



HAL
open science

La place du végétal dans une pensée du vivant

Sonia Dheur, Sven J Saupe

► To cite this version:

Sonia Dheur, Sven J Saupe. La place du végétal dans une pensée du vivant. Arnaud Macé; Sarah Carvallo. L'humain et le végétal. Processus et formes de vie partagés, Presses Universitaires de Franche-Comté, pp.27-47, 2024, Sciences : concepts et problèmes, 978-2-38549-105-5. <10.4000/12w32>. <halshs-03696914>

HAL Id: halshs-03696914

<https://shs.hal.science/halshs-03696914v1>

Submitted on 30 Jul 2024

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.



HAL Authorization

La place du végétal dans une pensée du vivant

Sonia DHEUR

UMR5319 Passages CNRS – Université Bordeaux Montaigne

Sven J. SAUPE

Institut de Biochimie et Génétique Cellulaires

UMR5095 CNRS – Université de Bordeaux

Plant is the new animal est la boutade qu'utilise le philosophe Jeffrey Nealon pour rendre compte de la place que prend le végétal dans la philosophie actuelle (Nealon, 2015)¹. Après l'animal, le végétal peut être cet autre, ce point de comparaison qui permettrait de penser, d'une part, la question anthropologique (quelle est la place de l'humain par rapport aux autres vivants ?) et, d'autre part, la vie comme phénomène unitaire telle qu'on la trouve discutée par exemple dans la biologie philosophique de Hans Jonas (Jonas, 2001). Nous voudrions tenter de décrire ici comment la biologie évolutionnaire actuelle situe cette catégorie du vivant, en remplacement de l'échelle des êtres qui a dominé la pensée occidentale jusqu'à Darwin. Du strict point de vue de la biologie contemporaine, le végétal ne peut constituer un point de référence pertinent pour saisir le vivant pris dans son entièreté en raison de sa trop grande proximité évolutive avec l'animal (et l'humain). Cette limite explicitée, nous décrirons cependant les ressemblances et dissemblances entre l'animal et la plante dans les deux capacités (la nutrition et la reproduction) qui définissent l'âme végétative aristotélicienne communes aux deux formes de vie. Nous insisterons ainsi sur une différence dont l'évidence n'épuise pas l'importance capitale : les plantes sont autotrophes, elles convertissent l'énergie lumineuse en énergie chimique utilisable par les autres vivants. En remontant à l'origine phylogénétique de cette différence, nous pourrions situer la lignée végétale par rapport à l'animal et aux autres vivants, ce qui permettra de saisir cette fois la ressemblance des formes de vie animales et végétales au regard de la diversité globale du vivant. Puis nous montrerons que dans leur reproduction sexuée, les plantes sont dépendantes de relations interspécifiques avec le monde animal. Ces points serviront à proposer, après d'autres, que l'importance singulière du monde végétal pour permettre une pensée du vivant tient peut-être au fait que s'y manifeste de façon évidente l'inscription des vivants dans des chaînes co-évolutives impliquant coopération et compétition : les plantes comme le cas d'école de l'évolution biologique. Les auteurs de ce texte ne sont pas philosophes et développent une argumentation à partir d'une perspective

¹ Cette forme rhétorique est désignée par le néologisme *snowclone*. Il s'agit de locutions parodiques issues souvent de la culture populaire et basées sur l'utilisation de textes à trous, ici de la forme *X is the new Y*, qui est utilisé quand une tendance de mode remplace un élément précédemment valorisé (Y) par un nouveau (X) investi des mêmes qualités.

biologique. Ils espèrent néanmoins que ce court développement peut participer à nourrir une réflexion philosophique sur la place du végétal dans une pensée globale du vivant.

