



HAL
open science

Individualité végétale

Sophie Gerber

► **To cite this version:**

| Sophie Gerber. Individualité végétale. Biologie végétale. 2013. hal-02533462

HAL Id: hal-02533462

<https://hal.inrae.fr/hal-02533462>

Submitted on 6 Apr 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial - NoDerivatives | 4.0
International License



MASTER 2 LOPHiSC

LOGIQUE, PHILOSOPHIE DES SCIENCES ET DE LA CONNAISSANCE
UNIVERSITÉ PARIS 1 PANTHÉON-SORBONNE
UNIVERSITÉ PARIS 4 PARIS-SORBONNE

2012-2013

Mémoire

« Individualité végétale »

Sophie Gerber
UNIVERSITÉ PARIS 1



Encadrement

Thomas Pradeu, maître de conférences, Université Paris 4

Jean Gayon, professeur, Université Paris 1

« On ne voit le nom d'aucune femme sur les tableaux de savants associés aux principales académies. Ce n'est pas uniquement à cause des usages et des règlements qui n'ont pas prévu leur adjonction, car il est aisé de s'assurer qu'aucune personne du sexe féminin n'a fait un ouvrage scientifique original, ayant marqué dans une science et fixé l'attention des hommes spéciaux. »

« Même celles qui ont traduit ou fait quelques bons mémoires [...] ne se sont pas élevées aussi haut, quoique les égards et les appuis ne leur aient pas manqués. »

« Il n'est pas difficile de trouver les causes de cette différence entre les deux sexes. Le développement de la femme s'arrête plus vite que celui de l'homme et chacun sait que les études à l'âge de 16 à 18 ans comptent pour beaucoup dans la production d'un savant de distinction. En outre, l'esprit féminin est primesautier. Il se plaît aux idées qu'on saisit vite, par une sorte d'intuition. Les méthodes lentes d'observation ou de calcul, par lesquelles on arrive sûrement à des vérités, ne peuvent lui plaire. Les vérités elles-mêmes, abstraction faite de leur nature et de leurs conséquences possibles, sont peu de chose pour la plupart des femmes - surtout les vérités générales, qui ne touchent à aucun individu en particulier. Ajoutez une faible indépendance d'opinion, une faculté de raisonnement moins intense que chez l'homme, et enfin l'horreur du doute, c'est-à-dire d'un état d'esprit par lequel toute recherche dans les sciences d'observation doit commencer et souvent finir.

En voilà plus qu'il ne faut pour expliquer la position des femmes dans les affaires scientifiques. »

Alphonse de Candolle

« **Histoire des sciences et des savants depuis deux siècles, d'après l'opinion des principales académies ou sociétés scientifiques** »

Éditions Arthème Fayard 1987 (seconde édition 1885).

Les femmes et les progrès scientifiques (p 70-72)

« Je me suis alors dirigée vers la philosophie par un mouvement que j'assimile à celui des réfugiés politiques : mon lieu natal n'accepte pas ce que je suis devenue, il faut que j'aie ailleurs. Pour de nombreux chercheurs aujourd'hui, la philosophie est une terre d'asile, un lieu où **penser** ce que « chez eux » on leur demande de **faire**. Je me suis donc engagée en philosophie pour gagner la liberté de penser ce que j'avais appris en sciences. »

Isabelle Stengers

« **La science n'est pas une conquête mais une aventure** »

Philosophie Magazine, avril 2012

« Comme, de loin, la culmination du rocher d'où elle se jette dans l'eau, transporte de joie les enfants qui savent qu'ils vont voir l'otarie, bien avant d'arriver à l'allée des Acacias, leur parfum qui, irradiant alentour, faisait sentir de loin l'approche et la singularité d'une puissante et molle **individualité végétale** ; puis, quand je me rapprochais, le faîte aperçu de leur frondaison légère et mièvre, d'une élégance facile, d'une coupe coquette et d'un mince tissu, sur laquelle des centaines de fleurs s'étaient abattues comme des colonies ailées et vibratiles de parasites précieux ; enfin jusqu'à leur nom féminin, désœuvré et doux, me faisaient battre le cœur mais d'un désir mondain, comme ces valseuses qui ne nous évoquent plus que le nom des belles invitées que l'huissier annonce à l'entrée d'un bal. »

**Marcel Proust, 1914, « Du côté de chez Swann »
Bernard Grasset Éditeur (BnF Gallica, page 511)**

**Merci à mes proches, parfois éloignés
- sphères professionnelles et personnelles -
d'avoir soutenu, pendant ces deux années,
mes vies multiples (intervalle de confiance [1 ; 5]).**

Table des matières

Préambule	6
Introduction	8
Les plantes : une menace pour la notion courante d'individualité ?	11
Qu'est-ce qu'un individu ?	11
Individu métaphysique	15
Homogénéité génétique de l'individu ?	20
Débat sur l'individualité en philosophie de la biologie	25
Quelle place pour les plantes ?	31
Différences entre animaux et végétaux	35
Historique du mode de description des plantes	39
Architecture des plantes et des animaux coloniaux	48
Végétaux : étudier leur diversité	
pour comprendre leur individualité ?	52
Des diversités plus importantes chez les plantes ?	52
Plus de mutations accumulées	
chez les plantes que chez les animaux ?	57
Variations observées expérimentalement chez les végétaux	60
Le cas particulier des plantes cultivées	65
Plantes et épigénétique	69
La plante est-elle une communauté génétique ?	75
Conclusion : pluralité, plantes et individualité	82
Bibliographie	88

Préambule

Les études scientifiques, en tous cas à l'époque où j'ai suivi mon cursus d'ingénieur agronome (fin des années 1980), laissaient peu de place aux sciences humaines et sociales. Quelques exposés de philosophie de la biologie m'ont permis de découvrir la discipline pendant mon diplôme d'études approfondies, associé à mon diplôme d'ingénieur de l'Institut National Agronomique Paris-Grignon (1988-1989), et ponctuellement lors des années qui ont suivi, en thèse à l'Institut National de la Recherche Agronomique (INRA, 1989-1992), comme assistante temporaire d'enseignement et de recherche à l'Université Paris X (1992-1994), comme maître de conférences à l'École Nationale Supérieure Agronomique de Toulouse (1994-2000), puis comme chercheuse à l'INRA (depuis 2000).

Une réflexion sur mes objets de recherche, engagée en 2010, m'a incitée à envisager une formation en philosophie des sciences, afin de me professionnaliser dans ce domaine, avec le souhait de faire évoluer mes questions de recherche, et avec l'espoir d'ancrer ces approches dans mon travail de chercheuse, à l'issue de cette formation.

Intéressée par les spécificités du master LoPhiSC (logique, philosophie des sciences et de la connaissance, Universités Paris 1 et 4) et par les spécialités des enseignants impliqués, j'ai demandé à m'inscrire en master 2, à mi-temps, pendant deux ans (2011-2013). Selon un calendrier serré, j'ai soumis un dossier de demande de formation diplômante aux commissions permanentes locale et nationale de l'INRA. Elles ont émis un avis favorable, tout en soulignant la difficulté à mener de front mon activité habituelle de chercheuse et les engagements pour le master. J'ai également

bénéficié, pour mes frais de formation, d'un appui financier de mon département de recherche INRA, écologie des forêts, des prairies et des milieux aquatiques (EFPA). Mon inscription acceptée dans cette formation, notamment suite à une dissertation de 4h, j'ai pu suivre des enseignements, nécessitant ma présence régulière à Paris, en épistémologie, en philosophie de la biologie, en histoire de la biologie, en métaphysique, en anglais de la philosophie, et une mise à niveau en philosophie, nécessaire à des étudiants non-philosophes comme moi. J'ai beaucoup apprécié ces approches, elles m'ont ouvert des horizons jusque là peu explorés, et requièrent à mon sens la poursuite dans le temps du travail, avec ce premier investissement pour bagage initial.

Dans une démarche parallèle et complémentaire à ma formation en philosophie des sciences, j'ai souhaité faire partie du groupe Sciences en Questions, que j'ai rejoint début 2011. Ce groupe, créé au sein de l'INRA en 1995, est caractérisé par la diversité de ses membres et un travail de débat, au service d'une réflexion sur l'activité de recherche. Le groupe organise des conférences autour des disciplines scientifiques travaillées à l'INRA, leurs évolutions, les questionnements éthiques ou épistémologiques qu'elles suscitent, les différentes facettes du métier de chercheur, les conditions de son exercice et sa position dans la société. Chaque conférence est valorisée par l'édition d'un livre de poche publié aux éditions Quæ, dans la collection "Sciences en questions". La construction d'une conférence naît, suite aux réunions du groupe, de réflexions, de partages, de discussions et d'une organisation collective.

Introduction

L'idée à l'origine du travail présenté ici est née, incidemment, d'une lecture et de discussions avec plusieurs collègues de l'INRA. Feuilletant un livre grand public du botaniste français Francis Hallé, un chapitre traitant d'« arbre-colonie, approche architecturale » a attiré mon attention. Un arbre donné y est décrit non pas comme un individu, mais plutôt comme une communauté (Hallé 2005). Cette assertion, qui dépasse dans le livre une simple analyse architecturale, mais suppose que l'arbre est également une communauté d'un point de vue génétique, a paru d'emblée fautive à ma pratique de généticienne des populations d'arbres. Cette vision de mon objet de recherche habituel, l'arbre, déconnectée de l'idée que ma pratique scientifique a façonnée, m'a motivée à étudier comment la notion d'individu est appliquée aux ligneux, et plus généralement aux plantes, en combinant et en mettant mutuellement à l'épreuve, les approches philosophiques et biologiques ; la génétique constituant la principale discipline biologique abordée.

Le terme d'individualité est devenu, selon Peter Godfrey-Smith¹, un point de contact entre la biologie et la philosophie, dès le début du XIX^e siècle, et les plantes constituaient souvent le point d'accroche initial à la discussion (Godfrey-Smith 2013).

La question philosophique et biologique qui anime ce travail nous conduit à chercher à déterminer dans quelle mesure les végétaux font problème par rapport à l'idée d'individu, et à savoir si le problème majeur ne serait pas en lien avec la nature censément hétérogène et plurielle des plantes, dont le caractère serait plus proche

1 Peter Godfrey-Smith, philosophe nord-américain d'origine australienne, né en 1965.

d'une image de communauté que d'un réel individu.

Deux termes accompagnent plus particulièrement la façon de penser classiquement l'individu, l'homogénéité (éléments constitutifs d'un ensemble, d'un tout, dont la nature, la structure, la fonction ou la répartition est semblable à un ou à des éléments de cet ensemble, de ce tout)² et l'unité (caractère de ce qui forme un tout substantiel et cohérent, un seul être ou une seule entité)². Au contraire, les descriptions liées aux végétaux font références à des termes opposés, l'hétérogénéité (éléments constitutifs d'un ensemble, d'un tout, dont la nature, la structure, la fonction est différente d'autres éléments de cet ensemble, de ce tout), la pluralité (fait d'être plusieurs, caractère de ce qui est multiple)², le caractère de mosaïque (ensemble formé d'éléments nombreux et disparates², et, en génétique, organisme ou tissu composé de deux ou de plusieurs populations cellulaires qui diffèrent entre elles par leur génome³), une idée de communauté (état de ce qui est commun⁴ ; communauté biotique : ensemble des êtres vivants entre lesquels existent des liens nombreux notamment d'interdépendance, de compétition ou de symbiose⁵).

À une vision unifiée et cohérente de ce que représente un individu, s'oppose une perception plurielle, hétérogène, multiple, disparate, diversifiée de ce que devrait être une plante, vision qui peut s'expliquer par les caractéristiques biologiques particulières des végétaux mais aussi par des traditions anciennes dans la manière dont ils sont décrits. Notre objectif est de confronter ces deux approches et de

2 CNRS (1976-1994) Trésor de la langue française, dictionnaire de la langue du XIX^e et XX^e siècle, 16 volumes, CNRS, Gallimard, Paris. Version numérique, Centre national de ressources textuelles et lexicales, <http://www.cnrtl.fr>

3 Grand Larousse encyclopédique, supplément 1968, <http://www.cnrtl.fr/definition/Mosa%C3%AFque>

4 Dictionnaire de l'Académie française, 8^e édition (1932-1935).
<http://www.cnrtl.fr/definition/academie8/communaut%C3%A9>

5 Grand dictionnaire terminologique (GDT), office québécois de la langue française.
http://gdt.oqlf.gouv.qc.ca/ficheOqlf.aspx?Id_Fiche=8350498

mesurer si leur opposition apparente est justifiée.

Pour ce faire, nous analyserons les définitions du terme d'individu, en les situant dans une perspective historique. En philosophie, la métaphysique aborde tout particulièrement cette notion, et les pistes qu'elle propose peuvent être évaluées à l'aune de ce que la biologie dit de l'individu, des propos qui ont évolué avec la progression de la discipline et de ses outils, et en particulier avec l'apparition récente de la génétique, au XX^e siècle. Nous nous intéresserons plus particulièrement à ce que signifie l'idée, partagée, de l'individu vu comme une entité génétiquement homogène, et en quoi cette idée pourrait différer entre espèces animales et espèces végétales. L'hypothèse que les plantes, du fait d'une conception historiquement ancrée de leur nature et aussi du fait de certaines de leurs particularités, seraient génétiquement hétérogènes au niveau individuel, a notamment généré des débats en philosophie de la biologie, qui suggèrent que le concept d'individu ne peut pas s'appliquer de la même façon dans le règne végétal et dans le règne animal (voir par exemple Clarke 2011). Nous examinerons comment les plantes sont décrites, analysées et interprétées, et comment les données disponibles en génétique (ampleur de la diversité et types de variations observées), remettent éventuellement en question la façon de décrire les plantes et éclairent la question de l'individualité végétale.

Les plantes : une menace pour la notion courante d'individualité ?

Qu'est-ce qu'un individu ?

Que nous apprennent les définitions des dictionnaires du français sur la notion d'individu ? Prenons celles du Trésor de la langue française². L'étymologie du mot signale qu'il est emprunté au latin *individuum*, « ce qui est indivisible ». Sa définition nous précise qu'un individu correspond à « tout être concret, donné dans l'expérience, possédant une unité de caractères et formant un tout reconnaissable ». L'individu est décrit par sa matérialité, par le fait que nos sens le perçoivent et qu'il peut être circonscrit dans des limites claires et identifiables, qu'il est possible de le reconnaître. Rapprochons la notion d'individu de celle d'identité, deux notions utilisées parfois de façon interchangeable. L'étymologie du mot "identité" nous indique qu'il est emprunté au bas latin *identitas*, « qualité de ce qui est le même », lui-même dérivé du latin classique *idem*, « le même ». Le Trésor définit l'"identité personnelle" comme « caractère de ce qui demeure identique ou égal à soi-même dans le temps ». L'idée d'une certaine permanence exprimée ici est déjà sensible dans le mot *idem*, "même", dont il est issu. Le terme d'individu nous renvoie, d'une part, selon une dimension plutôt spatiale, à un être bien défini dans sa matérialité, le terme d'identité, d'autre part, est placé dans une dimension plus temporelle, et suggère une forme de constance.

Analysant cette notion d'identité, Paul Ricœur, dans son livre *Soi-même comme un autre*, dissocie deux significations majeures de ce terme, selon que le mot identique

soit compris par l'un des deux termes latins, *idem* (fait d'être identique à soi, permanence dans le temps) ou *ipse* (fait de demeurer le même tout en changeant partiellement, évolution dans le temps). Ricœur envisage ainsi l'équivocité du terme « identique » en rapport avec un caractère majeur du soi, à savoir sa temporalité. Il oppose la mêmété⁶, synonyme d'une identité-*idem* (anglais : *sameness* ; allemand : *gleichheit*), à l'ipseité⁷ (ou individualité) par référence à une identité-*ipse* (anglais : *selfhood* ; allemand : *selbstheit*). Il confronte ces deux usages du concept d'identité, qu'il juge majeurs, et en souligne les concordances et discordances liées, selon son analyse, à une dialectique du soi et de l'autre que soi (Ricœur 1990). Son approche concerne bien sûr les êtres humains, et il analyse assez peu ce qu'il nomme "les êtres naturels". À leur propos, il cite, en les distinguant, les contributions de John Locke⁸, pour qui l'idée de mêmété est centrale, et de David Hume⁹, qui s'intéresse aux degrés dans l'assignation de l'identité.

John Locke donne son analyse de l'identité des plantes, en 1689, dans son ouvrage *An essay concerning human understanding (Essai sur l'entendement humain)*, et dans le chapitre intitulé « identité et différence ». Il prend précisément pour objet un arbre, espèce emblématique du monde végétal dans de nombreux textes :

« § 4. Identité des plantes. Il nous faut donc considérer en quoi un chêne se distingue d'une masse de matière, et il me semble que c'est en ceci : l'une ne consiste que dans l'agrégation de corpuscules matériels quelle que soit la façon dont ils sont réunis, tandis que dans l'autre les corpuscules sont disposés de

6 "Identité ; ce terme scientifique ne signifie que même chose : il pourrait être rendu en français par **mêmété**", (Voltaire, Dict. phil. Identité.) Dictionnaire de la langue française, Émile Littré (1872-1877), <http://www.littre.org/definition/identit%C3%A9>

7 Ipseité : PHILoS. Ce qui fait qu'une personne, par des caractères strictement individuels, est non réductible à une autre. (Empr. au lat. scolast. *ipseitas*, dér. de *ipse* « [moi, toi, lui...]-même »), <http://www.cnrtl.fr/ipseite>

8 John Locke, philosophe anglais, 1632-1704.

9 David Hume, philosophe écossais, 1711-1776.

façon à former les parties d'un chêne ; et l'organisation de ces parties est propre à recevoir et à distribuer la nourriture qui lui permet de se maintenir, et de former le bois, l'écorce, les feuilles d'un chêne, etc., ce qui constitue la vie végétale. Si donc est une plante unique ce qui possède une telle organisation de ses parties en un corps d'un seul tenant, partageant une seule vie commune, elle continue d'être la même plante aussi longtemps qu'elle partage la même vie, bien que cette vie se communique à de nouveaux corpuscules de matière organiquement unis à la même plante vivante, dans une même organisation qui se maintient semblable, selon la forme caractéristique de cette espèce végétale. Car, puisque cette organisation demeure à chaque instant présente dans tel ensemble unique de matière, elle réside dans cet agrégat particulier qui diffère de tout autre, elle est cette vie individuelle ; et comme celle-ci existe en permanence aussi bien avant qu'après dans la même continuité de parties unies au corps vivant de la plante qui se remplacent insensiblement, elle possède cette identité qui fait la même plante, et que toutes ses parties soient parties de la même plante, tout le temps qu'elles restent unies dans cette organisation qui se conserve, propre à transférer cette vie commune à toutes les parties ainsi réunies. » (Locke 1689)

John Locke voit dans l'organisation des parties ce qui constitue la vie végétale. L'identité végétale, sa mêmeté, se prolonge aussi longtemps que la même vie est partagée, dans l'espace et dans le temps, par cette plante unique, différant de toute autre.

