulièrement, l'élongation cellulaire sont associés à la croissance primaire « expansive ». Il serait coûteux (en termes de ressources) d'engendrer cette croissance « expansive » en produisant de nombreuses cellules remplies de cytoplasme ou en développant moins de grandes cellules pleines de cytoplasme. Il est beaucoup moins coûteux pour une petite cellule de grandir et de s'allonger en accumulant de l'eau. Afin d'éviter de diluer le cytoplasme, l'eau doit être contenue dans un réservoir, la vacuole (Wiebe 1978). Les cellules végétales contiennent typiquement une grande vacuole centrale, ce que n'ont pas les cellules animales. L'absence de grandes vacuoles dans les cellules animales est corrélée avec le manque de croissance « expansive » chez les animaux.

Les plantes ligneuses possèdent des parties aériennes qui vivent de nombreuses années et qui nécessitent un soutien supplémentaire afin de pouvoir se

maintenir érigées. La solution à ce problème architectural est de produire un tissu additionnel pour renforcer la tige et les racines. Un méristème latéral (un autre point de croissance localisé) appelé le cambium vasculaire produit des cellules qui accroissent le diamètre des tiges et des racines. L'élongation cellulaire n'est pas associée à cette croissance secondaire dite « de soutien ».

Les plantes sont maintenues par des parois qui entourent chaque cellule individuelle, plutôt que par des endosquelettes (comme chez les vertébrés) ou des exosquelettes (comme chez les arthropodes). La paroi cellulaire est une autre particularité des cellules végétales qui manque dans les cellules animales. Les jeunes tissus végétaux sont soutenus en partie par un « squelette hydraulique » consistant en une pression hydrique dans la vacuole qui est appliquée contre la limite de la membrane cellulaire primaire. Pendant que les tissus de la plante mûrissent, certaines cellules développent des parois cellulaires secondaires plus fortes et plus épaisses qui fournissent le soutien à la plante, même en l'absence de la pression vacuolaire. Bien que les parois cellulaires secondaires assurent un soutien plus fort que les parois cellulaires primaires, elles ne permettent pas la division et l'élongation cellulaires comme le font les parois cellulaires primaires. La plante est ainsi placée devant un compromis et doit limiter sa croissance « expansive » aux plus jeunes tissus au voisinage des méristèmes apicaux. Une autre caractéristique, qui restreint la croissance végétale à des points de croissance localisés, est le fait que pour assurer une quelconque force de soutien à l'organisme, les parois des cellules adjacentes doivent adhérer fortement les unes aux autres. La croissance généralisée nécessiterait une adjonction continue de nouvelles cellules au milieu du tissu, dont toutes les cellules ont déjà établi de solides contacts. Cette forme de croissance aurait nécessairement comme résultat une structure plus fragile.

Il paraît vraisemblable également que la présence d'une paroi cellulaire est associée à la stratégie collecteur concentrateur. Le développement d'un ratio surface sur volume élevé dépend de la production de structures minces. Il est apparemment plus efficace et pratique (dans un sens évolutif) de fournir à chaque cellule son propre soutien sous la forme d'une paroi cellulaire que de fournir une sorte d'endosquelette ou d'exosquelette pour chacune des extensions du corps de la plante. Il est également impératif que la structure squelettique n'interfère pas avec l'absorption des ressources. La paroi cellulaire primaire est librement per-

méable à tout ce qui peut se trouver en solution dans l'eau, bien que la paroi cellulaire secondaire soit plutôt imperméable.

Comme tous les êtres vivants, les plantes sont capables de répondre à leur environnement. N'étant pas en mesure de répondre par la motilité comme les animaux, les plantes réagissent par la croissance. Les réponses végétales de la croissance, comme le phototropisme, le photopériodisme et le géotropisme, peuvent être considérées comme des substituts à la réponse par la motilité chez les animaux.

Le manque de motilité chez les plantes limite aussi les occasions de rencontre de partenaires et a eu une forte influence sur la persistance de la reproduction asexuée (qui est commune chez les plantes mais rare chez les vertébrés) et sur l'évolution d'une étonnante variété de systèmes de reproduction sexuée. Bien que la plupart des plantes soient hermaphrodites et par conséquent capables d'auto-fertilisation, il existe des mécanismes variés et parfois élaborés qui favorisent les croisements. En plus de l'auto-incompatibilité et de séparations temporelles ou spatiales de la fonction mâle et femelle, les plantes ont peu à peu développé des moyens d'utiliser des intermédiaires abiotiques (par exemple le vent, l'eau) ou biotiques (par exemple les abeilles, les oiseaux) pour améliorer leurs chances de pollinisation croisée. Comme conséquence de leurs nombreux méristèmes apicaux indéterminés, les plantes manquent d'une lignée germinale distincte et sont plus susceptibles que les animaux d'incorporer des innovations évolutives (par exemple, des mutations somatiques ou la polyploïdie) dans leur descendance. Il en résulte que des changements évolutifs rapides et profonds peuvent se produire.