Le végétal dans l'échelle des êtres

L'historien Arthur Lovejoy estime dans son étude sur l'échelle des êtres qu'il s'agit là d'un des concepts les plus influents de toute la pensée occidentale (Lovejoy, 2001). Cette *scala naturae* a représenté pendant plus de deux millénaires le principal outil philosophique et théologique pour penser notre rapport à la nature en général et aux plantes en particulier. Lovejoy rappelle que ce concept s'appuie sur trois principes élémentaires : le principe de plénitude (la création est pleine, tout ce qui peut exister existe), le principe de continuité (on passe sans discontinuité, imperceptiblement d'un être à l'autre dans cette échelle, c'est le « *natura non facit saltus* » de Leibniz qui disait le reprendre d'Aristote (Leibniz, 1692 art. 45, Aristote²), et le principe de gradation (le long de l'échelle le degré de perfection des êtres va s'élevant). Cette classification qui unit et hiérarchise le monde, du néant à Dieu, en passant par le minéral, le végétal, l'animal et l'homme, a ses fondements dans la philosophie grecque et le néoplatonisme. En particulier, le stoïcisme cherche à articuler la discontinuité des espèces et la continuité de l'univers traversé par le même souffle (Bénatouïl, 2003, 2004). Cette conception a une grande influence du Moyen Âge chrétien jusqu'au XIX^e siècle et au-delà. La hiérarchisation du monde naturel est intelligible par analogie avec la hiérarchisation sociale vécue et en retour sert de légitimation « naturaliste » à la stratification sociale. Cette idée de l'échelle des êtres présente à l'origine et jusqu'aux Lumières une forme fixiste, la création est une et pérenne : « *Rien de nouveau sous le soleil*, nulle génération nouvelle. Nulle espèce qui n'ait été dès le commencement » (Pluche, 1739, p. 363). Notamment en raison de la prise en compte des découvertes de la science naissante de la paléontologie (qui amène le concept d'extinction d'espèces), l'échelle des êtres va être progressivement remise en question et temporalisée pour prendre une forme évolutionniste (Lovejoy, 2001, p. 242 ; Stenger, 2017). D'échelle des êtres, elle devient échelle des devenirs (*the scale is becoming a ladder*). Avec le romantisme allemand et Schelling notamment, le concept subit une mutation décisive, puisque le créateur est lui-même « vitalisé » et se trouve intégré dans ce processus global de devenir « *Weil Gott ein Leben ist, nicht bloß ein Seyn* » (« Parce que Dieu est une vie, pas seulement un être »), écrit Schelling (Schelling, 1809, p. 493 ; Lovejoy, 2001, p. 318).

L'échelle des êtres dans toutes ces variations (même dans une forme sécularisée), en vertu du principe de gradation, place les plantes « en dessous », c'est-à-dire qu'elles sont perçues comme inférieures et

² En fait le grec dit la nature ne fait rien en vain ἡ φύσις οὐθὲν ποιεῖ μάτην, Aristote, *De incessu animalium*, ou De la locomotion des animaux, *IA*, 2, 704b17-18.

antérieures. Par ailleurs, en vertu du principe de continuité, elles sont de proche-en-proche en relation avec l'animal (et l'humain). Le végétal occupe cette position dans l'échelle aristotélicienne de l'âme : l'âme végétative aristotélicienne est réduite aux fonctions de nutrition et de reproduction, et s'augmente de la sensibilité et de la raison dans les formes supérieures de l'âme. Mais il y a en fait une contradiction fondamentale qui commence avec Aristote entre les principes de gradation et de continuité puisque, note Lovejoy : « un continuum qualitatif [...] est une contradiction dans les termes » (Lovejoy, 2001, p. 332). Aristote a conscience en effet des différences qualitatives nettes entre les espèces et donc d'une discontinuité dans l'échelle, mais il la compense en distribuant les fonctions végétatives à tous les êtres (Macé, dans ce même volume). Cette notion de l'échelle des êtres établit donc un rapport fondamentalement ambigu de la condition animale (et humaine) aux plantes. C'est peut-être le naturaliste français du XVIII^e, Jean-Baptiste-René Robinet (1735-1820), qui, à la suite des enquêtes de Locke et Leibniz dans les *Essais sur l'entendement humain* (1691) et les *Nouveaux essais sur l'entendement humain* (1704-1706), explore avec le plus d'esprit de système les conséquences ultimes des principes de plénitude, de continuité et de gradation. En vertu du principe de plénitude, il est attendu que quelque part dans la création existent tous les êtres intermédiaires. D'où l'importance que prennent à cette période, et pour lui singulièrement, des êtres liminaires comme les zoophytes ou plant-animaux, « êtres mitoyens aux caractères équivoques qui pussent passer à aussi bon droit pour des animaux que pour des végétaux » (Robinet, 1763, p. 8). Mais plus encore c'est le principe de continuité que Robinet explore jusqu'à son terme. Il écrit :

Si l'on veut permettre à la Nature de passer insensiblement d'une production à l'autre, sans l'obliger à faire des sauts et des bonds, et à rompre la chaîne des individus, il faut ne point admettre d'êtres inorganisés, inanimés, irraisonnables, des Êtres où s'éteigne la raison, d'autres où s'expire l'animalité, d'autres où finisse absolument l'organisation, pour faire place à un nouvel ordre d'existences³.