Dans une définition plus récente (Pradeu et Carosella 2004), mais cependant sans rupture avec la conception de John Locke proposée il y a plus de trois siècles, le terme d'identité biologique désigne l'ensemble des déterminants distinguant un organisme des autres organismes, et pourrait trouver dans le terme de soi¹⁰

10 Soi : PHILOS. Traduit le lat. *a se* (aséité) et *per se* (perséité) ; se dit : *a*) de ce qui existe en raison de sa propre essence, *a se* (ctr. *ab alio*, par un autre) ; *b*) de ce qui est en vertu de sa nature, *per se*, opp. *per accidens*, par accident.
<http://www.cnrtl.fr/definition/soi>

biologique un synonyme. Ces termes désignent à la fois l'unicité de chaque individu, qui est le seul à être tel qu'il est, à l'exception d'individus génétiquement identiques, et sa distinction spatiale et environnementale, déterminée par le lieu occupé et le type d'interaction avec l'entourage (Pradeu et Carosella 2004, 2006). La définition du mot "individu" de la rubrique BIOL. (animale et végét.) du Trésor² évoque un « spécimen vivant appartenant à une espèce donnée ; être organisé, vivant d'une existence propre et qui ne peut être divisé sans être détruit ». Le dernier terme de cette définition se rapporte directement à l'étymologie du mot individu. Parallèlement, un organisme serait un « assemblage, combinaison, ensemble des éléments constituant un être vivant » (Pradeu 2008). Plus généralement, d'un point de vue métaphysique, un individu est caractérisé par sa perséité¹¹ (sa séparation), son unité (il peut être compté, il possède des frontières), son identité transtemporelle (il reste le même tout en changeant dans le temps), et éventuellement son unicité (il est unique) (Chauvier 2008).

La conception courante, « de sens commun », de la notion d'individu qui découle des définitions envisagées précédemment est fondée sur des approximations qui se révèlent inappropriées pour une grande partie des espèces biologiques. Les modèles à partir desquels la notion commune d'individu s'est construite sont des mammifères, petite fraction des vertébrés, petite fraction des eumétazoaires¹², représentant au final seulement une partie restreinte du vivant. Aussi, utiliser l'individuation intuitive du vivant revient à identifier implicitement et étroitement l'individu biologique à un

11 Perséité : qualité de ce qui existe par soi-même. Dictionnaire de la langue française, Émile Littré (1872-1877), <http://littre.reverso.net/dictionnaire-francais>

12 Eumétazoaires : métazoaires (animaux pluricellulaires) supérieurs.

mammifère, en généralisant la notion à partir de peu d'espèces, qui ne sont en rien typiques du vivant (Hull 1978, Hull 1992, Pradeu 2008). David Hull¹³ souligne « *the damage that our vertebrate bias can do* », « les dégâts que notre biais en faveur des vertébrés peuvent causer » et ajoute :

« *once we direct our attention away from Vertebrata to other phyla, the notion of an organism becomes much richer and more diverse than any science fiction writer has yet to imagine* » (Hull 1992)

« une fois notre attention détournée des vertébrés vers d'autres embranchements, la notion d'organisme devient bien plus riche et diverse qu'aucun auteur de science-fiction ne pourrait l'imaginer. »

S'interroger sur les végétaux est donc probablement un bon moyen de nous aider à nous éloigner de notre biais en faveur des vertébrés et de nous ouvrir des perspectives, que David Hull nous promet riches, fermées jusque là par notre vision anthropocentrée.

Individu métaphysique

La conception générale de l'idée d'individu que nous venons d'envisager dans ses différentes facettes s'enrichit dans l'histoire de la philosophie, à la lecture des auteurs proposant une analyse métaphysique de la notion. Dans l'antiquité, Aristote¹⁴ évoque ce qu'il nomme la substance première, qui désigne un individu particulier, un être vivant, et constitue le support permanent des changements qui affectent cet individu. Aristote peut ainsi être considéré comme l'un des fondateurs d'un courant philosophique que nous qualifierons de substantialiste, et qui suppose que l'individu

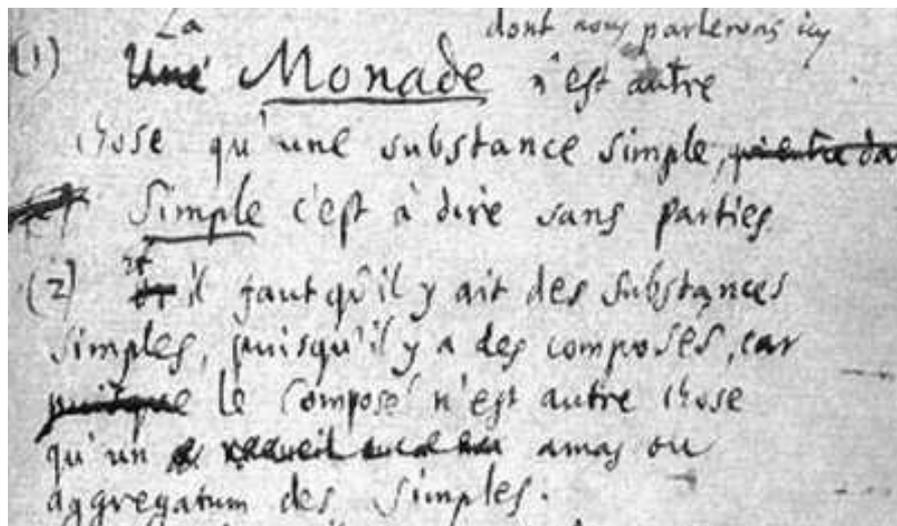
¹³ David Hull, philosophe nord-américain, 1935-2010.

¹⁴ Aristote (philosophe grec, 384-322 av JC) : septième livre de la Métaphysique.

est dans une continuité, une forme de permanence, portées dans sa matière même. Cette conception a été renouvelée et radicalisée au début du XVIII^e siècle par Gottfried Wilhelm Leibniz¹⁵ qui conçoit la substance comme une monade (étymologiquement : unité, Figure 1). La monade est une, simple et indivisible et contient en elle, virtuellement et potentiellement, toutes les propriétés qu'elle exprimera dans le futur aussi bien que les traces de toutes celles qu'elle a exprimé dans le passé¹⁶.

Figure 1 : Manuscrit de Leibniz, extrait¹⁷, *Monadologie*, 1714

- (1) La monade dont nous parlerons ici n'est autre chose qu'une substance simple, simple c'est à dire sans parties.
 (2) Et il faut qu'il y ait des substances simples, puisqu'il y a des composés, car le composé n'est autre chose qu'un amas ou *aggregatum* des simples.



15 Gottfried Wilhelm Leibniz, mathématicien et philosophe allemand, 1646-1716.

16 G.W. Leibniz *La Monadologie* (1714). *The Internet Encyclopedia of Philosophy* (IEP) <http://www.iep.utm.edu/leib-met>

17 http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Leibniz_Monadology_2.jpg

John Locke, contemporain de Gottfried Leibniz (ce dernier entretient un dialogue imaginaire avec Locke, dans ses *Nouveaux essais sur l'entendement humain*, en réponse à l'*Essai sur l'entendement humain*), et David Hume se sont opposés à ce courant substantialiste, en soulignant que la substance est par définition inaccessible, l'identité reposant alors seulement sur sa continuité dans le temps. Ainsi, selon John Locke :

« § 10. *C'est la conscience qui fait l'identité personnelle.* Mais on voudrait savoir aussi s'il s'agit de la même substance identique. [...] En effet, puisque c'est la même conscience qui fait qu'un homme est lui-même pour lui-même, l'identité personnelle ne dépend de rien d'autre, qu'elle soit rattachée à une seule substance individuelle ou qu'elle se préserve à travers la succession de plusieurs substances. »

« § 25. J'accorde cependant que l'opinion la plus plausible est que cette conscience dépend d'une seule substance individuelle immatérielle et qu'elle en est l'affection. Mais laissons les hommes résoudre cette énigme comme ils voudront selon leurs diverses théories. »

(Locke 1689)

John Locke ne tranche pas la question de savoir si une seule substance persiste ou si plusieurs substances se succèdent, comme support de cette conscience qui fait qu'un homme est lui-même pour lui-même. David Hume est plus radical. Reprenant en particulier pour exemple le végétal emblématique déjà cité par John Locke, il écrit :

« *An oak, that grows from a small plant to a large tree, is still the same oak; tho' there be not one particle of matter, or figure of its parts the same. An infant becomes a man, and is sometimes fat, sometimes lean, without any change in his identity.* » (Hume 1739)

« 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. »¹⁸

David Hume observe donc, chez un chêne et chez un être humain, pour une plante et un animal, de façon parallèle et sans distinction de règne, la continuité de l'identité. Cette continuité dépasse la substance ou la matière, qui, elle, change, évolue, se transforme, et sur laquelle ne repose par conséquent pas cette permanence constatée. Cette forme de permanence est reprise dans une approche métaphysique contemporaine par David Wiggins¹⁹. Ce dernier propose une théorie de l'individuation des continuants²⁰, "objets ordinaires persistants", incluant les substances vivantes. De façon proche de l'idée de David Hume, il écarte la similarité qualitative, qui s'appuie sur la substance, pour proposer une élucidation de la notion de mêmeté ou d'identité, en s'appuyant sur l'idée de coïncidence (simultanéité, correspondance) d'un objet, d'une chose ou d'une substance (Wiggins 2001). Cette proposition évoque l'idée de génidentité^{35,36}, sur laquelle nous reviendrons plus loin, pour laquelle l'individu n'est pas défini à travers sa substance, mais plutôt via les processus qui assurent son identité à travers le temps. Ces processus ne se réfèrent pas à des catégories discontinues, la génidentité est donc associée à une image continue des choses.

18 Compayré Gabriel (1873) *La philosophie de David Hume*. E. Thorin éditeur (Paris) : 307.
<http://catalogue.bnf.fr/ark:/12148/cb302626065>

19 David Wiggins, philosophe anglais, né en 1933.

20 Continuants : terme neutre employé pour qualifier tout objet ordinaire persistant.
Stanford Encyclopedia of Philosophy <http://plato.stanford.edu/entries/temporal-parts/>

Paul Ricœur souligne également l'existence ancienne de cette vision continue. Selon lui David Hume, à partir d'exemples-types (des navires aux plantes, aux animaux et aux humains) et à la différence de John Locke,

« introduit, dès ses premiers exemples, des degrés dans l'assignation d'identité, selon par exemple que les mutations d'un être matériel ou vivant sont plus ou moins amples ou plus ou moins soudaines. La question de l'identité se trouve ainsi soustraite dès le début aux réponses en noir et blanc » (Ricœur 1990)

Tuomi (2004) cite à ce propos J.S. Huxley²¹, qui écrit, en 1949, que l'individualité est relative, jamais complète ou parfaite, et qu'elle s'exprime par degrés à différents niveaux depuis les cellules jusqu'aux colonies²². L'idée d'une individualité considérée de façon continue et non pas avec des seuils se retrouve également dans des publications plus récentes. Pepper et Herron (2008) soulignent que la plupart des critères à partir desquels les organismes ont été traditionnellement définis sont variables de façon continue plutôt que catégorielle ; ceci nous ramène aux caractéristiques des processus évoquées plus haut, dans le cadre de la génidentité.

Les analyses métaphysiques du concept d'individu présentées ici donnent un relief particulier à la notion, à travers les termes de substance, d'unité, de permanence, de changement, de continuité. L'esprit humain trouve probablement du confort à sa réflexion sur intelligibilité du monde, dans une certaine simplification, notamment en classant ses éléments à travers des catégories discontinues. Cependant, la continuité est probablement plus adaptée à une description juste des éléments du vivant, mais plus complexe à appréhender, que des catégories tranchées.

21 Julian Sorell Huxley, biologiste anglais, 1887-1975.

22 Colonie : BOT. Rassemblement sur un même territoire de plantes, d'arbres, etc., d'une même espèce. ZOOL. Réunion d'animaux vivants en communauté. <http://www.cnrtl.fr/definition/colonie>

Homogénéité génétique de l'individu ?

Qu'apporte l'analyse biologique à cette réflexion sur l'individualité ? Dans une contribution majeure sur l'analyse de l'évolution de l'individualité, Leo Buss²³ cherche à intégrer les approches réductionnistes et holistiques au sein d'une histoire évolutive de la constitution de l'individu (Buss 1987). Ce livre marquera les débats sur l'individualité en biologie, il est en effet cité, avec une remarquable stabilité, environ 25 fois par an depuis sa publication²⁴. Leo Buss analyse et rappelle l'importance de l'apport d'August Weismann²⁵, qui a contribué à la vision biologique moderne de l'individu, grâce à l'idée centrale que l'héritabilité est rendue impossible par le développement : la conversion irréversible des cellules en structures différenciées les rend impropres à jouer un rôle quelconque dans la transmission des caractères. Dans sa théorie de l'hérédité, il distingue le soma et le germe²⁶, ce dernier étant seul, selon Weismann, à contenir le matériel héréditaire. Weismann rejette donc la vision lamarckienne de l'hérédité et considère la transmission des caractères acquis comme théoriquement impossible. Le germe est le lien immortel entre les générations, alors que le soma, constitué des cellules somatiques, est un vaisseau mortel sur lequel agit la sélection. La doctrine de Weismann sur la continuité des cellules germinales est donc une première déclaration claire, dans l'histoire, portant sur les unités de sélection. Accepter cette doctrine justifie de voir l'individu comme une unité

23 Leo Buss, biologiste nord-américain, né en 1953.

24 Base de données Web of Knowledge, 662 citations pour Buss L. 1987, consultation avril 2013.

25 August Weismann, biologiste et médecin allemand, 1834-1914.

26 Soma : ensemble des cellules de l'organisme, à l'exclusion des cellules reproductrices.

<http://www.cnrtl.fr/definition/soma>

Germe : ensemble des cellules reproductrices et des éléments qui leur donnent naissance.

<http://www.cnrtl.fr/definition/germe>

génétiq ue homogène. Si toutes les cellules ne contiennent pas le matériel héritable, la sélection joue nécessairement sur l'individu, et non pas sur les cellules qui le constituent. La coopération nécessaire de ces cellules pour assurer la stabilité de l'organisme dans son entier suppose leur homogénéité en tant qu'ensemble. Cette théorie, élaborée au XIX^e siècle, se trouve réévaluée et rediscutée avec la découverte des supports de l'hérédité au XX^e siècle. Ce siècle correspond à la démonstration de la matérialité de la transmission des caractères, grâce à la découverte des gènes, dont la nature sera progressivement précisée, depuis leur existence, quelque peu abstraite, mise en évidence par Gregor Mendel en 1866, redécouverte en 1900 (le terme de gène sera proposé en 1909), jusqu'à la description de la structure de l'acide désoxyribonucléique (ADN) en 1953. L'existence de ces supports matériels et l'importance de leur découverte permet alors de considérer le soi biologique comme de nature principalement génétique, son unicité reposant sur la continuité spatiale et temporelle du patrimoine héréditaire, en lien avec l'environnement cellulaire et le milieu (Pradeu et Carosella 2004, 2006). La génétique propose à la vision philosophique substantialiste de l'identité un support concret. Pour faire écho au texte de John Locke retranscrit plus haut : « mais laissons les hommes résoudre cette énigme comme ils voudront selon leurs diverses théories », nous pourrions répondre, avec un raccourci et une certaine facétie, que la substance assurant à l'individu biologique sa même té, sa continuité, associée à sa capacité à évoluer, pourrait être liée à l'ADN. Poussée à l'extrême, cette idée conduit au géocentrisme, conception selon laquelle les gènes et le génome sont au cœur de l'idée même d'individu :

l'essence d'un organisme est assimilée à son génome. L'hypothèse selon laquelle il existe une relation spéciale entre un organisme et le génome qui le constitue et le distingue, et que cette relation est de type univoque, reste très répandue (Dupré 2010). Une hypothèse supplémentaire, largement partagée, est que les cellules qui composent un organisme ont en commun l'inclusion d'un génome, et que, mis à part de rares collisions avec des rayons cosmiques ou d'autres accidents exceptionnels, ces génomes sont identiques ; John Dupré²⁷ veut montrer que cette hypothèse d'homogénéité génétique de l'individu n'est pas fondée, et qu'elle est symptomatique d'un ensemble de malentendus concernant la nature des systèmes biologiques que nous appelons organismes (Dupré 2010). Si Strassmann et Queller écrivent, en 2004, que les limites d'un organisme sont des frontières cruciales, à l'intérieur desquelles se trouve généralement la coopération adaptative et à l'extérieur desquelles se trouvent les compétitions et les conflits, Dupré n'est probablement pas du même avis. Il appelle à un pluralisme pour la définition des frontières de l'individu, l'identité génomique n'étant pas, selon lui, une condition nécessaire pour faire partie du même individu biologique, celui-ci étant plutôt une entité constituée d'éléments disparates (mosaïque génétique, symbiotes, éléments épigénétique²⁸,...) travaillant ensemble. Orientée dans son analyse par un courant notamment porté par Samir Okasha (Okasha 2006) qui s'intéresse, dans le cadre de la philosophie de la biologie en rapport avec la théorie de la sélection, aux questions de conflits d'intérêts entre

27 John Dupré, philosophe anglais né en 1952.

28 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".

individus et groupes, et plus généralement à la théorie de la sélection de groupe²⁹, Clarke (2011) écrit :

« *Homogeneity is rather just one way in which the threat of lower-level subversion can be averted.* »

« L'homogénéité est plutôt *une des façons* de contrer la menace de subversion des niveaux inférieurs. »

Elle explique ainsi que les mécanismes de répression (*policing mechanisms*, par exemple les systèmes de type immunitaire), qui empêchent la sélection d'opérer à l'intérieur du groupe, sont habituellement suggérés comme une solution de protection alternative à l'homogénéité. Folse et Roughgarden (2012) suggèrent que le caractère mosaïque d'un individu ne constituerait pas une menace pour son intégrité mais plutôt une possibilité d'adaptation, un scénario donnant lieu à de trop rares études (Pineda-Krch et Lehtilä 2004). Selon David Hull, les éléments composent un individu non pas parce qu'ils partagent une quelconque similarité mais parce qu'ils sont organisés. Ainsi, les cellules qui constituent un organisme tendent à être génétiquement identiques, mais ce n'est pas pour cette raison qu'elles font partie du même organisme. Hull illustre ce point de vue par deux exemples extrêmes. Les cellules d'un individu atteint de gynandromorphisme³⁰ sont génétiquement différentes mais font partie du même organisme. De façon radicalement opposée, les cellules de deux jumelles monozygotes appartiennent à deux organismes différents, alors qu'elles sont génétiquement identiques (Hull 1980). L'idée qu'un individu se définit par son homogénéité génétique fait partie des hypothèses communément

²⁹ *Multilevel selection theory*, théorie de la sélection à niveaux multiples ou sélection de groupe, qui suppose que la sélection joue à des niveaux multiples de la hiérarchie du vivant, gènes, chromosomes, cellules, organismes, groupes,...

³⁰ Gynandromorphisme : individu chimère composé de deux types de cellules, mâles ou femelles, observé chez des animaux : insectes, oiseaux, crustacés. <http://en.wikipedia.org/wiki/Gynandromorph>

admises en biologie. Cependant, du fait de l'existence de variations intra-organisme héritables, Leo Buss affirme :

« [...] *the paradigm of the individual as a unique genetic entity is a derived character, at best approximated in some taxa. [...] The notion of the individual as a unique, genetically homogeneous unit of selection is closely approximated in many taxa.* » (Buss 1985)

« [...] le paradigme de l'individu considéré comme une entité génétique unique est un caractère dérivé, au mieux approximé dans certains taxons. [...] Considérer l'individu comme une unité de sélection unique et génétiquement homogène n'est qu'une proche approximation dans de nombreux taxons. »

Buss qualifie ainsi l'individualité de “caractère dérivé” (Buss 1987). Cette approximation nécessaire, et plus ou moins forte, soulève inévitablement des questions qui concernent d'abord les espèces animales, comme nous venons d'en voir des exemples, mais est supposée en soulever d'encore plus épineuses dans le monde végétal, dont certaines caractéristiques s'opposeraient à une homogénéité génétique individuelle. L'histoire de la notion d'individualité et sa rencontre avec les découvertes de la génétique ont conduit à une conception arrêtée de l'idée de l'individu, aussi circonscrite que sa définition elle-même, dans des limites spatiales établies et une homogénéité génétique obligatoire, dont les frontières sont peut-être à reconsidérer.