Les graines et les fruits peuvent aussi être considérés comme des réponses adaptatives de croissance en tant que substituts à la motilité animale. Les graines sont des structures uniques en ce sens que le développement s'arrête peu après que ce dernier eut commencé ; aucune situation comparable n'a été trouvée chez les animaux. La graine est une plante miniature, dormante, qui peut être dispersée passivement, mais largement, dans l'environnement par des moyens abiotiques ou biotiques. Les rejets des animaux se dispersent par eux-mêmes. La graine offre également une fonction de survie, parce que la graine peut survivre pendant des saisons (un été sec ou un hiver froid) qui peuvent être fatales à une plante en croissance. Beaucoup d'animaux hibernent pendant la saison défavora-

ble. Le fruit, qu'il soit sec ou charnu, est une réponse de croissance qui aide à la dissémination des graines.

Échanges gazeux

Tous les organismes vivants ont besoin de s'engager dans un échange sélectif de matière avec leur environnement, et cet échange doit se dérouler à travers une surface cellulaire humide. Chez les animaux, ces surfaces humides sont localisées profondément dans le corps (par exemple, les poumons, les intestins, les reins), et plusieurs systèmes circulatoires fonctionnent de manière à maximiser le contact entre les composantes vivantes et non-vivantes du processus d'échange. Chez les plantes, les surfaces cellulaires humides sont à la fois externes (poils absorbants) et internes (cellules photosynthétiques dans la feuille). Parce que les feuilles sont minces, les surfaces cellulaires humides responsables des échanges gazeux sont proches de la surface foliaire, et un système circulatoire d'échange pour un flux massif d'air est inutile, de toute façon impossible en raison d'une absence de muscle et de nerfs chez les plantes. Le dioxyde de carbone pénètre dans la feuille par diffusion selon un gradient maintenu par l'assimilation du dioxyde de carbone dans la photosynthèse. En même temps, l'eau diffuse hors de la feuille suivant un gradient maintenu par une atmosphère à moins de 100 pour cent d'humidité relative.

La perte en eau représente une bénédiction mitigée pour la plante. D'un côté, l'évaporation de l'eau à partir de la feuille (transpiration) crée la tension (succion) qui tire l'eau et les éléments minéraux vers le haut dans la plante à travers le xylème. La perte en eau par transpiration rafraîchit également la feuille. (Une structure mince comme une feuille rayonne efficacement de l'énergie calorifique — un autre trait qui minimise l'excès d'échauffement sous la lumière solaire directe.) D'un autre côté, la perte en eau peut être un problème sérieux lorsque le sol s'assèche. La cuticule cireuse de l'épiderme des pousses des plantes vasculaires réduit les pertes en eau, tandis que les cellules de garde de l'appareil stomatique permettent les échanges gazeux à travers la cuticule imperméable. Le mécanisme de contrôle est tel que lorsque la plante éprouve un déficit hydrique, les cellules de garde ferment automatiquement les stomates, ce qui réduit considérablement le taux de perte en eau. Il est évident que le dioxyde de carbone ne diffuse plus guère dans la feuille quand les stomates se referment. La plante, par consé-

quent, doit accomplir une action équilibrée, en recherchant continuellement un compromis entre l'accumulation de carbone pour la croissance et une perte en eau limitée juste à ce qu'il faut pour ne pas mettre sa vie en danger (Walker 1978).

L'évolution des plantes

Les autotrophes unicellulaires sont bien adaptés à la stratégie collecteur concentrateur en vertu du fait que des petits objets présentent une plus grande surface par unité de volume que des objets plus grands pour une même forme. Avec l'évolution de l'état multicellulaire et le passage vers des habitats terrestres, l'extension en surface est devenue un inconvénient en raison d'une perte en eau possible par évaporation. Les premières plantes terrestres étaient des tiges sans feuilles avec un ratio surface sur volume relativement faible. Avec l'évolution des feuilles, rendue possible par la cuticule, les cellules de garde de l'appareil stomatique et le tissu vasculaire, les plantes une fois de plus possédaient la grande surface nécessaire pour collecter et concentrer efficacement.