Le naturalisme de Robinet refuse ainsi tout cloisonnement strict et il assure de cette façon une animalité aux plantes ; il écrit littéralement : « les plantes sont des animaux [...] » (Robinet, 1763, p. 144). En prenant la notion de mouvement classiquement utilisée pour distinguer l'animal et le végétal, toujours dans le même souci de liaison, Robinet propose : « s'il est une force de mouvement essentiel à l'animal, c'est un mouvement interne, un mouvement de végétation, un mouvement vital et ce mouvement est dans tous les Êtres » (Robinet, 1763, p. 73). Avec des conceptions philosophiques contemporaines comme celle de Jonas, il y a aussi cette façon de penser la vie en tant que telle plutôt qu'en catégories hiérarchisées (Jonas, 2001). Pour Robinet, même le principe de gradation prend une forme différente et relève

³ Robinet, 1763, p. 4-5.

plus d'un niveau de complexité que d'une gradation métaphysique. Jonas reconnaîtra de la même façon qu'une conséquence négligée dans la théorie darwinienne est une élévation de l'ensemble du vivant à une plus grande dignité⁴.

De manière plus classique et quasi-contemporaine de Robinet, l'abbé Dicquemare écrit : « sentir, discerner, agir, travailler, c'est être animé. Être insensible, mais croître et se reproduire, c'est végéter » (Dicquemare, 1776, p. 372-373). À partir de cette citation, nous voudrions décrire du point de vue de la biologie contemporaine, la place relative du végétal par rapport à l'animal (et à l'humain). Les catégories qu'il nous faut examiner sont donc d'une part celles qui classiquement « rapprochent » l'homme (l'animal) du végétal (la nutrition et la reproduction) et celles qui l'en « éloignent », le mouvement et la sensibilité, voire la raison. Robinet écrivait : « Je ne vois aucun risque à admettre dans les plantes un certain degré de connoissance et d'intelligence, de pensée et de jugement, puisque nous sommes forcés d'y reconnoître du sentiment, du désir, de l'aversion, attestés par les actes qui les supposent » (Robinet, 1763, p. 169), et il existe bien un champ de la biologie végétale contemporaine qui traite de la cognition et du comportement végétal et qui s'aligne avec cette position (Mancuso et Viola, 2015 ; Trewavas, 2017). Mais nous laisserons volontairement de côté les questions touchant à la question de la sensibilité et à la cognition végétale. Il s'agira ici plutôt de questionner les catégories fonctionnelles de la nutrition et de la reproduction et de nous replacer dans une perspective phylogénétique et évolutionnaire qui représente l'alternative scientifique contemporaine à la *scala naturae*. Ceci nous permettra de proposer que le végétal ne constitue pas une forme de vie privilégiée pour penser la vie comme phénomène unitaire et qu'une perspective embrassant également la vie microbienne est requise pour une telle entreprise. Enfin, devant une forme d'absence de spécificité du végétal pris comme catégorie biologique (d'autres formes de vies sont sédentaires, d'autres formes de vie sont photosynthétiques ou autotrophes, d'autres formes de vie ont une reproduction sexuée, d'autres formes de vies sont dépourvues de système nerveux etc.), nous tenterons de proposer que l'importance des plantes dans une philosophie du vivant tient peut-être à leur capacité à « montrer » l'interdépendance évolutive des vivants au-delà des barrières spécifiques, c'est-à-dire à offrir une illustration patente de l'inscription évolutive commune de tous les vivants.

L'autotrophie, une différence fonctionnelle radicale qui

⁴ « Dans le tollé relatif à l'indignité faite au statut métaphysique de l'homme dans la doctrine posant sa filiation animale, on ne prêta pas attention au fait que du même coup quelque dignité avait été restituée au domaine de la vie en tant que tout » (Jonas, 2001, p. 67).

masque une ressemblance

Plantes et animaux diffèrent dans la catégorie fonctionnelle de la nutrition. Pour Robinet, « Les plantes tirent leur nourriture des entrailles de la terre, les animaux trouvent la leur à la surface » (Robinet, p. 145) et « les plantes sont des animaux sédentaires » (Robinet, p. 276). De façon similaire, on lit dans un texte récent de Natalie Depraz intitulé « Vie et risque : le végétal au risque du mouvement » :

Bref, très simplement, pour vivre les animaux ont besoin d'aller et venir, ne serait-ce que pour se nourrir, soit en tuant d'autres animaux, soit en consommant des animaux morts ; en revanche, les végétaux ne cherchent pas leur nourriture, ils attendent qu'elle vienne à eux, la pluie qui les nourrit, la terre d'où elles tirent leur substance⁵.