Débat sur l'individualité en philosophie de la biologie

Comme nous l'avons vu, si la question de l'individu est un sujet de débat ancien dans la philosophie, elle constitue aussi un thème de réflexion extrêmement vivant, riche et de premier plan dans la philosophie de la biologie actuelle. Dans un article de trois pages publié en 1977, Daniel Janzen³¹ interroge la notion d'individu en biologie. Cet article a trouvé sa place dans ce débat : il a été cité 133 fois depuis sa publication, soit en moyenne 5 fois par an, de façon stable.

Janzen souligne la confusion qui existe entre l'individu du profane (déjà évoqué sous les termes « de conception courante », « de sens commun ») et l'individu de la biologie évolutive, que l'on qualifie notamment par sa valeur sélective³². Ainsi, le pissenlit, qui se reproduit notamment par apomixie (production de graines, génétiquement identiques à la plante mère, sans reproduction sexuée), installe de vastes ensembles clonaux, composés pourtant d'unités physiologiques indépendantes.

La question qui se pose alors est d'identifier les "compétiteurs évolutifs". L'individu évolutif "pissenlit" pourrait alors être identifié à un très grand arbre, sans tronc, sans branches majeures, sans racines pérennes, à couronne très diffuse. Le puceron, qui se reproduit, un peu comme le pissenlit, par parthénogenèse³³, peut-être assimilé, selon Janzen, au pissenlit annuel du monde des insectes (Janzen 1977).

31 Daniel Hunt Janzen, biologiste nord-américain, né en 1939.

32 Valeur sélective, *fitness* en anglais : espérance de la contribution relative d'une classe (allèle, génotype, classe phénotypique d'individus), aux générations ultérieures, *in* Bolduc 2012.

33 Parthénogenèse : BIOL. Reproduction sans fécondation dans une espèce non vertébrée, sexuée.
<http://www.cnrtl.fr/definition/parthénogenèse>

David Hull, avec trois publications très citées (Hull 1978, 1980, 1992)³⁴, stimule dans la philosophie de la biologie une dynamique autour de la question de l'individualité. Il définit les individus comme des entités spatio-temporellement localisées, cohésives et continues, qui sont donc des entités historiques. Sa définition rejoint celle que nous avons donnée précédemment (Chauvier 2008), l'entité localisée dans l'espace fait référence à la perséité, ou séparation de l'élément, son aspect cohésif et continu fait référence à son unité, marquée par des frontières, l'entité localisée dans le temps fait référence à son identité transtemporelle. Les mêmes idées sont exprimées par des mots différents dans les deux définitions.

La notion d'individualité ne se justifie qu'à la lumière de la théorie évolutive, car c'est selon David Hull la théorie fondamentale en biologie. L'évolution joue sur les gènes, les organismes et les espèces, que Hull met sur le même plan en tant qu'individus spatio-temporellement localisés et donc en tant qu'unités de sélection. Cependant, la sélection agit sur des copies des entités sélectionnées (Dawkins 1976), et non sur des ensembles d'objets similaires, mais sur des lignées, sur des objets proches car apparentés, membre de la même connexion (nexus) généalogique.

Ces entités historiques ont la propriété de persister dans le temps tout en changeant, leur existence continue à travers le temps pouvant s'exprimer au travers du terme de

34 Hull 1978, 1980, 1992, articles cités environ 550 fois au total depuis leurs publications (229, 309, et 9 fois – le dernier étant certainement mal référencé – base de données Web of Knowledge, consultation avril 2013), soit en moyenne 15 fois par an.

généntité^{35,36}. Son approche est non-substantialiste et ne définit donc pas l'individu à travers sa substance, mais bien plutôt à travers le processus qui constitue son identité à travers le temps, ce que propose justement la généntité. Il souligne qu'une définition claire d'un organisme individualisé doit être valable aussi bien pour le biologiste que pour le philosophe et doit s'appliquer à toutes les espèces (continuité spatio-temporelle, unité et localisation).

L'ambition de Hull est de fédérer les points de vue et d'unifier les approches philosophiques et évolutives. Une notion aboutie d'organisme individualisé doit être, selon lui, applicable à tous les organismes que le biologiste rencontre et est notamment un pré-requis pour définir ce qu'est une personne. David Hull, avec une volonté humaniste explicite, souligne que celle-ci pourrait protéger les catégories fragiles, chez l'homme, de toute exclusion (Hull 1978).

Dans son texte de 1980, David Hull reprend l'idée que les individus sont des entités localisées spatio-temporellement et souligne qu'ils ont un début et une fin précis dans le temps. Pendant leur existence, certains individus vont connaître des changements importants, d'autre des modifications plus limitées. La continuité du développement, l'aspect tranché du début et de la fin, et la qualité de l'intégration de l'entité sont déterminés par les processus dans lesquels ces individus fonctionnent, indépendamment de la façon, très contingente, dont la perception humaine les envisage.

35 Introduite par Kurt Lewin (psychologue allemand-nord-américain 1890-1947) la **généntité** est une relation existentielle décrivant la genèse d'un objet entre un moment donné et le suivant. Ce que nous considérons comme un objet consiste en fait en de multiples entités, qui sont des phases de l'objet à différents moments. Ces objets ne sont pas identiques parce qu'ils partagent les mêmes propriétés, mais parce que l'un se développe à partir de l'autre. <http://en.wikipedia.org/wiki/Genidentity>

36 Reichenbach, en 1956 (*The direction of time*, Berkeley : University of California Press), reprend la définition du terme introduit par Lewin et la précise. Guay A., Pradeu T. (2012) To be continued: the genidentity of physical and biological processes. Individuals across sciences: a revisionary metaphysics? Conference, Paris-Sorbonne University, May 18-20.

Citant Stephen Jay Gould, David Hull souligne que nous sommes restés longtemps « *prisoners of the perceptions of our size* », prisonniers des perceptions liées à notre enveloppe corporelle et conditionnées par notre corps. Ce n'est en effet qu'incidemment, à cause de nos tailles, de nos longévités et de nos acuités de perception relatives, que nous sommes capables d'apprécier la distance entre les organismes qui composent une espèce mais pas entre les atomes qui les constituent (Hull 1980).

La vision anthropocentrée des objets du vivant conduit à simplifier et parfois caricaturer la réalité, de telle façon que notre perception en devient faussée.

Certains s'essayent à donner une description des individus vivants qui rend compte de cette complexité, que notre vision d'être humain simplifie pour mieux l'approcher, avec les risques inhérents à la simplification, pourtant nécessaire.

Prenons l'exemple de deux tentatives de représentation proches, au moins par leur résultat visuel (Figure 2), Santelices (1999) et Godfrey-Smith (2009) cherchent à classer les différents types d'organismes. Ils créent chacun un espace à trois dimensions, composé de trois critères d'individualisation.

Le premier auteur (Santelices) les qualifie selon leur unicité génétique, leur homogénéité génétique et leur autonomie, en affectant deux niveaux (présence, absence), à chaque facteur.

Le second auteur (Godfrey-Smith) adopte une analyse continue sur les trois axes, composés, pour le premier axe, *B*, du goulet d'étranglement entre les générations (le goulet ultime étant une seule cellule), pour le deuxième, *G*, de la spécialisation

reproductive (soma, germen) et pour le troisième, *I*, de l'intégration générale.

Dans les deux représentations, les vertébrés sont localisés de façon identique, aux valeurs maximales des trois critères : ils constituent bien les références universelles à la définition de l'individu.

Dans le cube de Godfrey-Smith, sur huit sphère-organismes représentées au total, deux sont végétales, et se distinguent nettement l'une de l'autre dans l'espace : le ramet³⁷ de peuplier tremble et le gland de chêne, différenciés par l'axe *B*, goulet d'étranglement, fort pour le gland, issu de reproduction sexuée, plus faible chez le ramet, issu de reproduction végétative.

Les plantes apparaissent proches de certains mammifères, représentés par "*us*" - nous - *homo sapiens*, alors que le troupeau de bisons est représenté à l'autre extrémité du cube par rapport à l'homme, les trois paramètres étant placés au maximum de leur valeur pour *homo sapiens* et au minimum pour "*buffalo herd*". La prise en compte de l'aspect "social" du troupeau écarte du tout au tout les deux espèces, pourtant vertébrées et donc relativement proches phylogénétiquement.

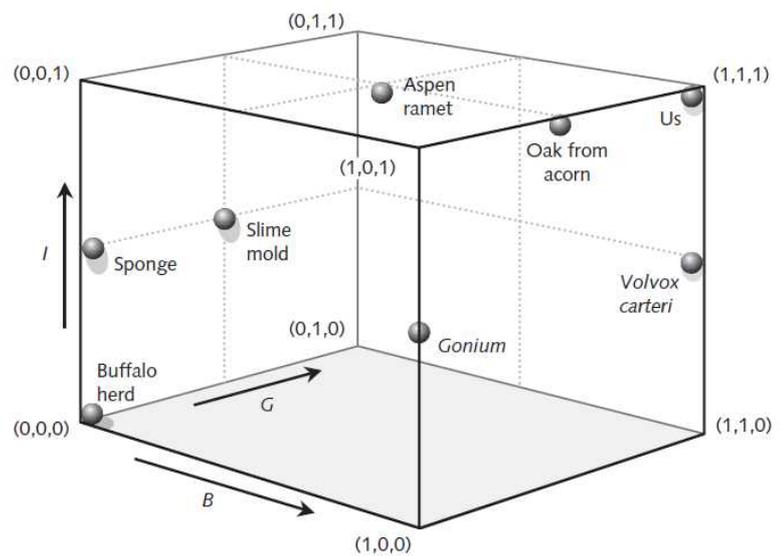
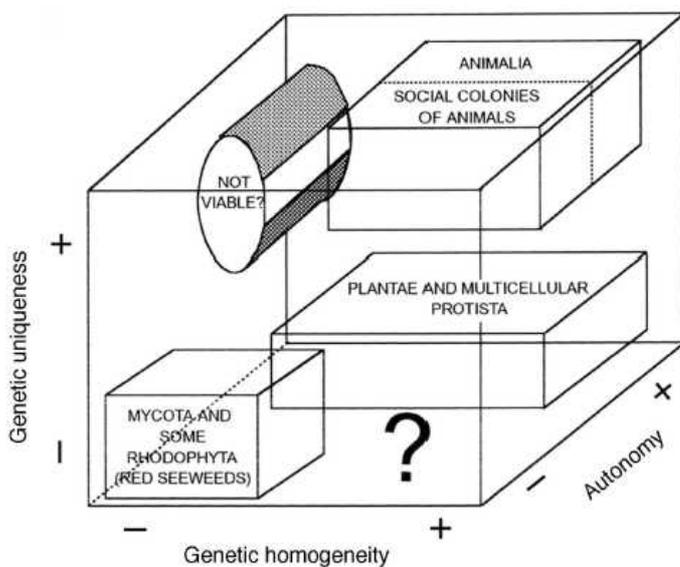
Dans la représentation de Santelices, les *Animalia* (synonyme de *Eumetazoa*¹²) et les plantes (*Plantae*) sont clairement séparés.

Les tentatives de classifications apparaissent complexes et dépendent des critères retenus, considérés comme significatifs par les auteurs, pour leur capacité à différencier efficacement les individualités.

37 Ramet, genet : pour une plante à développement clonal, chaque unité physiologique est un "ramet" et le clone en entier est un "genet".

Rejoignant les hypothèses déjà évoquées ayant trait à la continuité de la notion, de nombreux degrés d'individualité sont donc probablement possibles et différentes échelles d'individualité coexisteraient même dans un unique individu (Folse et Roughgarden 2010, 2012).

Figure 2 : Répartition dans l'espace des organismes multicellulaires selon trois critères d'individualité. À gauche Santelices (1999) classe selon la présence (+) ou l'absence (-) de trois attributs (unicité génétique, homogénéité génétique, autonomie). À droite Godfrey-Smith (2009) classe selon B : goulet d'étranglement, G : spécialisation reproductive (soma, germen) et I : intégration générale.



Quelle place pour les plantes ?

Comme le souligne Peter Godfrey-Smith, la question de l'individualité a été le lieu d'une rencontre entre biologie et philosophie dès le XIX^e siècle, rencontre au cours de laquelle les plantes constituaient généralement un aiguillon stimulant les débats (Godfrey-Smith 2013).

Cependant, les travaux philosophiques consacrés à l'individualité des végétaux étaient et restent en retrait. Le biologiste John Harper³⁸ (Harper 1977, Harper et White 1974, Harper 1980, 1985, 1988) a contribué à une description analytique du fonctionnement des plantes, en définissant notamment les termes spécifiques liés à la démographie de la croissance modulaire végétale (par exemple le terme de "genet"³⁷, qui distingue les éléments issus d'une reproduction sexuée, et le terme de "ramet"³⁷, qui identifie les éléments issus d'une reproduction asexuée, ici plutôt synonyme de croissance), une terminologie sur laquelle se sont appuyés les chercheurs pour questionner l'individualité végétale.

Les réflexions générales sur l'individualité en biologie intègrent bien sûr les plantes parmi les organismes vivants, cependant Hull (1978) n'utilise le mot "*plant*" que dans une citation à propos de la taxonomie, Michod (1997) une seule fois également, citant, comme pour les invertébrés clonaux, leur croissance indéterminée, alors que Santelices (1999) le mentionne 15 fois, et Pradeu (2010, 2008) presque 10 fois dans chaque cas.

38 John Lander Harper, biologiste anglais, 1925-2009.

Peter Godfrey-Smith intègre largement les végétaux à sa réflexion (57 occurrences du mot "*plant*" dans son livre (Godfrey-Smith 2009), 11 occurrences dans son chapitre (Godfrey-Smith 2013)). Une philosophe de la biologie, Ellen Clarke, a abordé plus spécifiquement la question de l'individualité végétale dans ses travaux.

Elle a publié un premier article général sur l'individualité en biologie (Clarke 2010), dans lequel elle souhaitait montrer qu'il existe un vrai problème biologique autour de la définition de l'individu, que des solutions pléthoriques existent, mais qu'il faut arbitrer, car le concept d'individualité est nécessaire à la biologie, notamment dans un cadre évolutif.

En effet, dans la théorie de l'évolution, la notion de valeur sélective³² est centrale, et constitue précisément un qualificatif des individus. Pour mesurer ce paramètre évolutif, il faut être capable de compter, de dénombrer les individus, donc de les définir avec leurs limites. Selon Clarke, les biologistes s'appuient fortement sur le concept d'organisme mais en utilisent des définitions variées sans être forcément conscients de parler de choses différentes, du fait de l'inexistence d'un consensus.

Elle conclut en soulignant que cette question a une grande importance scientifique autant que philosophique, et que « *there is an urgent need for the concept to be cleaned up* », le besoin est urgent de nettoyer le concept...

Dans sa première publication consacrée aux végétaux, elle analyse l'individualité des plantes à la lumière de la théorie de la sélection de groupe²⁹ (Clarke 2011). Son propos vise à montrer que les théoriciens de la sélection de groupe ont tort de penser que l'hétérogénéité génétique a nécessairement pour conséquence des conflits

évolutifs, qui doivent être supprimés pour permettre à l'individu de niveau supérieur de se maintenir en tant qu'unité de sélection. Elle défend le fait que certaines caractéristiques, que l'on retrouve chez de nombreuses plantes, permettent à la compétition à un niveau inférieur d'être bénéfique pour l'individu de niveau supérieur.

Ainsi, une sélection intra-organisme, (*intraorganismal selection, IOS*) existerait chez les plantes et leur permettrait notamment de réagir et de s'adapter aux conditions environnementales changeantes, un défi pour des organismes sessiles, qui n'ont pas la mobilité des animaux pour échapper aux périls, et dont c'est peut-être le défaut majeur par rapport à la référence constante aux animaux dans l'histoire de la biologie.

Dans son second article (Clarke 2012), affirme que la question de savoir si les plantes étaient des individus ou des communautés avait contrarié les botanistes à travers les âges. Elle déclare qu'elle souhaite « *settle the matter once and for all* », régler la question une fois pour toutes... Elle s'attaque au dilemme du démographe, qui ne sait s'il faut dénombrer les genets ou les ramets pour étudier les populations végétales, et notamment pour mesurer la valeur sélective. Ce dilemme oppose reproduction et croissance, débat ancien parmi les botanistes (voir l'exemple historique cité plus loin de Goethe, qui distingue force végétative et reproductive (page 41).

La question qui est posée, formulée par Godfrey-Smith (2009), est de savoir à quel moment la production d'un nouveau matériel biologique correspond à la production d'un nouvel individu, chez les plantes, mais aussi chez les organismes coloniaux, ou

dans le cas d'une reproduction asexuée, quand la nouvelle unité physiologique est génétiquement identique à l'individu initial. L'individu physiologique et l'individu évolutif ne coïncident pas forcément, comme le soulignait Janzen (1977), et la "reproduction" d'un point de vue évolutif n'appelle pas toujours de nouveauté génétique (Godfrey-Smith 2009). La fragmentation peut d'ailleurs en elle-même souvent servir de mode de reproduction stratégique chez les organismes à croissance modulaire (Pannell et Eppley 2004).

La conclusion de Clarke (2011) n'est heureusement pas aussi définitive que prévu. Malgré le fait que les plantes échouent à remplir les critères qui conviennent aux organismes unitaires, et malgré une grande diversité de niveaux d'individualité, à l'intérieur et entre les espèces, elles sont tout de même des individus biologiques...

Les plantes se caractérisent par une grande diversité, à plusieurs niveaux, depuis ce que nous percevons d'elles jusqu'à leurs fonctionnements, et défient la normalisation. Comme promis par David Hull, elles devraient nous ouvrir des horizons. Leur variabilité et l'impossibilité de les ranger facilement dans des cases anthropocentrées, nous permettront peut-être de reconsidérer l'individualité d'organismes qui nous paraissait jusque là sans problème, avec un intérêt renouvelé.

Différences entre animaux et végétaux

La référence constante au modèle animal marque les recherches consacrées aux plantes, et ce depuis les premiers textes qui leur sont dédiés, dus à Théophraste³⁹, fondateur de la botanique. Il faudra attendre le Moyen Âge pour retrouver des traces d'études consacrées aux plantes.

Des siècles plus tard, avec « *The power of movement in plants* », Charles Darwin publie son avant-dernier livre, le 6 novembre 1880, imprimé à 1500 exemplaires. L'ouvrage sera traduit en français et disponible dès 1882. Darwin décrit dans ce livre les différents mouvements possibles chez les plantes, de façon détaillée, et s'appuie sur ses propres expériences, réalisées à partir de différentes espèces végétales.

Dans sa préface, Édouard Heckel⁴⁰, traducteur du texte, affirme « la vie c'est le mouvement ». Il oppose végétal et animal, définis classiquement par l'immobilité des premiers et par le mouvement des seconds, mais cite Claude Bernard⁴¹ qui écrit que les plantes possèdent « les apparences du mouvement volontaire ». Il reprend également Isidore Geoffroy Saint-Hilaire⁴², qui, dans son « *Traité d'histoire naturelle des êtres organisés* », écrit : « Les animaux ont des mouvements autonomiques, et les végétaux des mouvements automatiques ».