Les plantes comme composantes d'écosystèmes

Dans un contexte écologique, les plantes sont des producteurs. Dans l'aboutissement de leurs activités de collecteurs concentrateurs, les plantes deviennent des sources concentrées de carbone réduit, d'énergie et d'éléments minéraux. Ainsi, les plantes fournissent de la nourriture aux hétérotrophes (consommateurs) et sont une part vitale des cycles d'éléments minéraux, aussi bien que des cycles du carbone, de l'hydrogène et de l'oxygène dans la biosphère terrestre. La transpiration végétale n'est pas seulement une importante composante du cycle de l'eau, mais rafraîchit également le proche environnement. Les plantes aident à la structuration des sols à la fois physiquement (par la croissance racinaire) et chimiquement (par l'adjonction de matière organique). L'importance des plantes pour les écosystèmes est démontrée par le fait que nous identifions les biomes par les plantes qui y poussent (par exemple les déserts, les prairies, les forêts tropicales humides).

Les plantes sont-elles inférieures?

En tant qu'animaux, nous nous identifions beaucoup plus immédiatement avec les autres animaux qu'avec les plantes. Les plantes ne bougent pas, elles ne mangent

ni ne boivent et elles ne répondent pas (d'une manière évidente) à quoi que ce soit dans leur environnement. Tout se passe comme si les plantes étaient moins vivantes que les animaux. Nous « tuons » ou « abattons » un animal, mais nous « arrachons » les mauvaises herbes, « récoltons » ou « cueillons » les légumes et les fruits ou nous « coupons » les arbres — des mots qui ne suggèrent pas que nous mettions fin à une vie. Si nous donnons plus de valeur à la vie animale qu'à la vie végétale, il s'ensuit que nous considérons les plantes comme inférieures — après tout, elles n'ont même pas de cerveaux !

Une fois de plus, nous devons considérer les styles de vie. Un animal requiert un système nerveux central et un cerveau pour coordonner ses mouvements dès lors qu'il est à la recherche de sources concentrées de nourriture et d'eau, d'abri et de partenaire. Les plantes sont tout entières déployées dans l'environnement (feuilles, tiges et racines), et il n'est simplement pas pratique pour elles de se lever et de se déplacer dans ces conditions. En d'autres termes, que pourrait faire une plante avec un cerveau si elle en avait un ? Les animaux ont des cerveaux et se déplacent, non pas parce qu'ils sont supérieurs, mais parce que leur style de vie le demande. Les plantes n'ont pas de cerveaux et restent fixées, non pas parce qu'elles sont inférieures, mais parce que leur mode de nutrition exige une forme de vie sédentaire et ne nécessite pas de système nerveux. Les plantes sont tout aussi bien adaptées à leur style de vie que les animaux le sont aux leurs. Si nous ressentons que les animaux sont supérieurs, ce n'est que parce que nous sommes des animaux chauvins.

Champignons

Pour terminer, je voudrais discuter brièvement au sujet du troisième grand groupe d'eucaryotes multicellulaires. Depuis que j'ai écrit l'examen final de Wells, les champignons ont été reconnus comme un règne séparé (Whittaker, 1969), bien qu'ils soient encore pris en considération dans des textes d'introduction à la botanique (par exemple Raven *et al.*, 1986). De même que les animaux, les champignons sont hétérotrophes et consommateurs de sources concentrées de carbone, d'énergie et d'éléments minéraux, mais l'approche est différente. Les animaux recherchent activement leur nourriture, l'ingèrent (souvent en la fragmentant au cours du processus) et ensuite la digèrent en petites molécules qui sont absorbées. Le processus d'absorption a été intériorisé ; un

long intestin fournit la surface requise. Les champignons ne sont pas motiles, mais produisent des spores qui sont passivement distribuées sur de nouvelles sources de nourriture. La structure élémentaire d'un champignon est un filament (hyphe), qui s'accroît à travers tout le substrat alimentaire. Des enzymes digestives sont sécrétées dans l'environnement et les produits sont absorbés. Ainsi, l'absorption est extériorisée. Cette stratégie a conduit à l'évolution du mycélium (une masse d'hyphes) fongique primitif, mais extensif et envahissant, qui expose des surfaces considérables au substrat. Les seules structures fongiques hautement différenciées sont les corps reproducteurs (par exemple, les chapeaux) qui en représentent seulement une fraction, bien que ce soit la fraction la plus apparente du champignon.

Remerciement

Je remercie Robert Wyatt pour son point de vue concernant la sexualité des plantes et pour la lecture critique de ce manuscrit.

Références

- Raven PH, Evert RF & Eichhorn SE (1986) *Biology of Plants* (4th ed.). Worth Publisher, New York.
- Walker DB (1978) Plants in the hostile atmosphere. *Natural History* 87 (6), 74–81.
- Whittaker RH (1969) New concepts of kingdoms of organisms. *Science* 163 (3863), 150–160.
- Wiebe HH (1978) The significance of plant vacuoles. *Bioscience* 28 (5), 327–331.

En langue française :

Hallé F (1999) *Éloge de la plante. Pour une nouvelle biologie*, Seuil, Paris, 348 p.