Ce qui manque dans cette comparaison de la nutrition animale et végétale, c'est la description de la source de l'énergie qui règle l'économie du végétal et par voie de conséquence d'une large part du vivant. L'oubli ici est double : les plantes ne tirent pas leur énergie de la pluie (et des entrailles de la terre) et les animaux d'autres animaux *ad infinitum*. Leur énergie vient presque exclusivement (directement ou indirectement) de la photosynthèse oxygénique⁶. La lumière est à peu de chose près la seule entrée d'énergie dans l'économie du vivant. Le rayonnement solaire frappant la planète en une heure est équivalent aux besoins énergétiques annuels de l'humanité. Une fraction de pourcent (0,05 %) de cette énergie est utilisée par les organismes photosynthétiques grâce aux chloroplastes pour fixer le CO₂ atmosphérique et le convertir en carbohydrates à raison d'environ 100 milliards de tonnes par an (Woodward, 2007). Denis Collin critique Jonas qui semble avoir souffert du même oubli lorsqu'il présente la planète comme un système fermé, alors que la biosphère devrait plus justement être perçue comme une machine de conversion d'énergie (Collin, 1999). Quand nous voyons « du vert », nous sommes les témoins directs de ce processus puisque nous percevons en fait l'absorption de l'énergie de la lumière bleue et rouge par la chlorophylle. Notre besoin impératif d'oxygène est en rapport direct avec la consommation constante de cet apport énergétique carboné par la respiration cellulaire que nous partageons avec les plantes. Robinet et Depraz mettent en parallèle la différence nutritionnelle avec la notion de mouvement mais la catégorisation végétal sédentaire/animal mobile est mise à mal par l'existence d'une part, d'espèces animales sédentaires et, d'autre part, par les diverses formes de

⁵ Depraz, 2013, p. 56.

⁶ Il existe d'autres formes d'autotrophie chez les microorganismes procaryotes même si leur importance quantitative aux apports organiques planétaires est faible en comparaison de la photosynthèse oxygénique (Falkowski, Fenchel et Delong, 2008).

mouvements qui se produisent dans le monde végétal pour « aller chercher » notamment l'énergie lumineuse.

François Delaporte explique dans *Le second règne de la nature* (1979) comment la physiologie végétale a cherché à comprendre l'inconnu (la nutrition végétale) à partir du connu (la nutrition animale), mais l'analogie nutritive est erronée. Ce qu'on appelle classiquement nutrition pour une plante concerne les sels minéraux (le phosphate et le potassium notamment) et les sources d'azote assimilables, pas les sources d'énergie et de molécules organiques carbonées. Il y a bien là une altérité sur laquelle s'échoue notre *Einfühlung* pour le végétal. La compréhension scientifique de la photosynthèse est relativement récente (le cycle de Calvin n'a été établi que dans les années 1950). Canguilhem justifie certains retards de la physiologie végétale par rapport à la physiologie animale par le fait que c'est bien un animal (et pas un végétal) qui mène l'enquête scientifique et que cette connaissance spécifique du vivant serait de ce fait plus difficile à saisir (Delaporte, 2011, p. 7). De façon importante, confondre nutrition animale (apport de carbohydrates) et nutrition végétale (apport de sels minéraux et d'azote), c'est oublier que plantes et animaux ont en commun des besoins énergétiques très semblables. L'autotrophie des végétaux les rend bien fondamentalement différents des animaux mais dans le même temps cette propriété masque le fait que les plantes comme les animaux ont des besoins énergétiques carbonés et respirent.

La place du végétal dans les classifications phylogénétiques

Ce premier point un peu lourdement appuyé nous oblige à présent à situer les plantes d'un point de vue phylogénétique pour remonter à la source de cette autotrophie. Nous choisissons de prendre le terme *plante* comme représentant dans le langage commun les plantes terrestres. Quelle est la relation phylogénétique de ce lignage avec le règne animal et le reste du vivant, et quelle est son origine évolutive ? On distingue à l'heure actuelle trois domaines dans le vivant qui se sont diversifiés depuis LUCA, le dernier ancêtre commun à tous les organismes actuels (*last universal common ancestor*) (Forterre, 2015). Ces trois domaines sont : les Bactéries, les Archaea et les Eucaryotes (le groupe dont les plantes, les animaux et les mycètes font partie)⁷. Au regard de la diversité génétique globale, plantes et animaux occupent ainsi des provinces très proches sur une telle carte du vivant (Hug *et al.*, 2016). Pour comprendre plus avant la relation plantes-animaux, il est donc nécessaire de spécifiquement s'intéresser au lignage eucaryote et à ses spécificités. L'apparition des eucaryotes est un événement

⁷ Il faut préciser que très récemment une hypothèse concurrente d'une vie avec deux domaines seulement se développe, avec une émergence des Eucaryotes depuis le lignage des Archaea, notamment à partir d'un sous-groupe d'Archaea désigné Asgard en référence à la mythologie nordique (Doolittle, 2020).