Ce parallèle entre animal et végétal est central et marque toute la réflexion portée sur les plantes à qui sont prêtées des « lueurs de volonté »⁴³. L'individualité est définie

39 Théophraste, philosophe grec, 371-287 av JC.

40 Édouard Marie Heckel, botaniste et médecin français, 1843-1916.

41 Claude Bernard, médecin et physiologiste français, 1813-1878.

42 Isidore Geoffroy Saint-Hilaire, zoologiste français, 1805-1861.

43 Darwin 1882, préface, pages XIII-XIV.

comme la portion entre racine et extrémité aérienne, constituant l'organisme végétal : « aux deux extrémités de l'individualité végétale »⁴⁴, au même titre qu'un individu animal terrestre supérieur dont les contours et les limites, sans racine, s'identifient sans difficulté.

« Il est à peine exagéré de dire que la pointe radicaire, ainsi douée et possédant le pouvoir de diriger les parties voisines, agit comme le cerveau d'un animal inférieur : cet organe, en effet, placé à la partie antérieure du corps, reçoit les impressions des organes des sens et dirige les divers mouvements. » (Darwin 1882)⁴⁵

Ces écrits illustrent le carcan animal dans lequel les réflexions végétales se situent, de façon récurrente dans l'histoire de la biologie. La question de l'individualité appliquée aux plantes souffre de biais similaires.

Ainsi, les plantes, mais aussi les animaux coloniaux, s'écartent sur plusieurs points des caractéristiques de l'individualité définies classiquement à partir des mammifères. La propriété d'anoméoméricité⁴⁶, qui stipule qu'un individu ne peut être divisé sans être détruit, ne se vérifie pas chez de nombreux végétaux. En effet, la fragmentation de plantes en sous-éléments, avec reprise, accompagnée de la mise en place d'une autonomie physiologique, s'observe dans de nombreuses espèces végétales. Elle existe de façon naturelle : marcottage, démariage de rejets ou division de tubercules, de bulbes, de rhizomes, de stolons,... Mais aussi de façon artificielle : bouturage, greffage, culture *in vitro*,...

44 Darwin 1882, préface, page XIV.

45 Darwin 1882, page 581.

46 Homéomères : éléments dont la division ou l'agrégation produisent des éléments de même type (Aristote, *Du ciel*). Anoméomères : éléments qui ne se laissent pas diviser ou agréger (Chauvier 2008).

L'individu caractérisé par son unité, constitué comme un tout reconnaissable, avec des frontières, pose également des questions spécifiques chez les végétaux. En effet, ces derniers possèdent un système aérien visible et un système racinaire sous-terrain. Les liens racinaires entre plantes, distinctes à la surface, existent ; ces plantes peuvent même partager leurs systèmes racinaires et être issues d'un unique génotype.

Ainsi l'un des clones⁴⁷ les plus notables, "Pando" ("je m'étends" en latin), un peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides*) dans l'État de l'Utah aux États-Unis, serait parvenu à générer par simple reproduction asexuée environ 47 000 tiges occupant une surface de 43 ha (Mitton et Grant 1996).

Pando est un exemple emblématique de la question de l'unicité, mise à mal chez les plantes. L'aspect unique de l'individu est une de ses caractéristiques, mais est loin d'être typique des végétaux. Les reproductions "à l'identique", issues de systèmes de reproduction diversifiés (sexués, asexués), sont très fréquentes chez les plantes.

Enfin, le critère d'homogénéité, et plus précisément d'unité génétique homogène, est associé, comme nous l'avons vu, de façon importante au concept d'individu. Cette homogénéité a pour conséquence que la sélection joue nécessairement au niveau de l'individu (vu comme une unité de sélection), et non pas sur les cellules qui le constituent (Buss 1987).

47 Clone : ensemble des individus obtenus sans fécondation, à partir d'un seul individu, par parthénogenèse s'il s'agit d'une espèce animale, par bouturage s'il s'agit d'une espèce végétale. Étymologie : du grec *klôn*, jeune pousse.
<http://www.cnrtl.fr/definition/clone>

Dans la littérature, une hétérogénéité plus élevée chez les plantes que chez les animaux est souvent supposée. Nous interrogerons la réalité de cette assertion, en étudiant de plus près ce que la science nous apprend de la diversité génétique végétale, de son type et de son étendue, et en quoi ces éclairages correspondent ou non aux descriptions historiques ou actuelles des particularités des plantes.

Historique du mode de description des plantes

Les premières traces d'analyse des végétaux remontent à l'antiquité. Théophraste, premier auteur de l'histoire de travaux sur les végétaux, décrit dans son ouvrage *Les recherches sur les plantes* plus de 500 plantes différentes et s'intéresse à leurs parties, qu'il identifie aux membres des animaux. Il écrit que les racines, tiges, branches, et rameaux sont en nombre indéterminable (White 1979). Près de deux millénaires plus tard, en 1721, Richard Bradley⁴⁸ écrit :

The Twigs and Branches of Trees are really so many Plants growing upon one another ; for as they all proceed from Buds, or may rather be said to be Buds explained, we may thence infer that the Buds they came from did in every respect perform the Office of a Seed: The Twigs take Root in the Branches, and the Branches take Root in the Stem.

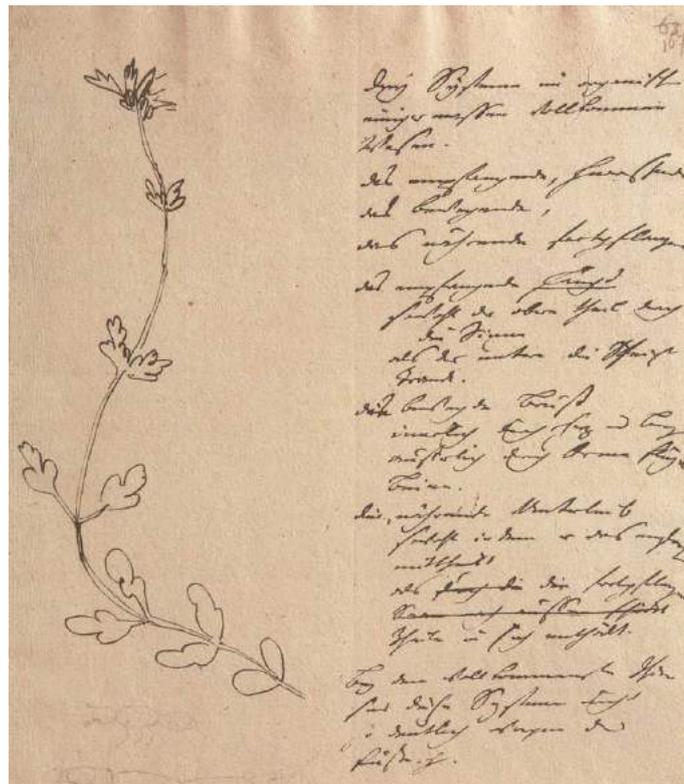
« les rameaux et les branches des arbres sont en réalité de nombreuses plantes poussant les unes sur les autres ; comme elles proviennent toutes de bourgeons ou peuvent plutôt être expliquées par des bourgeons, nous pouvons donc en déduire que les bourgeons qui les ont générées jouent à tous les niveaux le rôle d'une graine : les rameaux prennent racine dans les branches et les branches prennent racine dans la tige. » (Bradley 1721)

⁴⁸ Richard Bradley, naturaliste et botaniste anglais, 1688-1732.

Goethe, passionné de sciences, consacre en 1790 un essai complet à la botanique⁴⁹ :

« On a déjà reconnu la grande analogie qui existe entre un bourgeon et une graine, et que dans celui-là on peut plus facilement encore que dans celui-ci, reconnaître le rudiment d'une plante future.[...] dans les végétaux parfaits, la nature sépare distinctement la semence (ou l'embryon séminal) du bourgeon (ou embryon fixe) » (Goethe 1790)

Figure 3 : Manuscrit et dessin de Goethe, 1790
Typus der einjährigen höheren Pflanze
 Type de la plante supérieure annuelle⁵⁰



49 Johann Wolfgang von Goethe, écrivain allemand, 1749-1832. 1790 : *Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären*.

50 <http://www.goethezeitportal.de>

Il conclut son livre en exposant l'idée d'un végétal qui manifeste ses forces vitales sous deux formes, une force végétative qui produit des feuilles et allonge les tiges et une force reproductive qui produit des organes fécondants et des graines.

Il anticipe d'une certaine façon l'idée fondamentale d'August Weismann, qui naît deux ans après la mort de Goethe, de séparation du germen et du soma, séparation imparfaitement accomplie chez les végétaux.

Nous pourrions d'ailleurs dire, à la suite du court extrait du texte de Goethe, qu'un végétal parfait, tel qu'il le représente à travers un "type" (Figure 3), une abstraction, ou un « thème dont toutes les formes constituent les variations » (Schmitt 2001), a, pour Goethe, des caractéristiques plus proche d'un animal supérieur que d'une plante, dans sa "perfection"...

Dix ans plus tard, Erasmus Darwin écrit, dans le premier chapitre de son livre *Phytologia*, « *Individuality of the buds of vegetables* », en 1800 :

This evinces that every bud of a tree is an individual vegetable being ; and that a tree therefore is a family or swarm of individual plants, like the polypus, with its young growing out of its sides, or like the branching cells of the coral-insect.

5. These buds of plants, which are each an individual vegetable being, in many circumstances resemble individual animals ;

« *This evinces that every bud of a tree is an individual vegetable being ; and that a tree therefore is a family or swarm of individual plants, like the polypus, with its young growing out of its sides, or like the branching cells of the coral-insect. [...] 5. These buds of plants, which are each an individual vegetable being, in many circumstances resemble individual animals ;* » (Darwin 1800, pages 2, 5)⁵¹

« Ceci montre que chaque bourgeon d'un arbre est être végétal individuel ; et que par conséquent un arbre est une famille ou une colonie de plantes individuelles, comme le polype, avec ses petits qui se développent depuis ses flancs, ou comme les cellules des polypes de coraux [...] 5. Ces bourgeons de plantes, qui sont chacun un être végétal individuel, ressemblent dans de nombreuses circonstances à des animaux individuels »

De manière parallèle, 45 ans plus tard, comparant les animaux coloniaux aux plantes, son petit-fils Charles Darwin écrit :

« *The examination of these compound animals was always very interesting to me. What can be more remarkable than to see a plant-like body producing an egg, capable of swimming about and of choosing a proper place to adhere to, which then sprouts into branches, each crowded with innumerable distinct animals, often of complicated organizations? [...] Surprising as this union of separate individuals in a common stock must always appear, every tree displays the same fact, for buds must be considered as individual plants. It is, however, natural to consider a polypus, furnished with a mouth, intestines, and other organs, as a distinct individual, whereas the individuality of a leaf-bud is not easily realised; so that the union of separate individuals in a common body is more striking in a coralline than in a tree. [...] We may consider the polypi in a zoophyte⁵², or the buds in a tree, as cases where the division of the individual has not been completely effected. Certainly in the case of trees, and judging*

51 Citation donnée par White (1979), avec deux mots inversés (*young growing*). L'extrait qui termine la citation de White n'est pas présent dans le texte d'Erasmus Darwin : « *the shoot is a succession of individual vegetable members* ».

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

from analogy in that of corallines, the individuals propagated by buds seem more intimately related to each other, than eggs or seeds are to their parents. »
(Darwin 1845)⁵³.

« L'étude de ces animaux composés m'a toujours vivement intéressé. Que peut-il y avoir de plus remarquable que de voir un corps ressemblant à une plante produisant un œuf doué de la faculté de nager et de choisir un endroit convenable pour s'y fixer ? Puis cet œuf se développe sous forme de branchages, portant chacun d'innombrables animaux distincts, qui ont souvent des organismes fort compliqués. [...] Quelque surprenante que doive toujours paraître cette réunion d'individus distincts sur une tige commune, chaque arbre nous présente le même phénomène, car on doit considérer ses bourgeons comme autant de plantes individuelles. Toutefois il paraît tout naturel de considérer un polype qui possède une bouche, des intestins et d'autres organes comme un individu distinct, tandis que l'individualité d'un bourgeon ne se conçoit pas aussi facilement. Aussi la réunion d'individus distincts sur un corps commun est-elle plus frappante dans une coralline que dans un arbre. [...] Nous pouvons considérer les polypes d'un zoophyte⁵² ou les bourgeons d'un arbre comme des cas où la division de l'individu n'est pas complètement opérée. Il est certain que, dans le cas des arbres et, à en juger par analogie, dans le cas des corallines, les individus propagés au moyen de bourgeons semblent avoir entre eux une parenté bien plus intime que celle qui existe entre les œufs ou les graines et leurs parents. »

Darwin compare la proximité des lignées créées par reproduction clonale avec celles issues de reproduction sexuée, la « parenté bien plus intime » de la clonalité, produisant des individus génétiquement semblables, permet en effet la reproduction de caractères d'intérêt à l'identique, une propriété que l'homme a mis largement à

53 White (1979) cite une phrase de ce passage (soulignée) qu'il attribue à tort à la première édition du journal du voyage du Beagle (1835) dans laquelle Darwin écrit uniquement (phrase soulignée en pointillé) : « *division of the individual has not been completely effected* », « la division de l'individu n'est pas complètement opérée ».

son profit dans les espèces cultivées. Darwin reconnaît que l'idée de considérer les éléments comme des individus distincts est bien plus imparfaite pour les bourgeons des plantes que pour les polypes des animaux coloniaux. Son texte illustre la suggestion de Leo Buss d'une individualité approximée, et ce de façon plus ou moins importante, selon les espèces considérées (Buss 1985).

En 1853, Alexander Braun⁵⁴ (cité par White 1979), écrit une revue sur la question de l'individualité chez les plantes. Il s'inscrit dans la lignée des différents auteurs cités précédemment, à l'unisson d'une conception particulière du végétal. Selon lui, un arbre n'est pas un individu unique mais est un monde unifié d'individus issus les uns des autres à travers une succession de générations.

Charles Darwin est le premier à utiliser l'image de l'arbre pour représenter des proximités évolutives entre espèces, le croquis qu'il réalise dans l'un de ses carnets est célèbre (Figure 4).

Cet usage de l'arbre, même si c'est le symbole et non le végétal en tant que tel qui est convoqué, s'il est rapporté à la question de l'individu, suggère un ensemble composite, où chaque branche, chaque feuille, représente un individu. En cela, l'usage symbolique de l'arbre, classique dans nos représentations, est à rapprocher d'une conception plurielle de l'objet qui marque différents textes décrivant ces objets.

54 Alexander Carl Heinrich Braun, botaniste allemand, 1805-1877.

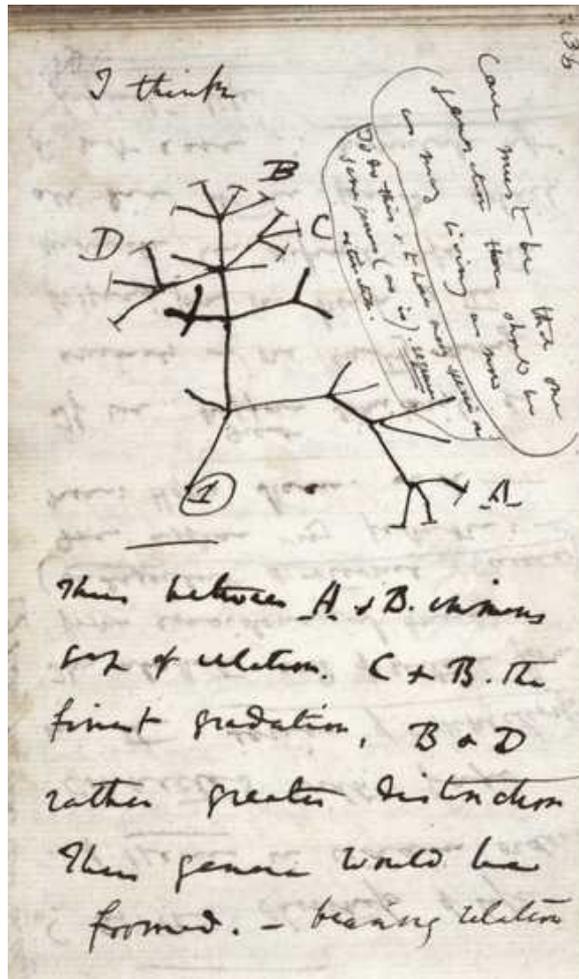
Figure 4 : Charles Darwin,

Notebook B: Transmutation of species (1837-1838)

I think / Case must be that one generation then should be as many living as now. To do this & to have many species in same genus (as is) requires extinction. / Thus between A & B immense gap of relation. C & B the finest gradation, B & D rather greater distinction. / Thus genera would be formed. - bearing relation

Carnet B : Transmutation des espèces (1837-1838)

Je pense / Il doit y avoir des cas où une génération comprend autant d'individus que maintenant. Pour arriver à cela & pour avoir de nombreuses espèces dans le même genre (en l'état) extinction requise. / Ainsi, entre A&B immense déficit de relations. C&B écart le plus fin, B&D distinction plutôt plus grande. / Ainsi les genres se formeraient. - portant la relation⁵⁵.



De l'autre côté de l'Atlantique, quelques années plus tard, les points de vues sont semblables. Dans son texte, White (1979), cite abondamment Asa Gray⁵⁶. Ce dernier écrit, en 1876 :

« *Whether or not one adopts the present writer's conception, that individuality is not actually reached or maintained in the vegetable world, it is clear enough that a common plant or tree is not an individual in the sense that a horse or man, or any one of the higher animals, is—that it is an individual only in the sense that a branching zoophyte²¹ or mass of coral is. Solvitur crescendo: the tree and the branch equally demonstrate that they are not individuals, by being divided with impunity and advantage, with no loss of life, but much increase.* »
(Gray 1876)

« Que l'on soit d'accord ou non avec la conception actuelle de l'auteur, qui pense que l'individualité n'est pas réellement atteinte ou maintenue dans le monde végétal, il est suffisamment clair qu'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 ou une masse de corail. *Solvitur crescendo* [solution par la croissance] : 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. »

Le ton très condescendant utilisé par Gray à l'égard des plantes ("impunité et avantage"), rappelle ici encore la prééminence du modèle animal, auquel les végétaux ne parviennent décidément pas à se conformer, ces imperfections les reléguant à une place secondaire dans l'histoire de la biologie.

56 Asa Gray, botaniste nord-américain, 1810-1888.

Ce tour d'horizon historique suggère une vision partagée des plantes et des arbres, vus comme constitués de sous-unités, comme des "communautés individuelles", et donc échappant à la conception unitaire, associée aux animaux supérieurs et à la définition "académique" de l'individu. Cette vision est ancienne, a perduré, et marque semble-t-il encore les conceptions actuelles.

Architecture des plantes et des animaux coloniaux

L'idée d'un arbre considéré comme une colonie a notamment inspiré le mouvement d'étude de l'architecture des plantes. Celui-ci est né dans le milieu des botanistes des arbres tropicaux (Hallé et Oldeman 1970). La grande diversité de structures observées parmi les arbres tropicaux sur des surfaces limitées (du fait de la grande richesse spécifique) a été décrite grâce à plusieurs modèles architecturaux.

La plante met en place les différents types d'axes (tiges) qui la composent, ils sont identifiés selon leur position topologique, dans une structure tridimensionnelle caractéristique de l'espèce, appelée unité architecturale (Edelin *et al.* 1995). Un mode de ramification particulier permet à la plante de dupliquer tout ou partie de son unité architecturale : l'ordre des axes n'est plus alors l'ordre attendu selon la topologie. Cet événement est appelé réitération, ses produits, réitérats, peuvent même parfois posséder un système racinaire indépendant, tout en gardant, selon Edelin *et al.* 1995, un degré d'individualisation limité.

Ces auteurs qualifient l'arbre d'un fonctionnement en colonie. L'analyse architecturale d'un arbre suggère alors à nouveau, à la suite de Bradley, Braun, Darwin, que celui-ci est une métapopulation.

Les végétaux supérieurs sont ainsi à considérer, au même titres que les animaux coloniaux (hydrozoaires⁵⁷, anémones coloniales et coraux⁵⁸, ectoproctes ou bryozoaires⁵⁹, ascidies coloniales⁶⁰, etc. La Figure 5 donne des exemples de ces animaux illustrés par Ernst Haeckel⁶¹), comme des organismes à croissance modulaire. Pineda-Krch et Poore (2004) incluent également dans la liste des organismes modulaires les éponges (spongiaires ou *Porifera*) et les champignons. Le zygote se développe par l'itération répétée d'une structure, unité basale de l'architecture ou module, qui est continuellement ré-exprimée (Harper 1980).

Tuomi et Vuorisalo (1989) définissent les modules comme des unités multicellulaires répétées de développement, qui forment conjointement de plus grandes unités physiques cohérentes, ces dernières n'étant pas elles-mêmes entièrement divisibles en sous-unités itérées. L'unité fonctionnelle fondamentale que forme le module dans le développement d'une colonie ou d'un clone se réfère, chez les plantes, au phytomère (ou métamère, formé de : nœud⁶², entre-nœud, feuille et bourgeon axillaire, Edelin *et al.* 1995,), et chez les animaux au polype⁵⁷ ou zoïde⁵⁹ (Jackson *et al.* 1985).

57 Hydrozoaires (ou *Hydrozoa*), classe de cnidaires (du grec ortie, à cause des cellules urticantes), animaux majoritairement marins, avec un cycle de vie comprenant en général un stades polype (forme fixe, asexuée) et un stade méduse (forme libre, sexuée). Elle comprend notamment certaines méduses, des colonies de polypes flottants, et notamment, dans l'ordre des siphonophores, la galère portugaise (*Physalia physalis*, *Portuguese man o'war*, en anglais). <http://fr.wikipedia.org/wiki/Hydrozoa>

58 Embranchement des cnidaire ou *Cnidaria*, classe des anthozoaires ou *Anthozoa*.

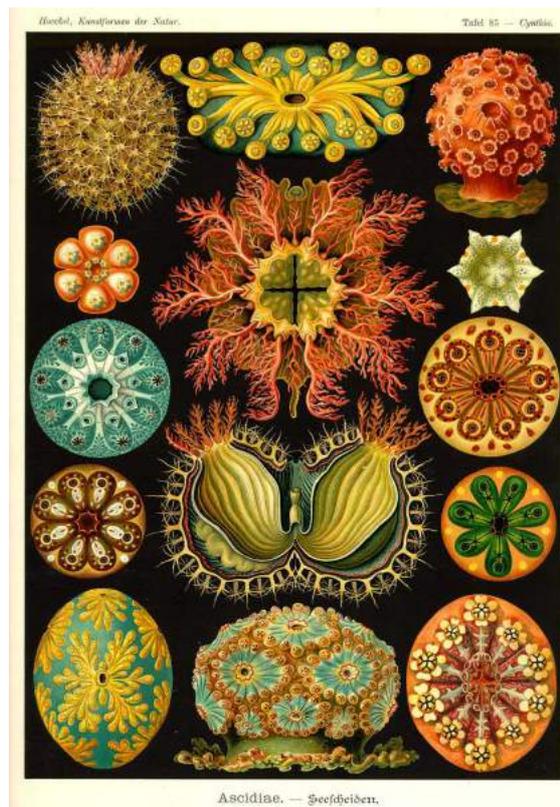
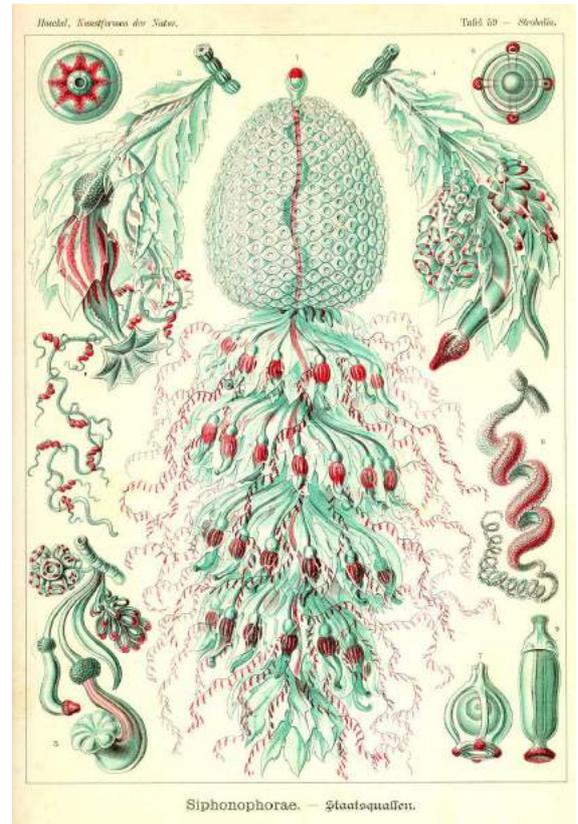
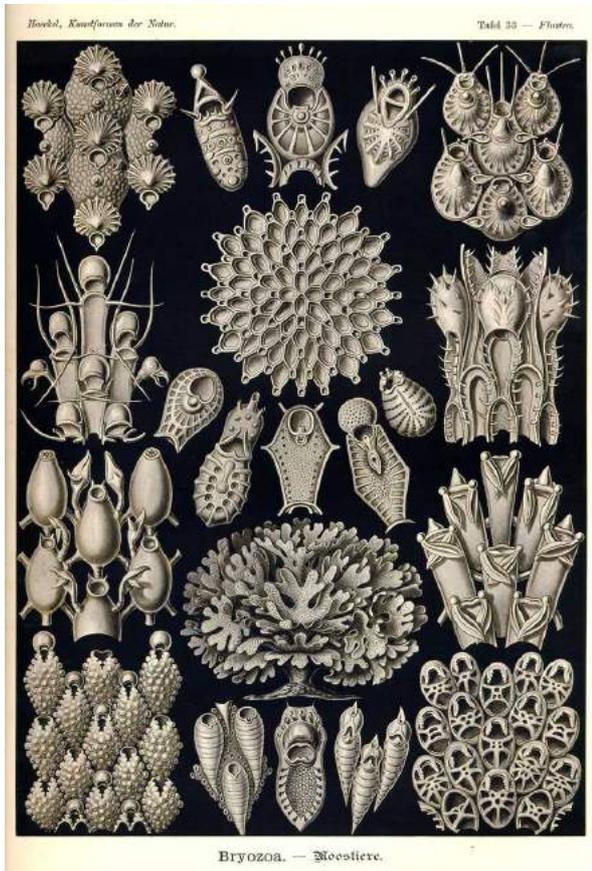
59 Bryozoaires (*Ectoprocta*, *Bryozoa*), "mousse animale", animaux aquatiques invertébrés, zoïdes (animal unique faisant partie d'un animal colonial) associés en colonies, pourvus d'exosquelettes. Les zoïdes sont parfois spécialisés dans leurs fonctions. <http://en.wikipedia.org/wiki/Bryozoans>

60 Les ascidies coloniales possèdent une tunique externe rigide en cellulose (matériau éminemment végétal), les zoïdes sont associés en colonies fixées. <http://en.wikipedia.org/wiki/Asciacea>

61 Ernst Heinrich Philipp August Haeckel, biologiste et philosophe allemand, 1834-1919.

62 Point d'insertion d'une feuille sur une tige. La tige peut être renflée à cet endroit, ce qui est général chez le chaume des graminées. Grand dictionnaire terminologique http://gdt.oqlf.gouv.qc.ca/ficheOqlf.aspx?Id_Fiche=17067610

Figure 5 : Exemples d'animaux coloniaux. Ernst Haeckel, *Kunstformen der Natur*, 1904
 Planche 33 : *Bryozoa* - Planche 85 : *Ascidiacea* - Planche 59 : *Siphonophorae*



Un module devient synonyme de ramet³⁷ s'il est capable de fonctionner et de survivre en autonomie lorsqu'il est séparé de façon naturelle, ou par une blessure, de la plante initiale (Jackson *et al.* 1985). Le genet est le produit d'un zygote (Harper 1980), c'est le clone en entier. Le ramet est l'unité de croissance clonale (Harper 1977), c'est une unité physiologique. La clonalité et la modularité se distinguent par le degré de séparation physique entre modules.

Ainsi, toutes les plantes sont modulaires mais seulement certaines sont clonales (Clarke 2011). La similitude entre les plantes supérieures et les animaux coloniaux, deux groupes formés d'organismes modulaires, signifie que les implications d'une réflexion sur le monde végétal vont au delà de ce seul règne (Clarke 2011).

La structure génétique de populations d'animaux coloniaux serait en particulier intéressante à comparer avec celle des plantes, au regard de leurs statuts d'organismes modulaires aux caractéristiques communes ; cette piste reste à explorer. Comme le rappelle Gould (1988) dans l'histoire de l'évolution, en remontant le temps suffisamment loin, tous les organismes multicellulaires étaient probablement des colonies²².

Végétaux : étudier leur diversité pour comprendre leur individualité ?

Des diversités plus importantes chez les plantes ?

L'assimilation d'une plante à une communauté persiste dans la littérature bien après les écrits historiques évoqués plus haut. Ainsi Whitham et Slobodchikoff, en introduction à un article de 1981, souvent cité (163 fois depuis 31 ans, soit, en moyenne, 5 fois par an ; Clarke (2011), dans son article consacré à l'individualité végétale, le cite 9 fois, et en donne quatre extraits), affirment que les mutations somatiques seraient une source importante de variations héritables chez les plantes. Ils reformulent l'idée d'une plante assimilée à une communauté, précédemment évoquée, de la façon suivante :

« We argue here that somatic mutations may be an important source of heritable variation in plants by first presenting the known mechanisms and evidence for heritability, and secondly, by developing the evolutionary implications. The latter include the evolution or genetic change of individual clones through time, the development of mosaics in which the branches of an individual tree or parts of a clone represent an archipelago of similar but distinct genetic islands [...] » (Whitham et Slobodchikoff 1981)

« Nous voulons montrer ici que les mutations somatiques pourraient être une source importante de variations héritables chez les plantes, en présentant d'abord les mécanismes connus et les preuves de l'héritabilité et en développant ensuite les conséquences évolutives. Ces dernières incluent l'évolution ou le changement génétique d'un clone individuel à travers le temps, le développement de mosaïques dans lesquelles les branches d'un arbre individuel

ou les parties d'un clone représentent un archipel d'îles génétiques similaires mais distinctes [...] »

En appui partiel à l'hypothèse de Whitham et Slobodchikoff, voyons les arguments chiffrés avancés par Leo Buss, qui soulignent les différences entre animaux et végétaux :

« *A human female matures some 3×10^2 gametes per generation, whereas the number of mitotic divisions per generation in an oak tree may be on the order of 10^{13} . [...] Clearly, the heritability of variants is severely restricted in forms with preformistic development.* »

« *The assumption that the various modes of clonal replication produce nonheritable products is often a tacit one, since the notion of evolution acting upon genetically unique individuals has a long and successful history.* »

(Buss 1985)

« Un humain femelle produit environ 3×10^2 gamètes par génération, alors que le nombre de divisions mitotiques par génération chez un chêne est de l'ordre de 10^{13} . [...] L'héritabilité des variants est donc, de façon évidente, sévèrement limitée chez les formes possédant un développement de type préformiste »

« L'hypothèse selon laquelle les différents modes de réplifications clonales ne génèrent que des produits non-héritables est souvent tacite, parce que la notion d'évolution agissant sur des individus génétiquement uniques possède une histoire longue et couronnée de succès »

Le dénombrement des divisions cellulaires, lié au taux de mutation, reste un argument avancé dans des travaux bien plus récents que ceux de Leo Buss (voir la citation de Otto et Hastings (1985) donnée par Clarke (2011), page 58).

Ces deux extraits opposent clairement une approche chiffrée, scientifique, qui ne paraît pas contestable, avec une considération plus proche de la philosophie de la biologie, qui affaiblit l'argument initial.

Whitham et Slobodchikoff reconnaissent que les preuves de mutations somatiques chez les plantes proviennent essentiellement de la littérature horticole. Pour appuyer le bien-fondé de cette illustration quelque peu biaisée, leur argument est de dire que Charles Darwin s'est servi, avec succès, de modèles de sélection artificielle pour élaborer sa théorie de l'évolution, applicable bien au delà des espèces domestiquées (Whitham et Slobodchikoff 1981). Peut-on réellement utiliser un tel raisonnement pour leurs travaux ? Le doute est permis.

De façon tout à fait identique, Gill *et al.* (1995), citant leur propre publication de 1986, écrivent que :

« [...] *the propagation of bud sports*⁶³ *in horticulture proves the existence and importance of genetic variation within clonal plants* »

« [...] la propagation de mutations gemmaires⁶³ en horticulture prouve l'existence et l'importance de la variation génétique au sein des plantes clonales »

Leo Buss reconnaît lui aussi, en 1985, que les études concernant les variations parmi les ramets d'un même parent clonal sont particulièrement limitées à des cultures de laboratoire, de serres ainsi qu'en agriculture. Il prend pour exemple des variants qui ont été artificiellement reproduits pour des raisons esthétiques et commerciales, par exemple le nombre de pétales, les couleurs ou les textures de plantes ornementales,

63 *Bud sport* ou mutation gemmaire : partie d'une plante différant morphologiquement du reste de la plante, suite à une mutation. En horticulture, si la différence se révèle intéressante, elle peut être maintenue par multiplication végétative. Grand dictionnaire terminologique http://gdt.oqlf.gouv.qc.ca/ficheOqlf.aspx?Id_Fiche=18980501#eng

espèces reproduites de façon clonale. Il cite la tige noire des ananas, la couleur rose du fruit chez les pamplemousses, tous les pamplemousses roses des États-Unis étant issus d'une seule branche d'un seul arbre, découvert en 1906 (Whitham et Slobodchikoff 1981), auxquelles s'ajoutent les raisins sans pépins et les oranges Navel (Otto et Hastings 1998 cités par Clarke 2011).

Ces exemples illustrent tous les fameuses mutations gemmaires, typiques de la sélection végétale et plus particulièrement horticole, que l'homme pratique depuis des millénaires. Darwin écrivait en 1845, comme une évidence :

« [...] *it is familiar to every one, what singular and numerous peculiarities are transmitted with certainty, by buds, layers, and grafts, which by seminal propagation never or only casually reappear.* »

« [...] chacun sait quels caractères singuliers et nombreux se transmettent sûrement au moyen des bourgeons, des boutures et des greffes, caractères qui ne se transmettent jamais ou qui ne se transmettent que bien rarement par la propagation séminale. »

Leo Buss écrit cependant qu'il ne connaît pas d'exemple de variation ayant montré un bénéfice clair sur la valeur sélective³². L'étude de variations intra-individuelles à l'origine d'une meilleure protection contre les prédateurs devrait selon lui faire l'objet de plus d'attentions. L'hypothèse que des mutations seraient à l'origine de résistances à des nuisibles dans certaines zones de la plantes constitue en effet une idée séduisante de mécanisme d'adaptation pour des espèces immobiles.

Nous questionnerons plus en détail cette place des espèces végétales domestiques dans le débat sur l'individualité, en tentant de mieux cerner le biais probablement fourni par ces exemples. Si les vertébrés faussent la vision de l'individu, les plantes cultivées pourraient bien faire de même pour l'ensemble des végétaux.

Plus de mutations accumulées chez les plantes que chez les animaux ?

Plusieurs explications existent pour justifier que les espèces végétales porteraient plus de diversité génétique que les espèces animales. Dans sa théorie, August Weismann met en évidence la séparation du germen et du soma, et souligne que la transmission des caractères acquis est de ce fait théoriquement impossible. Cependant, la détermination précoce et terminale des cellules germinales ne s'observe que chez des taxons métazoaires supérieurs, les végétaux ne possèdent par exemple pas de lignée germinale distincte.

Ainsi les plantes, les invertébrés coloniaux, et les champignons sont en désaccord avec la doctrine de Weismann, et montrent une grande plasticité phénotypique. Par conséquent, l'acceptation du corollaire de la doctrine, l'absence d'hérédité des caractères acquis, est plus problématique pour ces règnes (Buss 1987).

De plus, chez les animaux, organismes unitaires, le plan de l'organisme est établi dans les stades précoces, grâce à la capacité des cellules à se mouvoir. Les animaux découplent ainsi la différenciation dans l'espace et dans le temps. Les plantes ne peuvent pas avoir ce découplage, du fait de l'immobilité de leurs cellules. La lignée cellulaire apicale reste flexible, totipotente, active en mitose et conserve l'héritabilité pendant toute l'ontogenèse. Ces différences ont pour conséquence que les animaux sont très sensibles et vulnérables aux variations et ont développé des programmes complexes pour protéger la détermination précoce de l'embryon.

Les plantes y sont au contraire moins sensibles (Buss 1987, Klekowski et Godfrey 1995). Les organismes à croissance modulaire, comme les plantes, exprimeraient ainsi des mosaïques génétiques à des degrés plus importants que les organismes unitaires, du fait de leur longue durée de vie, du fait d'une lignée germinale non protégée et du fait de l'existence d'une propagation multicellulaire (Clarke 2011).

Leo Buss suggère que la variabilité créée est importante, et exploitée par exemple dans les variétés développées par l'homme, reprenant à nouveau une illustration, déjà évoquée, issue de la sélection artificielle (Buss 1987).

Pour appuyer son argumentation Clarke (2011) utilise un raisonnement lié à la quantité de divisions cellulaires, et donc au taux de mutation, et cite Otto et Hastings (1998) :

« [...] *the sheer number of cells that must be produced during the development of all but the smallest of organisms ensures that almost every individual is a genetic mosaic.* »

« [...] au cours du développement de tout organisme, y compris des plus petits d'entre eux, la multitude de cellules qui doit être produite garantit pour quasiment chaque individu le fait d'être une mosaïque génétique. »

Elle ajoute :

« *Plants and other modular organisms are known to show much, much higher genetic heterogeneity, because they lack mechanisms for minimizing it.* »

(Clarke 2011)

« Les plantes et les autres organismes modulaires sont connus pour présenter une hétérogénéité beaucoup, beaucoup plus élevée, parce qu'il leur manque les mécanismes qui permettent de la minimiser ».

Au contraire, Gill *et al.* (1995) écrivent que les modèles théoriques prédisent des mosaïques génétiques rares et que les variations génétiques intra-clonales devraient être difficiles à détecter. Ils concluent en affirmant que seuls les cas où des taux de mutations somatiques élevés sont associés à des bénéfices sélectifs importants permettraient à des mutants d'être suffisamment fréquents pour être détectés. L'idée que tous les organismes multicellulaires sont des mosaïques et que parmi eux, les organismes à croissance modulaire, et notamment les végétaux, sont encore plus hétérogènes que les autres, doit par conséquent être vérifiée, notamment à l'aide d'un tour d'horizon des études de diversité génétique publiées, qui s'intéressent plus particulièrement à la variation détectée à l'intérieur des plantes.