majeur de l'histoire du vivant qui ne se produit que deux milliards d'années environ après l'apparition de la vie cellulaire. Ainsi, il n'a fallu *que* 500 millions d'années pour qu'apparaisse la vie cellulaire, mais quatre fois cette durée pour que se forme la première cellule eucaryote. Il s'agit d'un événement très complexe qui correspond à la formation de structures cellulaires plus élaborées (un cytosquelette, des endomembranes et le noyau cellulaire) qui, de manière essentielle, assurent la phagocytose : le mouvement et la plasticité cellulaire permettent à cette nouvelle classe d'organismes d'inventer la prédation (Cavalier-Smith, 2014). Deux autres innovations capitales sont alors la symbiogenèse par laquelle une α -protéobactérie phagocytée – mais non-digérée – devient un organite cellulaire (la mitochondrie) responsable de la respiration cellulaire, et aussi l'invention d'un mode de reproduction radicalement différent de la reproduction clonale : la sexualité. Ces premiers eucaryotes possèdent des cils moteurs ; ils sont mobiles et phagotrophes : ils mangent des proies ou des débris organiques qui sont digérés à l'intérieur de la cellule ; et ils ont une reproduction sexuée. Dans la lignée qui donnera les plantes se produit un second événement de symbiogenèse par lequel une cyanobactérie se transforme en un organite cellulaire photosynthétique : le chloroplaste. La photosynthèse oxygénique a été inventée deux milliards d'années plus tôt dans ce groupe de bactéries. Les cyanobactéries sont responsables de l'oxygénation de l'atmosphère terrestre lors du GOE (*great oxydation event*)⁸. L'acquisition de ces endosymbiontes qui deviendront les chloroplastes conduit à l'autotrophie et à la perte du mode de vie phagotrophe devenu dispensable. On pourrait dire que les plantes sont à ce stade des animaux avec un chloroplaste. Cavalier-Smith, peut-être le plus grand spécialiste de l'eucaryogenèse, écrit : « à l'origine des plantes, la transformation correspond à l'asservissement par un protozoaire d'une cyanobactérie phagocytée » (Cavalier-Smith, 2010, p. 114). Il faut s'arrêter à cette formulation récurrente chez Cavalier-Smith de l'asservissement d'une cyanobactérie par ce protozoaire primitif. Nous devons bien marquer ce moment décisif puisque tout ce qui est plante en découle ; il s'agit d'un caractère monophylétique, toutes les plantes actuelles sont issues de cet événement. Ici, la nature – contre Leibniz – a vraiment fait un saut. Pour rendre compte de cet événement et pour traduire la dimension d'asservissement et de domestication que suggère la formulation de Cavalier-Smith, on pourrait proposer que cet événement et ses conséquences historiques soient métaphoriquement, et même analogiquement, comparables à l'invention de l'agriculture. Dès lors, ces cellules protozoaires portent en elles un jardin qui assure leur subsistance.

⁸ Cette augmentation de la teneur en oxygène produit comme « déchet » de la réaction photosynthétique a nécessité une adaptation des autres organismes à ces nouvelles conditions très oxydantes. On peut faire un parallèle entre ce GOE des cyanobactéries et ce qu'on nomme communément l'anthropocène ; il s'agit d'un précédent où un organisme ou une famille d'organismes a modifié les conditions terrestres à l'échelle globale. L'augmentation de la teneur en oxygène a conduit à l'oxydation du méthane atmosphérique et à une diminution telle de l'effet de serre que s'est produite une glaciation totale.

Plantes et animaux sont ainsi – relativement – proches phylogénétiquement et fonctionnellement. Nous avons en commun avec elles la respiration cellulaire mitochondriale, l'essentiel de l'organisation subcellulaire et la reproduction sexuée anisogame, mais encore une fois, différence importante, elles sont autotrophes.

La sexualité des plantes et le mouvement

Tous les événements évolutifs décrits dans la section précédente ont lieu en milieu aquatique essentiellement marin, il nous reste donc à décrire les modalités évolutives de la colonisation terrestre, c'est-à-dire la transition de ces végétaux primitifs aux plantes terrestres. Cette transition, correspond à une sédentarisation et aussi paradoxalement – dans le même temps, à des épisodes successifs de colonisation de tous les habitats terrestres. Les plantes perdent de la mobilité mais envahissent tout l'espace terrestre.