Variations observées expérimentalement chez les végétaux

Leo Buss passe en revue les mécanismes à l'origine de variations à l'intérieur de l'organisme, le point crucial étant que ces variations peuvent se trouver héritables, et donc remettre en cause la conception d'un individu génétiquement homogène ainsi que l'idée d'une sélection qui n'agirait plus uniquement sur l'individu mais sur des parties de ce dernier (Buss 1985). Ainsi, il existe des unités capables de réplifications clonales, qui concernent, au niveau du génome, les éléments génétiques mobiles (transposons), les organelles (mitochondries, chloroplastes), les cellules elles-mêmes (mitoses) et l'organisme dans son entier à travers la production de ramets. Chez un organisme à propagation clonale, du point de vue du développement, la croissance et la reproduction asexuée sont identiques.

Lors des réplifications clonales, des altérations génétiques peuvent intervenir, altérations génomiques aux sites d'insertions des éléments transposables, délétions, duplications, inversions aux sites de transpositions, duplications de gènes dans les familles multigéniques, recombinaisons intragénomiques, changement de ploïdies (Buss 1985).

Klekowski et Godfrey (1989) mesurent un taux de mutation à partir d'arbres de mangroves, en utilisant l'albinisme comme caractère, de type polygénique. Le taux de mutation (par génome nucléaire et par génération) est dans leur expérience 100 fois plus élevé que celui de plantes annuelles pour le même caractère.

Cloutier *et al.* (2003) étudient les variations observées entre copies clonales de pin de

Weymouth (*Pinus strobus*) ainsi qu'à l'intérieur des copies, pour des locus microsatellites⁶⁴ nucléaires et chloroplastiques. Le taux de mutation somatique estimé à partir de leurs données étant bien inférieur à celui publié pour des microsatellites d'autres espèces végétales, les auteurs concluent que les mutations somatiques ne contribuent pas significativement au taux de mutation génomique.

Pourtant, Clarke (2011) écrit :

« *Somatic selection might be particularly important in the evolution of plants and other modular organisms, because of their high rates of mutation and the way they distribute resources around their parts.* » (Clarke 2011)

« La sélection somatique doit être particulièrement importante dans l'évolution des plantes et des autres organismes modulaires, du fait de leur taux de mutation élevés et de la façon dont ils distribuent les ressources entre leurs organes. »

La généralité d'un taux de mutation particulièrement élevé chez les organismes modulaires reste encore à démontrer.

Revenons sur le cas emblématique du clone Pando, peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides*) nord-américain, qui serait parvenu à générer par reproduction asexuée environ 47 000 tiges sur une surface de 43 ha (Mitton et Grant 1996).

Les hypothèses anciennes concernant cette zone supposaient que l'espèce était dominée par une reproduction clonale et que la reproduction sexuée était limitée ou absente depuis des milliers d'années.

64 Microsatellites : courte séquence d'ADN localisée dans le génome, composée de répétitions de di-, tri- ou tétranucléotides, présentant une grande variabilité du nombre de ses répétitions d'un individu à un autre. Son polymorphisme est utilisé dans de nombreuses espèces à des fins de marquage génétique.

Cependant, plusieurs études récentes montrent que cette assertion est fausse. En utilisant des marqueurs génétiques de type microsatellites⁶⁴, Mock *et al.* (2008) ont ainsi montré que le clone Pando, sur 256 ramets analysés, présentait uniquement six variants (2%), suggérant une origine assez récente du clone, pourtant spatialement très étendu. Cette durée n'a pas laissé le temps à des mutations somatiques de s'installer (Figure 6).

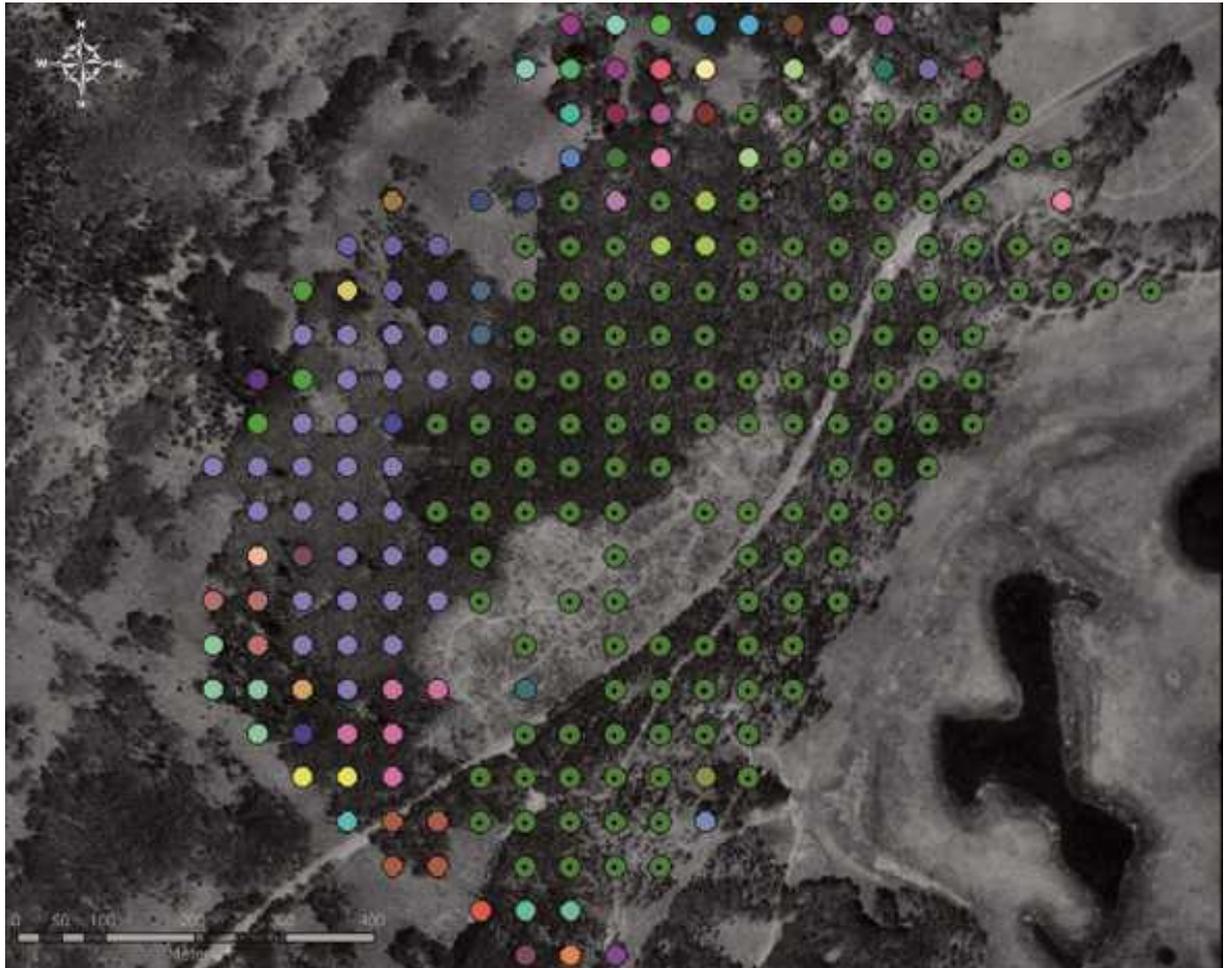
Des arbres de deux zones éloignées dans la même région, analysés de la même façon, ont montré un nombre de génotypes important aux locus considérés et des distances génétiques qui ne correspondent pas à l'hypothèse d'une évolution uniquement clonale. L'existence de flux de gènes explique les données et signale donc que la reproduction sexuée a contribué plus fortement à la diversité que des mutations somatiques liées à la clonalité (Mock *et al.* 2008, DeWoody *et al.* 2008).

Ces résultats viennent vraisemblablement contredire l'assertion suivante, souvent reprise :

« *There are known aspen genets that are 50,000 ramets strong and estimated to be over 10,000 years old.* » (Clarke 2011)

« Certains genets de peuplier faux-tremble connus sont forts de 50 000 ramets et leur l'âge estimé serait supérieur à 10 000 ans. »

Figure 6 : Carte génotypique (7 locus microsatellite nucléaires) du peuplement de peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides*) contenant le clone **Pando**, près de Fish Lake dans l'Utah. Le génotype de Pando est représenté par les ronds verts avec un point noir. Les autres génotypes ($n = 53$) sont représentés par des ronds de différentes couleurs. Chacun n'a généralement été observé qu'une seule fois dans l'échantillonnage, réalisé selon une grille de 50 m (données de Mock *et al.* 2008 reprises et adaptées par Long et Mock 2012).



L'analyse génétique de Pando, exemple emblématique souvent utilisé pour illustrer la particularité de l'individualité chez les végétaux, et qui alimente ainsi le socle illustré de cette question, apporte ici une information fondamentale. Même si l'étude repose sur l'utilisation de marqueurs génétiques particuliers (les microsatellites), qui ne décrivent qu'une partie du génome, et une certaine forme de réalité, les résultats trouvés restent éclairants.

La clonalité existe, elle est importante, mais elle n'a pas fait disparaître la reproduction sexuée, qui garde son rôle d'approvisionnement de la nouveauté génétique. De plus, l'histoire du clone est beaucoup plus récente que prévue, et les mutations somatiques, annoncées comme ayant un rôle majeur dans le fonctionnement du clone, sont bien moins importantes que prévues. L'interprétation à donner à la réalité de cet objet est réellement transformée par ces données.

Le cas particulier des plantes cultivées

Nous avons constaté que les exemples de variations intra-individuelles chez les végétaux donnés par les auteurs concernent souvent l'horticulture et plus généralement les plantes cultivées par l'homme.

Dans une revue faisant l'inventaire de ces variations depuis les bactéries jusqu'aux vertébrés, Pineda-Krch et Lehtilä (2004) reconnaissent ce biais et répertorient pour les plantes des exemples publiés de telles variations sur *Ficus burtt-davyii* (utilisé pour les bonsaïs), des espèces de genévriers, de tabacs, de pélargoniums, et le maïs. En dehors de deux études (de 1988 et 1991) sur des arbres de la mangrove et des figuiers du Panama, toutes les espèces sont manipulées par et pour l'homme.

Nous faisons l'hypothèse que cette catégorie de plantes est particulière et entraîne un biais dans la perception de la réalité végétale. Nous allons examiner quelques exemples qui analysent avec les outils récents de la biologie moléculaire ce type de végétaux. Une espèce phare se distingue, qui dispose, au niveau mondial, de moyens de recherche conséquents, et donc d'une grande richesse de données.

La vigne (*Vitis vinifera* L.) fait partie des plus anciennes espèces domestiquées par l'homme. Ses clones ont été propagés de façon végétative depuis des siècles, à tel point que de très anciens génotypes sont reconnaissables, à travers des variétés toujours cultivées comme les Muscats ou les Pinots, ces derniers ayant des caractéristiques morphologiques proches de celles de la vigne sauvage, *V. vinifera* subsp. *silvestris*.

Malgré la domination de quelques cépages, souvent apparentés, dans les vignobles du monde, la vigne garde une grande variabilité (Myles *et al.* 2011). Si la multiplication végétative⁶⁵, présente l'avantage de conserver intacts les caractères intéressants des clones, plus les variétés sont anciennes, plus les chances de trouver des individus différents sont élevées (Crespan 2004). Quand les différences sont basées sur des modifications génétiques, le principe de la sélection clonale est efficace pour améliorer l'espèce cultivée, à la manière des mutations gemmaires⁶³ évoquées précédemment. Des cultivars différents sont alors dérivés à partir d'un même clone.

La place de la reproduction sexuée dans l'histoire de la domestication de la vigne est cependant attestée, notamment par des reconstructions de pedigrees.

Il a par exemple été montré que le Cabernet Sauvignon est issu d'un croisement entre le Cabernet franc et le Sauvignon blanc, et que le Chardonnay et le Gamay sont nés de croisements entre Pinot et Gouais (Pelsy 2010).

Le Pinot, cultivar archaïque, pourrait remonter à l'époque romaine. Il constitue actuellement un groupe diversifié, composé de nombreux cultivars dont certains sont très répandus (Pinot noir, Pinot meunier, Pinot gris, Pinot blanc), et expriment de grandes variations des caractéristiques ampélographiques et agronomiques (différences de couleurs de baies, de rendements, de morphologies foliaires, de ports des plants).

65 La vigne est plantée dans les vignobles en greffant le cépage souhaité sur un porte-greffe, généralement d'origine hybride, résistant au phylloxera (puceron qui a décimé de nombreux vignobles en attaquant les racines).

Mettant en œuvre une description génétique détaillée des Pinots, Hocquigny *et al.* (2004) étudient 145 clones de 5 cultivars, pour 50 marqueurs microsatellites⁶⁴. Parmi ces clones, les auteurs observent que 65% partagent un génotype commun, y compris entre cultivars, et que les variants ont au minimum 96% de similarité avec ce génotype. Le génotype commun pourrait être celui de la plante ancêtre. Les écarts à ce génotype s'expliquent par l'accumulation de mutations et par des réarrangements de couches cellulaires, parfois associés à des chimères, le Pinot noir étant la forme initiale probable.

Cette étude utilise des marqueurs jugés neutres dans les génomes, et donc intéressants pour mesurer une diversité particulière, a priori non liée à la sélection, mais pouvant témoigner de sa trace dans certains cas. Ce type de marqueur est en tous cas très puissant pour décrire la diversité individuelle et reconstruire en particulier les apparentements entre individus.

L'histoire des Pinots vue par ce biais révèle l'importance des mutations somatiques, apparues au cours du temps avec la multiplication végétative de la vigne et fixées par l'homme pour son propre intérêt.

S'intéressant à un variant d'intérêt pour la viticulture, un phénotype particulier du cultivar Carignan à l'origine de la modification de la forme des grappes, Fernandez *et al.* (2010) montrent qu'une mutation dominante est à l'origine de la variation, due à un élément transposable qui influe sur l'expression d'un gène, probablement impliqué dans la taille et la forme de la grappe.

L'effet de la transposition a été également montré pour d'autres caractères, notamment la couleur de la peau des baies, certainement foncée à l'origine, et devenue claire suite à l'excision d'un rétrotransposon, avec perte de la synthèse d'anthocyanes. Le phénotype obtenu a été probablement maintenu grâce à la domestication (This *et al.* 2006, Pelsy 2010).

L'histoire des vignobles et des pratiques viticoles a ainsi largement déterminé la diversité génétique actuelle de la vigne (This *et al.* 2006).

D'après la revue de Pelsy (2010), le polymorphisme clonal qui a été décrit chez la vigne résulte de mutations ponctuelles⁷⁴, de variation de taille d'allèles (caractère distinctif des locus microsatellites), d'excision partielle de rétrotransposons, de recombinaison illégitime entre gènes paralogues⁶⁶, ou de grandes délétions dues à des mécanismes inconnus, mais pas directement de l'insertion d'éléments mobiles.

Ces éléments mobiles pourraient jouer un rôle important dans l'évolution des plantes, aussi bien cultivées que sauvages, et expliquer une partie de ce qui fait la particularité de ce règne.

66 Deux gènes sont dits paralogues s'ils descendent d'un même gène ancestral par duplication.
<http://fr.wikipedia.org/wiki/Paralogue>

Plantes et épigénétique

Les transposons, séquences d'ADN qui ont la propriété de se déplacer dans les génomes, ont été découverts par Barbara McClintock chez le maïs dans les années 1940 et lui ont valu le Prix Nobel de médecine en 1983.

Ils jouent un rôle dans l'acquisition de nouvelles caractéristiques, comme nous l'avons vu chez la vigne, dans le cadre d'une multiplication végétative des individus.

Les éléments mobiles voient leur activité favorisée par le stress et les changements environnementaux ; les mécanismes moléculaires en jeu ressemblent à ceux mis en œuvre dans les gènes de défense des plantes (Grandbastien 1998).

Ces éléments mobiles constitueraient des moteurs évolutifs importants (Biemont et Vieira 2006).

La propagation clonale, à l'origine de blessures de la plante, et plus globalement chez la vigne la conduite assez agressive à l'égard de la plante, menée pour améliorer la productivité (greffage, taille,...), et ses incidences (attaques de pathogènes, effet des ultra-violets,...), font partie des facteurs stimulant l'activité des éléments mobiles.

Ces éléments composent 40% du génome de la vigne, une valeur habituellement élevée chez les eucaryotes (Pelsy 2010).

Le génome des vignes domestiques comparé aux génomes d'*Arabidopsis* et de *Populus* a révélé une prolifération d'éléments mobiles. La reproduction sexuée correspond, avec la recombinaison, à l'un des mécanismes de suppression de ces éléments.

La multiplication végétative pratiquée sur le long terme, et les soins intensifs prodigués à la vigne par l'homme (Jiang et Goertzen 2011) favorisent donc cette prolifération. Une multiplication des éléments mobiles suite à sa domestication a également été montrée chez le riz (Naito *et al.* 2006).

Les éléments mobiles font partie des événements qui peuvent modifier le génome d'un organisme au cours de sa vie, l'éloignant de l'idéal d'immuabilité du génome d'un individu depuis le début jusqu'à la fin de sa vie.

Les changements épigénétiques²⁸ peuvent aller de modifications chimiques des protéines histones (étroitement associées à l'ADN) à des modifications de l'ADN lui-même. Ces changements sont à l'origine de la compaction de la chromatine⁶⁷, avec pour conséquence une modification de la production des protéines. L'épigénétique peut être vue comme une mise en forme du génome qui détermine quels gènes seront réprimés.

Le manuscrit original, l'ADN, ne sera pas modifié de façon permanente, seul son accès sera altéré. L'épigénétique pourrait offrir le lien qui nous manque entre les pressions évolutives et la variabilité génétique résultante, qui est à la source de la robustesse des espèces, en suggérant un récit plus convaincant que celui que nous proposent les traditionnelles mutations génétiques ponctuelles aléatoires (Morris 2012).

⁶⁷ Substance de base des chromosomes du noyau eucaryote, composée de l'association de l'ADN, d'ARN et de protéines.

Le phénotype d'un organisme peut être modifié par de l'information épigénétique, qui peut être conservée et héritée de façon stable, par exemple sous la forme de la méthylation de la cytosine, l'une des quatre bases (A, C, G, T) de l'ADN. Les modifications de méthylation de l'ADN peuvent produire des épiallèles stables à la méiose, qui peuvent avoir des effets sur la transcription et par conséquent sur la morphologie. Les taux de méthylation ou de déméthylation spontanés ne sont pas connus.

Pour les évaluer Schmitz *et al.* (2011) ont comparé les génomes de 8 lignées d'*Arabidopsis* suivies pendant 30 générations. Ils détectent de nombreux polymorphismes de méthylation, différents des états parentaux initiaux. Ces variations épigénétiques transgénérationnelles de la méthylation de l'ADN pourraient suggérer un mécanisme de génération de diversité phénotypique sans mutation génétique.

Dans une expérience proche, en comparant les génomes de 10 lignées d'*Arabidopsis* dérivées après 30 générations à partir d'une lignée unique, Becker *et al.* (2011) constatent que les mêmes régions du génome sont souvent affectées par des méthylations différentielles dans des lignées indépendantes, avec des cycles récurrents de méthylation-déméthylation au cours des générations. Ils en concluent que ces distributions biaisées et les reversions fréquentes des épimutations jouent probablement un rôle important dans la contribution des épiallèles à l'évolution des plantes, indépendamment de la séquence de l'ADN sous-jacent.

La description du monde de l'épigénétique est récente et les recherches le concernant sont en cours, mais certains de ses éléments ont été déjà identifiés comme importants. Les changements dynamiques des propriétés de la chromatine et la biogenèse de petits ARN contribuent à la régulation transcriptionnelle et post-transcriptionnelle de l'expression des gènes, centrale pour la réponse aux stress.

Les éléments transposables ont modelé par leur dynamique la majorité des génomes eucaryotes, par des mécanismes de type copier-coller (Mirouze et Paszkowski 2011).

La prolifération qui en résulte peut menacer le génome et des mécanismes de régulation existent forcément pour le protéger. L'un de ces mécanismes pourrait correspondre aux siRNAs⁶⁸.

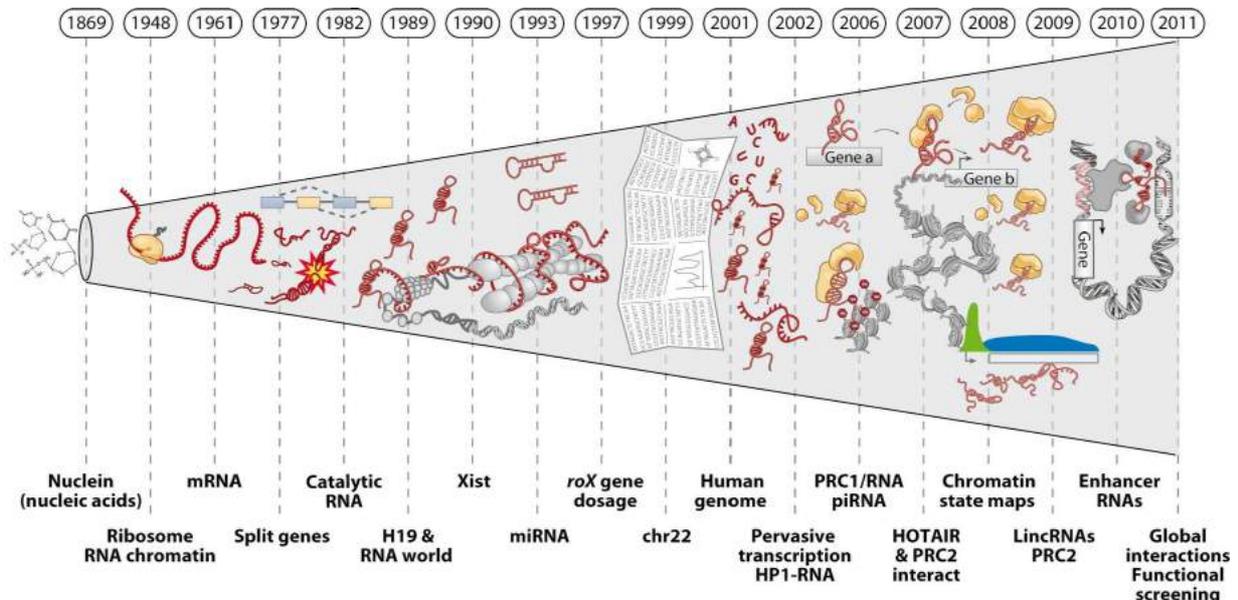
Au moment de la fécondation, l'œuf n'hérite en effet pas seulement du matériel génétique de ses deux parents, mais aussi du répertoire de siRNAs correspondant aux éléments transposables présents dans chaque génome parental. Le mode d'action exact de ces siRNAs n'est pas élucidé, mais ils pourraient avoir un rôle à différentes échelles de l'organisation, influant sur le statut épigénétique de molécules d'ADN distantes, différentes de celles dont ils sont issus. L'information épigénétique portée par ces siRNAs peut être transmise entre cellules, tissus, individus, espèces, et peut-être même entre règnes. Ces molécules pourraient représenter une sorte de système immunitaire contre les éléments transposables, assurant le maintien de la stabilité du génome à la génération suivante (Mirouze 2012).

68 *siRNAs* : *small interfering RNAs*, petits ARN interférents, qui empêchent l'expression de gènes, et proviennent d'unités transcriptionnelles antisens naturelles, de répétitions inversées endogènes, de transgènes, ou de virus ARN.

Un autre type d'ARN, les lncRNAs (*Long noncoding RNAs*, ARN longs non codants) a également un rôle de régulation des gènes via la chromatine, dans l'ensemble du vivant, et participe à l'épigénome (Morris 2012, Rinn et Chang 2012). L'implication de ces ARN particuliers, à cause de leur dérégulation, est évoquée dans plusieurs pathologies chez l'homme et particulièrement les cancers.

Les découvertes sur l'implication des ARN dans la régulation biologique s'accroissent ces dernières années (Figure 7), avec une description de plus en plus fine de la complexité des mécanismes.

Figure 7 : Chronologie des découvertes du rôle des ARN dans les régulations biologiques (Rinn et Chang 2012)



Afin d'étudier l'histoire évolutive des plantes, l'analyse du génome seul ne suffit donc pas, il faut lui adjoindre celle de l'épigénome, et aussi celle de la partie mobile du génome, "le mobilome"... (Mirouze et Paszkowski 2011).

Les connaissances actuelles relatives à la diversité intra-organisme des plantes ont essentiellement trait au génome, niveau le plus anciennement étudié. Les données acquises sur quelques plantes modèles comme la vigne suggèrent que l'épigénome et le mobilome sont impliqués dans les différenciations entre individus, très marquées par l'influence de l'homme. Des données équivalentes chez des plantes non domestiquées manquent pour la comparaison.

Si la question de l'individualité se trouve confrontée aux différentes échelles du vivant, du gène à la communauté, l'analyse génétique se trouve elle-même assez nouvellement confrontée aux différents niveaux associés au génome, qualifiés par un suffixe en -ome. Ces niveaux sont en interaction, et apportent chacun des informations différentes. La complexité est là aussi présente.

La plante est-elle une communauté génétique ?

Après être descendu dans la complexité de la structure génomique, revenons à une conception plus globale de la plante, le réductionnisme ne doit pas se passer d'une vision plus holistique.

Si le modèle architectural décrit précédemment, qui permet de rendre compte de la croissance des plantes, était étendu à sa dimension génétique, l'arbre pourrait être composé d'une population de génotypes ; le botaniste français Francis Hallé l'affirme ainsi dans ses livres grand-public.

Il fait l'hypothèse que l'homogénéité génétique supposée des arbres provient d'une interprétation animale de ces organismes, leurs dimensions et longévités dépassent celles des animaux et doivent avoir une influence sur leur constitution génétique.

Il cite sa collaboration, en 1996, avec une chercheuse de Harvard (Darlyne Murakawski), en compagnie de laquelle deux arbres de deux espèces ont été échantillonnés en Guyane. Ces deux chercheurs auraient identifiés des génotypes différents caractérisant les branches maîtresses. Il mentionne des résultats contraires avec les mêmes marqueurs, arbre "génétiquement homogène malgré sa profuse réitération" (Hallé, 2005).

Les marqueurs de type RAPD⁶⁹ qu'ils ont utilisés posent notamment des problèmes de reproductibilité et sont maintenant difficilement acceptables pour des publications concernant les inférences en génétique des populations, notamment dans une revue comme *Molecular Ecology*⁷⁰, journal de référence dans ces domaines.

Aucune publication scientifique de cet auteur n'est identifiable sur ce sujet, mais la question est à nouveau clairement présente dans sa page wikipedia⁷¹, les références qui y sont citées ne concernent que des marqueurs chloroplastiques, et sont loin d'appuyer le propos de façon convaincante. Ce chercheur a été à l'origine de plusieurs autres études pour analyser la diversité intra-arbre.

Ainsi, en 1998, au Gabon, une douzaine d'échantillons ont été prélevés sur un tiamia (*Entandrophragma angolense*). Des AFLP⁷² ont été étudiés mais n'ont pas montré de variabilité particulière.

En 2002, à Madagascar, sur de très grands spécimens (un arbre de la famille des *Sapotaceae*, 105 échantillons ; un arbre de la famille des *Moraceae*, 99 échantillons ; un arbre de l'espèce *Intsia bijuga* (*Fabaceae*), 81 échantillons) : « aucune variation cohérente avec la structure de l'arbre » n'a été trouvée, pour 20 marqueurs microsatellites étudiés, révélant des profils identiques, et pour des marqueurs AFLP dont les variations étaient « incohérentes et sans logique avec la structure de l'arbre ».

69 RAPD : *random amplification of polymorphic DNA*, amplification aléatoire de l'ADN, http://fr.wikipedia.org/wiki/Amplification_al%C3%A9atoire_d%27ADN_polymorphe

70 <http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/%28ISSN%291365-294X/homepage/ForAuthors.html>

71 http://fr.wikipedia.org/wiki/Francis_Hall%C3%A9 "Variabilité génétique au sein d'un même arbre" (la page est nettement plus brève en anglais, cette rubrique en est absente)

72 AFLP (*amplified fragment-length polymorphism*) ou polymorphisme de longueur des fragments amplifiés, méthode (sous brevet) de révélation de polymorphismes de l'ADN, qui génère des marqueurs nombreux, dominants, sans connaissance nécessaire du génome au préalable.

Ces informations m'ont été communiquées à titre personnel par les chercheuses en génétique des arbres tropicaux impliquées dans ces travaux (MH Chevallier, C Lanaud) mais ils n'ont fait l'objet d'aucune publication.

Même si l'homogénéité génétique trouvée pour les marqueurs utilisés n'était pas le résultat "souhaité", elle aurait pu être signalée dans un article : cette information manque à la littérature sur le sujet.

Les généticiens des populations qui travaillent sur les arbres n'ont cependant pas été surpris par ces résultats. Pour leurs travaux, ils échantillonnent le matériel à n'importe quel endroit de l'arbre, en prenant une feuille, du phloème, du cambium ou des bourgeons afin de génotyper l'individu. L'hétérogénéité attendue par celui qui étudie leur architecture ne correspond donc pas à l'expérience du généticien.

Néanmoins, la question de l'existence et de l'importance de la diversité intra-individuelle chez les arbres, et plus généralement chez les végétaux, reste à mesurer et à comparer, notamment aux différents niveaux associés au génome évoqués plus haut (aux noms suffixés en -ome).

Le généticien des populations utilise des marqueurs génétiques dont la nature a profondément évolué (depuis les isoenzymes, années 1970), et dont le nombre a considérablement augmenté avec les révolutions techniques de la biologie moléculaire. L'observation de la diversité pourrait cependant être biaisée par la nature des marqueurs utilisés, qui correspondent à des zones particulières du génome, et pas forcément celles où s'exprime une diversité intra-individuelle pertinente.

S'intéresser à différents types de marqueurs, pour éclairer des endroits différents du génome, mais aussi aux autres lieux qui existent autour du génome, en lien notamment avec l'expression des gènes et l'épigénétique, paraît indispensable pour mieux comprendre les niveaux de variations, leurs origines et leur importance évolutive.

Le généticien des populations a l'habitude de travailler avec des données qui sont en accord avec l'hypothèse d'une homogénéité génétique de l'individu. Pour preuve, en génotypant n'importe quel endroit d'une plante, il est capable de retracer des apparentements (parents-descendants) grâce à l'information fournie par des marqueurs suffisamment variables entre individus. Les (rares) incohérences identifiées sont mises sur le compte d'erreurs, qui restent inévitables, et qui peuvent intervenir à tous les niveaux de l'expérience, de l'échantillonnage jusqu'au codage des données de génotypage et à leur analyse. Ces erreurs peuvent également être confondues avec de réelles mutations, qui restent rares elles-aussi, leur fréquence étant probablement inférieure à celle des erreurs. Dès lors, l'hypothèse avancée dans leur article par Whitham et Slobodchikoff (1981) peut être sérieusement remise en question :

« Since a plant is a population of competing buds which grow at different rates and regenerate each year (Harper 1977), the gene frequency of the plant or clone can change over a period of years and the parent genotype may be completely lost. »

« Puisqu'une plante est une population de bourgeons en compétition qui croissent avec des taux différents et se régénèrent chaque année (Harper 1977), la fréquence des gènes de la plante ou du clone peut changer au cours des années, à tel point que le génotype parental peut être complètement perdu. »

Ils illustrent cette phrase par un exemple particulier, celui d'*Acer platanoides Drummondii*, variété ornementale d'érable plane au feuillage panaché, dont le caractère mosaïque est maintenu artificiellement. L'hypothèse de perte des génotypes parentaux formulée par ces auteurs, et reprise par Clarke (2011), paraît essentiellement surréaliste à un généticien des populations végétales.

En effet, le généticien des populations ne peut que constater la cohérence des génotypes retrouvée entre générations, notamment chez les ligneux, qui sont pourtant supposés accumuler d'autant plus de mutations somatiques qu'ils vivent longtemps. L'hypothèse de la perte des génotypes parentaux au cours du temps chez les descendants est en contradiction totale avec les résultats d'expériences. L'analyse du génotypage de Pando va dans le même sens, les mutations somatiques n'ont pas l'importance que souhaitent leur donner les auteurs cités plus haut.

Les techniques actuelles de génotypage à haut débit vont peut-être nous permettre de conclure encore plus clairement sur cette question. Deux projets en cours cherchent à mesurer la variabilité à l'intérieur d'un même chêne, à partir du séquençage à haut débit de leurs ADN, échantillonnés à divers endroits.

Le premier projet a été présenté en 2011⁷³ et s'intéresse à un chêne pédonculé (*Quercus robur*) d'environ 600 ans. Trois branches basales ont été choisies, 4 feuilles par branche échantillonnées, soit 12 échantillons comparés au total. Une technique de séquençage de l'ADN haut débit a permis d'identifier près de 7700 SNP, ou polymorphismes nucléotidique⁷⁴ entre branches.

J'ai contacté les auteurs de la présentation pour savoir quels avaient été les résultats de cette expérience, aucun article publié n'étant disponible. Leur réponse, le 6 mars 2013, a été la suivante : « *Unfortunately, although the data from this project were collected, they have not been analysed yet* »...

De façon plus précise, les deux personnes responsables de ce projet ont quitté le laboratoire, suite à la fin de leur contrat, avant d'avoir pu terminer l'analyse. C'est l'un d'entre eux avec qui j'ai pu échanger. De plus, ils ont été confrontés au problème, délicat, de la distinction entre réels variants et erreurs de séquençage, compte-tenu de la complexité du génome du chêne et de l'absence d'un génome séquencé de référence. Le responsable du projet, que j'ai sollicité, ne m'a pas répondu quant au devenir du travail.

73 Evaluating somatic mutations in long living organisms: The Birnam Oak Project. Pablo Fuentes-Utrilla, John Davey, Cathlene Eland, Mark Blaxter, Karim Gharbi (The University of Edinburgh), 7 September 2011, 3rd UK RAD Sequencing Meeting, John McIntyre Conference Centre, Edinburgh.

74 SNP, *single nucleotide polymorphism*, variation (polymorphisme) d'une seule paire de bases du génome, entre individus d'une même espèce, mutation ponctuelle.

Le second projet a été initié dans mon unité de recherches⁷⁵. Il s'intéresse également à un chêne pédonculé, âgé de 120 ans environ, parent de centaines de descendants obtenus par croisements contrôlés, utilisés depuis de nombreuses années dans des programmes de cartographie génétique. Il fait notamment l'objet actuel du séquençage de l'intégralité de son génome. Ce projet vise à séquencer l'ensemble de l'ADN extrait de bourgeons de 6 branches d'âges distincts de cet arbre. Le séquençage est en cours, les résultats sont attendus pour la fin 2013.

75 « À la recherche de l'hétérogénéité génétique intra-organisme », projet innovant, département INRA, écologie des forêts, des prairies et des milieux aquatiques, G. Le Provost, UMR Biogeco, 2012.

Conclusion : pluralité, plantes et individualité

Le cas du clone peuplier faux-tremble Pando est emblématique du sujet développé ici. L'hypothèse sur son histoire stipule qu'il est le résultat d'une reproduction clonale extrêmement ancienne, ayant créé des arbres tous identiques, sur une grande surface, sans reproduction sexuée. Cette hypothèse est présente dans les récits rapportés sur cet arbre depuis des décennies. Elle a été remise en question par des publications scientifiques récentes, explorant la diversité génétique des arbres sur le terrain.

La clonalité n'est finalement pas si ancienne que cela et la diversité existe, expliquée non pas par ce qui était imaginé, à savoir des mutations somatiques accumulées dans la longue vie du clone, mais bien par des flux de gènes et donc par de la reproduction sexuée. Il semble que ces résultats importants n'aient pas été connus d'une chercheuse en philosophie comme Ellen Clarke, qui a utilisé cet exemple dans ses textes a consacrés à l'individualité végétale.

Les différentes pistes évoquées dans ce travail suggèrent que les plantes non domestiquées ne sont pas des mosaïques génétiques, mais que l'homme a favorisé et maintenu cette diversité interne chez certains végétaux cultivés. Les mutations somatiques ne sont pas observées de façon significative et la reproduction sexuée, même en fréquence faible, est souvent maintenue dans des populations où la clonalité semble la règle.

Hutchings et Booth, en 2004, à propos de la variabilité génétique intra-organisme, pour laquelle il y a selon eux plus de volonté de montrer son importance que de données qui la démontre, font le constat suivant :

« *As Harper concluded, 'The extent of our ignorance is not easily mapped if exciting ideas are rapidly assimilated into a body of literature before they have become more than ideas or hypotheses'.* »

« Ainsi que Harper le dit en conclusion "l'étendue de notre ignorance n'est pas facilement analysable si des idées stimulantes sont rapidement assimilées dans un corpus de textes avant même d'être devenues autre chose que des idées ou des hypothèses". »

Il serait probablement intéressant de reprendre les exemples donnés dans la littérature un peu ancienne et de vérifier que des études plus récentes ne sont pas disponibles, éclairant les observations considérées comme acquises, à la lumière des études de diversité génétique.

Par exemple sur les questions de clonalité, et sur les descriptions de très anciens clones disponibles dans la littérature, Whitham et Slobodchikoff (1981) en citent plusieurs, bien sûr *Populus tremuloides*, le peuplier faux-tremble, mais aussi *Solidago missouriensis*, une gerbe d'or, *Larrea tridentata*, l'arbre à créosote, *Pinus longaeva*, le pin bristlecone. Nous pourrions ajouter *Taraxacum*, le pissenlit de Janzen (1977), étudié d'un point de vue moléculaire avec les méthodes des années 1990 (King et Schaal 1990), et plus récemment par des auteurs qui ont montré que la reproduction sexuée jouait un rôle plus important que supposé (Majeský *et al.* 2012).

Le modèle des graminées des prairies, de type *Lolium perenne*, ray grass, serait également intéressant à étudier, mais complexe d'un point de vue génétique et pratique, du fait de la densité des populations en lien avec leur structure végétale, en prairie.

La génétique des populations, qui pourrait nous permettre de mieux appréhender la diversité des espèces dont nous venons de donner la liste, est une discipline qui applique les principes de la génétique mendélienne au niveau des populations. Son but est de décrire leur structure, au niveau spatial et au niveau temporel, leur évolution, et de comprendre quelles forces évolutives expliquent les situations rencontrées.

Cette discipline a pu se développer grâce à la mise au point des marqueurs génétiques, qui, à des endroits précis du génome, permettent de mesurer les variations trouvées dans les populations, entre individus. La précision de ces marqueurs n'a fait que croître avec l'évolution des techniques de biologie moléculaire, jusqu'au séquençage à grande échelle pratiqué actuellement.