L'évolution et la classification des plantes terrestres se racontent principalement par rapport à leur mode reproductif. Il s'agit donc d'aborder la sexualité des plantes. On l'a vu, la reproduction sexuée est une innovation des eucaryotes ; ainsi concerne-t-elle aussi les plantes. La sexualité des plantes est connue depuis l'Antiquité. Cependant, comme le montrent Jean-Marc Drouin et aussi François Delaporte, dont la thèse (la seule dirigée par Michel Foucault) porte sur la prise en compte de la sexualité des plantes au XVIII^e siècle, la reconnaissance scientifique plus générale d'une sexualité végétale est tardive (Drouin, 2010 ; Delaporte, 2011). Un exemple littéraire de ce « refoulement » de la sexualité végétale se trouve dans le poème de Guillaume de Saluste de 1581 qui décrit la rencontre d'Adam avec l'agneau-végétal, un zoophyte dans le jardin d'Éden. Dans cette description, le zoophyte est végétal dans le sens où il est « sans amour, sans sexe et vif lignage » (Salustre, 1591, p. 266). Plus récemment, Florence Burgat décrit (contre la génétique), la reproduction végétale comme « simple analogon de la reproduction animale » au titre que n'aurait pas lieu dans ce cas, « la terrible césure », « la reproduction n'y étant en quelque sorte qu'un prolongement de l'individu » (Burgat, 2010). Encore aujourd'hui en biologie, les termes de reproduction végétative, de cellule végétative, de cycle végétatif sont utilisés par opposition au mode sexué. La capacité de certaines plantes à la reproduction clonale (qui n'est pas une spécificité végétale) a participé à oblitérer la sexualité des plantes et à faire oublier que chez les plantes aussi les deux parents et leur descendance méiotique sont bel et bien des individus distincts.

Dans une classification phylogénétique simplifiée des plantes terrestres (Hackenberg et Twell, 2019), on distingue : les bryophytes (notamment les mousses), les fougères, les gymnospermes et les angiospermes. Les innovations clefs dans cette évolution sont : une cuticule cireuse pour réduire l'évaporation depuis les bryophytes, un système vasculaire permettant le transport de l'eau depuis les

fougères, les graines depuis les gymnospermes, et enfin la fleur chez les angiospermes. Cette évolution est d'une part une émancipation progressive vis-à-vis de l'élément liquide et une délégation de la plante de sa mobilité autonome à d'autres. Bryophytes et fougères sont encore strictement dépendantes de l'élément liquide, car les gamètes mâles doivent activement nager pour venir féconder le gamète femelle sur des distances de l'ordre du millimètre ou du centimètre. Ces plantes ont des spermatozoïdes mobiles, on parle de zoïdogamie. L'observation au microscope de la libération des anthérozoïdes d'une fougère et de leur nage dégage une impression d'animalité, et à leur vue on est presque prêt à reconnaître avec Robinet que les plantes sont des animaux. Cette présence de gamètes mâles mobiles demeure jusqu'aux gymnospermes primitifs comme le ginkgo, pour lequel c'est l'organe femelle qui fournit la goutte de liquide dans laquelle nagera le gamète mâle. Mais pour la plupart des gymnospermes, notamment les conifères, c'est le vent qui sera en charge de la dispersion du pollen jusqu'à l'organe femelle. On parle d'anémophilie. Le grain de pollen devient passif et perd sa mobilité autonome ; le nageur actif devient un planeur passif. La fécondation devient indépendante de l'élément liquide, et à la fois le pollen et les organes femelles (comme les cônes) présentent des propriétés aérodynamiques visant à favoriser la fécondation. La prochaine étape évolutive concerne les angiospermes ou plantes à fleurs. Elle est capitale. Les angiospermes représentent 90 % des plantes terrestres. On en compte plus de 300 000 espèces, soit 300 fois plus que de gymnospermes. Le succès évolutif et écologique des plantes à fleurs demeure dans les termes de Darwin un « abominable mystère » (Katz, 2018, p. 1). Cette explosion des angiospermes se produit tardivement et conduit à l'éviction évolutive des gymnospermes. Cet extrait d'un article récent visant à l'exploration de ce mystère permet d'apprécier la position dominante que la biologie attribue aux angiospermes :

Pour nous, l'aspect le plus intrigant de cette prise de contrôle massive est qu'après des millions d'années de suppression apparente par les gymnospermes, les angiospermes ont échappé à un certain point à leur position de subordination pour remplacer les gymnospermes et les fougères et sont devenus dominants sur tout le globe⁹.

Même si ce mystère de l'expansion, de la radiation évolutive des angiospermes demeure pour partie aujourd'hui, la pollinisation active est perçue comme un élément clef de leur succès évolutif. C'est le botaniste amateur allemand Christian Konrad Sprengel qui fait de la question « à quoi servent les fleurs ? » une idée fixe (Sprengel, 1793). Dans son livre *The philosopher's plant*, Michael Marder écrit dans le huitième chapitre « *Kant's tulip* », s'appuyant sur une phrase de Kant issue de la *Critique du jugement* :

⁹ Berendse et Scheffer, 2009, p. 866. Notre traduction.

Les fleurs sont complètement inutiles et entièrement superflues. [...] Elles ne satisfont pas un besoin physiologique immédiat mais symbolisent le luxe de l'excès, notre désir pour l'ornement quand les envies de la faim et de la soif sont pacifiées. [...] Elles sont des images concrètes de la libération par rapport aux nécessités [...] ¹⁰.

Christian Konrad Sprengel comme théologien et botaniste amateur a une tout autre perception : comme tout élément de la création, les fleurs doivent servir à quelque chose. Il les observe alors avec minutie au point de négliger ses fonctions d'enseignant, ce qui lui vaudra son renvoi de sa position de recteur à Spandau (Zepernick et Meretz, 2001). Il découvre ainsi la relation étroite qui existe entre la structure des fleurs et celle de leurs insectes pollinisateurs. Pour Sprengel, cette découverte est capitale au point qu'il intitule son ouvrage, non sans raison, *Das entdeckte Geheimnis der Natur* (1793). Le processus de pollinisation était connu à l'époque mais négligé car un élément central n'avait pas été pris en compte. Ainsi Robinet pouvait écrire : « en général toutes les plantes sont androgynes : cela devait être puisqu'attachées au sol où elles naissent, elles n'ont pas la faculté de s'aller chercher les unes les autres » (Robinet, 1763, p. 182). On néglige l'importance de la pollinisation parce que les étamines et le stigmate du pistil sont déjà tout proches dans la fleur. Les plantes n'auraient ainsi pas besoin de « s'aller chercher les unes les autres » pour se reproduire. Le rôle que Sprengel attribue aux insectes apparaît ainsi superflu. Mais, outre la correspondance remarquable qui existe entre fleurs et pollinisateurs, ce que découvre pourtant Sprengel c'est le fait que les parties mâles et femelles d'une fleur ne mûrissent en général pas au même moment. Le travail de Sprengel est moqué et négligé, mais son importance s'affirme quand on se rappelle que Darwin s'y réfère dans son propre travail publié plus d'un demi-siècle plus tard *On the various contrivances by which British and foreign orchids are fertilised by insects* (Darwin, 1862). Darwin à la suite de Sprengel établit que la fécondation implique en fait le plus souvent des fleurs issues de plantes différentes. De manière très simple, ce qui s'établit là est le fait qu'hermaphrodisme ne signifie pas nécessairement autofécondation, mais qu'au contraire les structures florales et les relations aux pollinisateurs ont pour fonction de favoriser l'allofécondation : ces artifices ont pour fonction principale d'« assurer la fécondation d'une fleur par le pollen d'une autre fleur » (Darwin, 1862, p. 1), ce qui amène Darwin à conclure « la nature nous dit de la manière la plus emphatique, qu'elle abhorre l'autofécondation permanente » (Darwin, 1862, p. 359). Il y a bien un besoin impératif de transport, de mouvement, les plantes ont besoin de « s'aller chercher les unes les autres » ; un mouvement du pollen d'une fleur à une autre, et les pollinisateurs assurent ce mouvement.

¹⁰ Marder, 2014, p. 135. Ces lignes rappellent celles d'Angelus Silesius (1624-1677) : « La rose est sans pourquoi, elle fleurit parce qu'elle fleurit/ N'a cure d'elle-même, ne se demande pas si on la regarde », citées par Elaine Miller dans son ouvrage *The vegetative soul* (Miller, 2012, p. 181).

Le mouvement est donc délégué aux pollinisateurs. De façon remarquable, Sprengel n'est pas seulement le pionnier de ce qu'on appelle aujourd'hui l'écologie florale, mais il est aussi l'un des premiers à prendre en compte le rôle des animaux dans la dispersion des graines : la zoochorie. De la même manière que sans cette prise en compte du mutualisme la fleur reste inintelligible et apparaît « complètement inutile », le fruit charnu qui porte la graine doit être considéré dans le contexte mutualiste. Comme dans le cas du pollen, la dispersion des graines est déléguée aux animaux porteurs (des animaux frugivores comme les oiseaux, les primates, les chauves-souris ou d'autres mammifères à fourrure). Le fruit est nutritif et coloré en tant qu'il est destiné à être ingéré pour permettre un déplacement des graines qu'il renferme. D'ailleurs, la taille et la couleur des fruits dépendent du type d'animal frugivore auquel ils s'adressent. Les fruits dispersés par les oiseaux sont plus typiquement de couleur rouge, bleue ou noire, et ceux dispersés par des mammifères, jaune, verte ou brune ; et cette différence de couleur serait liée aux capacités sensorielles différentes des disséminateurs. Il existe ainsi une corrélation entre la couleur des fruits et leur taille. De la même façon, les fruits consommés par des chauves-souris (nocturnes) sont typiquement peu colorés mais très odorants. Il s'établit un réseau mutualiste complexe entre plantes et animaux disséminateurs. Une modification dans les populations de frugivores a des conséquences rapides sur la taille des graines, comme le montre une étude brésilienne dans des forêts atlantiques qui, à la suite d'une fragmentation de l'habitat, ont vu la disparition des oiseaux à large bec et une diminution de la taille des graines dans le palmier *Euterpe edulis* (Galetti *et al.*, 2013). Comme illustration directe de ce mouvement, on peut se référer à une étude du groupe de Pedro Jordano, spécialiste des relations mutualistes liées à la dissémination des graines, réalisée dans la région de Cadix en Espagne et dans laquelle les chercheurs par l'utilisation de marqueurs ADN ont reconstitué les trajectoires individuelles de dispersion des fruits par différentes espèces d'oiseaux (González-Varo, 2014). Ce type d'étude rend compte du fait que fleurs et fruits sont donc en quelque sorte des organes moteurs.