La génétique des populations s'applique à toutes les espèces du vivant, avec des concepts partagés et des outils communs. Une plante est notamment considérée comme un individu au sens classique du terme, avec l'hypothèse d'une homogénéité génétique. La discipline est très vivante et les échanges entre chercheurs travaillant sur des modèles différents très fréquents.

Les modèles utilisés, qui transcendent les barrières entre espèces et même entre règnes, sont donc capables de rendre compte de la réalité du fonctionnement des populations végétales. Les approximations faites par rapport à la réalité, par exemple en utilisant une conception de l'individu de "type animal" pour les végétaux, fonctionnent néanmoins.

Ces approximations sont un peu fausses, comme pour tout modèle, mais continuent à fonctionner, malgré leurs approximations de la réalité, par rapport aux questions évolutives posées et gardent leurs capacités prédictives et explicatrices.

Hadany (2001) suggère deux niveaux d'évolution pour un même arbre. Le premier niveau est intra-individuel, l'unité de réplication est une partie de l'arbre (par exemple une branche), la reproduction est asexuée, les mutations sont somatiques et la sélection agit sur des caractères liés à la croissance végétative. Le second niveau est inter-individuel, l'unité de réplication est l'arbre en entier, la reproduction est sexuée et la sélection agit sur tous les caractères.

L'approximation des modèles de génétique des populations est donc placée au second niveau, et ignorer le premier ne paraît pas entraîner de conséquences gênantes. Les deux niveaux, s'ils existent, sont peut-être suffisamment indépendants l'un de l'autre pour qu'il soit possible de travailler à partir de l'un ou de l'autre sans se soucier du second.

De façon générale, le vivant est découpé, selon notre vision commune, en strates, en niveaux. Ces niveaux sont emboîtés, imbriqués, chevauchants, parallèles. Les relations entre niveaux sont complexes. À la grande structure hiérarchique que nous

imaginons, des gènes aux chromosomes, aux cellules, aux tissus, aux individus, aux colonies, aux espèces, aux communautés, s'ajoutent des découpages à chaque niveau.

Le découpage qui se dessine autour du gène, avec à la base le génome, qui nous devient familier, mais aussi des "structures" plus étrangères, le protéome, le transcriptome, l'épigénome, le mobilome, entre autres, suggère la complexité des mécanismes et des descriptions à chaque fois différentes des diversités.

La vision holistique peut se perdre à chaque niveau inférieur, correspondant à diverses approches réductionnistes.

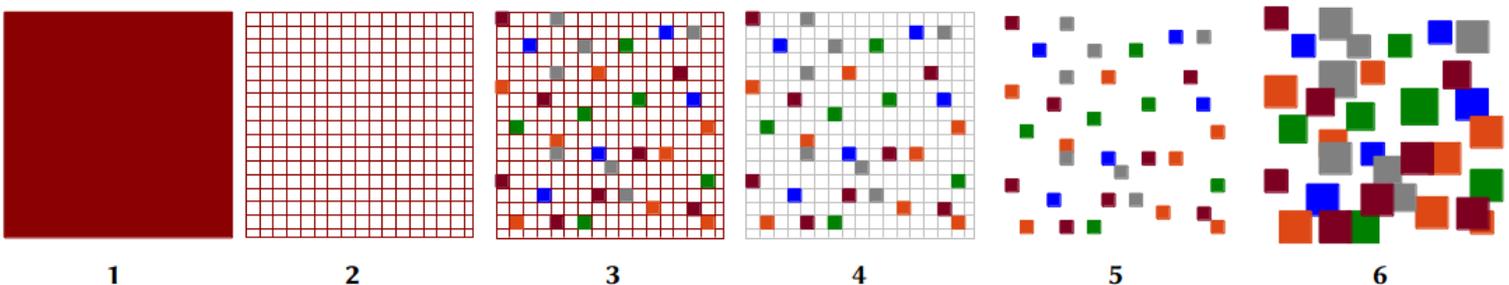
La synthèse est nécessaire, et le "retour à la plante entière", relégué au second plan dans les années des débuts de la biologie moléculaire, pendant lesquelles cette discipline reine a eu pour effet d'écartier des approches jugées passistes, autour de la botanique par exemple, est indispensable. Cependant, le réductionnisme lié aux analyses des divers paysages suffixés en -ome autour du génome nous apportera forcément des visions complémentaires de la plante et de son individualité.

Pour conclure, je voudrais tenter d'ébaucher, très imparfaitement, l'idée d'une transition continue entre les niveaux de diversité, à une extrémité l'homogénéité d'une unité et à l'autre extrémité le niveau de la communauté, constituée d'assemblages d'éléments distincts. J'essaye une illustration très schématique présentée sur la Figure 8, qui illustre quelques étapes.

À partir d'une unité jugée homogène (1), elle-même composée d'une structure sous-jacente (2), parfois ignorée, l'unité peut se révéler hétérogène dans sa composition (3), lorsque la structure est prise en compte. Les hétérogénéités peuvent être envisagées hors de la structure qui les porte (4), trouvant chacune une certaine individualité, et cette individualité mène à une idée de communauté, de colonie (5). La question d'échelle (6) pourrait permettre de passer continûment d'une vision à l'autre, à travers l'échelle des niveaux du vivant (des gènes, aux chromosomes, cellules, tissus, individus, colonies, espèces, communautés), à travers l'échelle d'appréhension des phénomènes, déterminée en particulier par les outils (et par notre vision humaine) permettant de décrire certains aspects de certains niveaux, et qui donnent une perception partielle des phénomènes, chaque outil ne permettant d'analyser que ce qu'il éclaire.

**Figure 8 : de l'homogénéité à la communauté,
une question d'échelle et de point de vue ?**

- (1) Homogénéité (2) Structure sous-jacente (3) Diversité, mosaïque
(4) Unités s'individualisant de la structure (5) Communauté, colonie
(6) Question d'échelle ?



Bibliographie

- Becker C., Hagmann J., Muller J., Koenig D., Stegle O., Borgwardt K., Weigel D. (2011) Spontaneous epigenetic variation in the *Arabidopsis thaliana* methylome. *Nature* 480: 245-249.
- Biemont C., Vieira C. (2006) Genetics: Junk DNA as an evolutionary force. *Nature* 443: 521-524.
- Bolduc J.S. (2012) Traduire la notion de fitness en français. *Bull Hist Epistem Sci Vie* 19 : 67-96.
- Bradley R. (1721) A philosophical account of the works of nature, Chapter III: of plants and super-plants, what is most remarkable in them. <http://www.animalbase.uni-goettingen.de/zooweb/servlet/AnimalBase/home/reference?id=1676>
Cité par White J. (1980) Demographic factors in population of plants. In: *Demography and evolution in plant populations*. Solbrig O.T. (ed), Botanical Monographs, vol 15, University of California Press: 22.
- Buss L.W. (1985) The uniqueness of the individual revisited. In: *Population biology and evolution of clonal organisms*. Jackson J.B.C., Buss, L.W., Cook R.E. (eds.), Yale University Press, New Haven: 467-504.
- Buss L.W. (1987) *The evolution of individuality*. Princeton University Press.
- Chauvier S. (2008) Particuliers, individus et individuation. In: *L'individu : Perspectives contemporaines*. Ludwig P. et Pradeu T. (eds.), Éditions Vrin : 97-126.
- Clarke E. (2010) The problem of biological individuality. *Biological Theory* 5: 312-325.
- Clarke E. (2011) Plant individuality and multilevel selection theory. In: *The major transitions revisited*, Sterelny K. and Calcott B. (eds.), MIT Press: 227-250.
- Clarke E. (2012) Plant individuality: a solution to the demographer's dilemma. *Biology and Philosophy* 27: 321-361.
- Cloutier D., Rioux D., Beaulieu J., Schoen, D.J. (2003) Somatic stability of microsatellite loci in Eastern white pine, *Pinus strobus* L. *Heredity* 90: 247-252.
- Crespan M. (2004) Evidence on the evolution of polymorphism of microsatellite markers in varieties of *Vitis vinifera* L. *Theoretical and Applied Genetics* 108: 231-237.

- Darwin Charles (1845) *Journal of researches into the natural history and geology of the countries visited during the voyage of H.M.S. Beagle round the world, under the Command of Capt. Fitz Roy R.N.* 2d edition. London: John Murray: 202-203.
<http://darwin-online.org.uk/content/frameset?itemID=F14&viewtype=text&pageseq=1>
 Voyage d'un naturaliste autour du monde (1875) Traduction E.D. Barbier, C. Reinwald Libraire-Éditeur, Paris: 218.
http://darwin-online.org.uk/converted/pdf/1875_JournalFrench_F181.pdf
- Darwin Charles (1882) *La faculté motrice dans les plantes.* Traduction Édouard Heckel, C. Reinwald Libraire-Éditeur, Paris.
<http://gallica.bnf.fr/ark:/12148/bpt6k5683513x/f10.zoom>
- Darwin Erasmus (1880) *Phytologia; or, The philosophy of agriculture and gardening.* With the theory of draining morasses, and with an improved construction of the drill plough. London, J. Johnson. <http://www.biodiversitylibrary.org/bibliography/50674>
- Dawkins R. (1976) *The Selfish Gene.* Oxford University Press.
- DeWoody J., Rowe C.A., Hipkins V.D., Mock K.E. (2008) "Pando" lives: molecular genetic evidence of a giant aspen clone in central Utah. *Western North American Naturalist* 68: 493-497.
- Dupré J. (2010) The polygenomic organism. *The Sociological Review* 58: 19-31.
- Edelin C., Moulia B., Tabourel F. (1995) Notions d'analyse architecturale des plantes. Actes de l'école chercheurs INRA en bioclimatologie, Cruiziat P. et Lagouarde J. (eds.), Tome 1 : de la plante au couvert végétal, INRA, Paris.
- Fernandez L., Torregrosa L., Segura V., Bouquet A., Martinez-Zapater J.M. (2010) Transposon-induced gene activation as a mechanism generating cluster shape somatic variation in grapevine. *The Plant Journal* 61: 545-557.
- Folse H.J., Roughgarden J. (2010) What is an individual organism? A multilevel selection perspective *Q. Rev. Biol.* 85, 447-472.
- Folse H.J., Roughgarden J. (2012) Direct benefits of genetic mosaicism and intraorganismal selection: modeling coevolution between a long-lived tree and a short-lived herbivore. *Evolution* 66: 1091-1113.
- Gill D.E., Chao L., Perkins S.L., Wolf J.B. (1995) Genetic mosaicism in plants and clonal animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 26: 423-444.
- Godfrey-Smith P. (2009) *Darwinian populations and natural selection.* Oxford University Press.
- Godfrey-Smith P. (2013) Darwinian individuals. In: *From groups to individuals: perspectives on biological associations and emerging individuality.* Bouchard F. and Huneman P. (eds.), MIT Press: 17-36.

- von Goethe Johann Wolfgang (1790) *Essai sur la métamorphose des plantes*. Traduit de l'allemand sur l'édition originale de Gotha par M. Frédéric de Gingins-Lassaraz, J. Barbezat et C^{ie}, imprimeurs-libraires, Genève, 1829
- Gould S.J. (1988) Un vrai paradoxe. In: *Le sourire du flamant rose*. Éditions du Seuil : 74-92.
- Grandbastien M.A. (1998) Activation of plant retrotransposons under stress conditions. *Trends Plant Sci* 3: 181-187.
- Gray A. (1876) *Darwiniana; Essays and Reviews Pertaining to Darwinism*. New York. <http://www.gutenberg.org/cache/epub/5273/pg5273.html>
- Hadany L. (2001) A conflict between two evolutionary levels in trees. *Journal of Theoretical Biology* 208: 507-521.
- Hallé F. (2005) *Plaidoyer pour l'arbre*. Éditions Actes Sud.
- Hallé F., Oldeman R. (1970) *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux*. Masson éditeur.
- Harper J.L. (1977) *Population biology of plants*. Academic Press.
- Harper J.L. (1980) Plant demography and ecological theory. *Oikos* 35: 244-253.
- Harper J.L. (1985) Modules, branches, and capture of resources. In: *Population biology and evolution of clonal organisms*. Jackson J.B.C., Buss, L.W., Cook R.E. (eds.) Yale University Press, New Haven: 1-33.
- Harper J.L. (1988). An apophysis of plant population biology. In: *Plant population biology*. Davy A.J., Hutchings M.J., Watkinson A.R. (eds.) Blackwell Scientific Publications, Oxford, U.K: 435-452.
- Harper J.L., White J. (1974) The demography of plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5: 419-463.
- Hocquigny S., Pelsy F., Dumas V., Kindt S., Heloir M., Merdinoglu D. (2004) Diversification within grapevine cultivars goes through chimeric states. *Genome* 47: 579-589.
- Hull D.L. (1978) A matter of individuality. *Philosophy of Science* 45: 335-360.
- Hull D.L. (1980) Individuality and selection. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 311-332.
- Hull D.L. (1992) Individual. In : *Keywords in evolutionary biology*. Fox Keller E. and Lloyd E.A. (eds.). Harvard University Press, Cambridge, Mass: 180-187.
- Hume D. (1739) *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.
- Hutchings M.J., Booth D. (2004) Much ado about nothing... so far? *Journal of Evolutionary Biology* 17: 1184-1186.

- Jackson J.B.C., Buss, L.W., Cook R.E. (1985) Glossary. In: *Population biology and evolution of clonal organisms*. Yale University Press, New Haven: 507-517.
- Janzen D.H. (1977) What are dandelions and aphids? *The American Naturalist* 111: 586-589.
- Jiang K., Goertzen L. (2011) Spliceosomal intron size expansion in domesticated grapevine (*Vitis vinifera*). *BMC Research Notes* 4: 52.
- King L.M., Schaal B.A. (1990) Genotypic variation within asexual lineages of *Taraxacum officinale*. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 87: 998-1002.
- Klekowski E.J., Godfrey P.J. (1989) Ageing and mutation in plants. *Nature* 340: 389-391.
- Locke J. (1689) *Essai sur l'entendement humain*. Livre II, Chapitre XXVII. Identité et différence, traduction Étienne Balibar, revue par G. Brykman, 1998, Éditions du Seuil.
- Long J.N., Mock K. (2012) Changing perspectives on regeneration ecology and genetic diversity in western quaking aspen: implications for silviculture. *Canadian Journal of Forest Research* 42: 2011-2021.
- Majeský L., Vašut R.J., Kitner M., Trávníček B. (2012) The pattern of genetic variability in apomictic clones of *Taraxacum officinale* indicates the alternation of asexual and sexual histories of apomicts. *PLoS ONE* 7: e41868.
- Michod R.E. (1997) Evolution of the individual. *The American Naturalist* 150: S5-S21.
- Mirouze M. (2012) The small RNA-based odyssey of epigenetic information in plants: from cells to species. *DNA and Cell Biology* 31: 1650-1656.
- Mirouze M., Paszkowski J. (2011) Epigenetic contribution to stress adaptation in plants. *Current Opinion in Plant Biology* 14: 267-274.
- Mitton J.B., Grant M.C. (1996) Genetic variation and the natural history of quaking aspen. *BioScience* 46: 25-31.
- Mock K.E., Rowe C.A., Hooten M.B., DeWoody J., Hipkins V.D. 2008. Clonal dynamics in western North American aspen (*Populus tremuloides*). *Molecular Ecology* 17: 4827-4844.
- Morris K.V. (2012) Lamarck and the missing Lnc. *The Scientist*. <http://www.the-scientist.com/?articles.view/articleNo/32637/title/Lamarck-and-the-Missing-Lnc/>
- Myles S., Boyko A.R., Owens C.L., Brown P.J., Grassi F., Aradhya M.K., Prins B., Reynolds A., Chia J.M., Ware D., Bustamante C.D., Buckler E.S. (2011) Genetic structure and domestication history of the grape. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108: 3530-3535.
- Naito K., Cho E., Yang G., Campbell M.A., Yano K., Okumoto Y., Tanisaka T., Wessler S.R. (2006) Dramatic amplification of a rice transposable element during recent domestication. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103: 17620-17625.

- Okasha S. (2006) *Evolution and the Levels of Selection*. Oxford University Press.
- Otto S., Hastings I. (1998) Mutation and selection within the individual. *Genetica* 102-103: 507-524.
- Pannell J.R., Eppley S.M. (2004) Intraorganismal genetic heterogeneity: is it a useful concept? *Journal of Evolutionary Biology* 17: 1180-1181.
- Pepper J.W., Herron M.D. (2008) Does biology need an organism concept? *Biological Reviews* 83: 621-627.
- Pelsy F. (2010) Molecular and cellular mechanisms of diversity within grapevine varieties. *Heredity* 104: 331-340.
- Pineda-Krch M., Lehtilä K. (2004) Costs and benefits of genetic heterogeneity within organisms. *Journal of Evolutionary Biology* 17: 1167-1177.
- Pineda-Krch M., Poore A.G. (2004) Spatial interactions within modular organisms: genetic heterogeneity and organism fitness. *Theoretical Population Biology* 66: 25-36.
- Pradeu T. (2008) Qu'est-ce qu'un individu biologique ? In: *L'individu : Perspectives contemporaines*. Ludwig P. et Pradeu T. (eds.), Éditions Vrin : 97-126.
- Pradeu T. (2010) What is an organism? An immunological answer. *History and Philosophy of the Life Sciences* 32: 247-268.
- Pradeu T., Carosella E. (2004) Analyse critique du modèle immunologique du soi et du non-soi et de ses fondements métaphysiques implicites. *Comptes Rendus Biologies* 327: 481-492.
- Pradeu T., Carosella E. D. (2006) The self model and the conception of biological identity in immunology. *Biology et Philosophy* 21: 235-252.
- Ricœur P. (1990) *Soi-même comme un autre*. Éditions du Seuil.
- Rinn J.L., Chang H.Y. (2012) Genome regulation by long noncoding RNAs. *Annual Review of Biochemistry* 81: 145-166.
- Santelices B. (1999) How many kinds of individual are there? *Trends Ecol Evol* 14: 152-155.
- Schmitt S. (2001) Type et métamorphose dans la morphologie de Goethe, entre classicisme et romantisme. *Revue d'histoire des sciences* 54: 495-521.
- Schmitz R.J., Schultz M.D., Lewsey M.G., O'Malley R.C., Urich M.A., Libiger O., Schork N.J., Ecker J.R. (2011) Transgenerational epigenetic instability is a source of novel methylation variants. *Science* 334: 369-373.
- Strassmann J.E., Queller D.C. (2004) Genetic conflicts and intercellular heterogeneity. *Journal of Evolutionary Biology* 17: 1189-1191.

- This P., Lacombe T., Thomas M.R. (2006) Historical origins and genetic diversity of wine grapes. *Trends in Genetics* 22: 511-519.
- Tuomi J. (2004) Genetic heterogeneity within organisms and the evolution of individuality. *Journal of Evolutionary Biology* 17: 1182–1183.
- Tuomi J. & Vuorisalo T. (1989) Hierarchical selection in modular organisms. *Trends In Ecology & Evolution* 4: 209-213.
- White J. (1979) The plant as a metapopulation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10: 109-145.
- Whitham T.G., Slobodchikoff C.N. (1981) Evolution by individuals, plant-herbivore interactions, and mosaics of genetic variability: the adaptive significance of somatic mutations in plants. *Oecologia* 49: 287-292.
- Wiggins D. (2001) *Sameness and substance renewed*. Cambridge University Press.