Prise plus globalement, cette radiation des angiospermes qui se produit tardivement dans l'histoire naturelle (il y a environ 100 millions d'années) coïncide avec l'explosion de la biodiversité animale et fongique. La biodiversité qui s'étirole dans l'anthropocène a son origine, du moins sur son versant terrestre, dans la co-évolution des insectes, oiseaux, mammifères et champignons avec les plantes à fleurs. Le mutualisme en est le moteur. Le succès évolutif des angiospermes s'appuie sur cette interaction avec les animaux pollinisateurs et disséminateurs, et sur la mise en place et le raffinement des interactions mycorhiziennes avec les champignons (moins visibles pour nous mais écologiquement capitales). Ainsi, comme attributs clefs de ces angiospermes, dont la diversité et le succès évolutif sont le produit et la cause d'une part majeure de la biodiversité terrestre animale et fongique, ces fleurs et

fruits sont donc bien autre chose que des ornements superflus, symboles de luxe et dépourvus de « pourquoi »¹¹.

La place des plantes dans une pensée unitaire du vivant

La négligence du microbien

Les botanistes James Wandersee et Elisabeth Schussler ont élaboré le concept de *plant blindness* pour décrire l'attention préférentielle portée aux formes de vie animales par rapport au végétal (Wandersee et Schussler, 1999). Cette négligence aurait des conséquences importantes en termes de biologie de la conservation, les pratiques de conservation favorisant la sauvegarde de la biodiversité animale par rapport à la biodiversité végétale (Balding et Williams, 2016). Si ce phénomène est bien avéré, il reste qu'il faut s'attarder un instant sur le fait que notre perspective commune sur le vivant ne recouvre que très partiellement sa diversité phylogénétique. Si nous sommes aveugles aux plantes, nous le sommes bien plus encore vis-à-vis d'autres formes de vie. Ceci tient principalement au fait que dans les lignées animales et végétales on trouve l'essentiel du vivant macroscopique. Les micro-organismes sont généralement invisibles et de plus leur diversité est plus fonctionnelle que morphologique. Cependant, les Bactéries et les Archaea sont capables de processus métaboliques tout à fait originaux, dont plantes et animaux sont incapables. Du point de vue génétique et métabolique, si on cherche le différent, le divers, on le trouvera dans le monde bactérien. Mais, malgré cet océan de diversité (génétique et métabolique), pour ce qui est de notre perception, les pôles animal et végétal recouvrent l'essentiel de notre appréhension du vivant et sont bien deux ensembles essentiels qui se font face (Whitman, Coleman et Wiebe, 1998). Et le végétal est du point de vue perceptif notre autre. Comme notre autre, le végétal a pu servir de support pour penser d'autres formes de vies comme moyen d'approcher la question de la vie comme phénomène unitaire¹². Mais cette comparaison limitée laisse sur le bord du chemin des formes de vie dont certaines sont paradoxalement plus proches de nous (notamment le phylum fongique et ses quatre millions d'espèces) et d'autres radicalement différentes (notamment les bactéries). Si des formes de vie ont été négligées dans notre pensée du vivant, c'est dans le monde

¹¹ Elaine Miller dans son ouvrage *The vegetative soul* écrit : « *My contention is that "nature" is always presented as symbolized, and that nature and culture both negatively define each other and are the source for each others' symbolization. Thus a change in the symbolization of nature necessarily brings about a change in that of culture* » (Miller, 2012, p. 4). Dans la perspective « culturelle » biologique présentée ici, si fleurs et fruits devaient être pris comme symboles, ce serait comme symboles de l'origine de la biodiversité terrestre végétale, animale et fongique et de l'interdépendance évolutive des vivants, pas comme symboles du superflu et de l'absence de finalité.

¹² Et on trouve, par exemple dans *Le phénomène de la vie* de Jonas, un chapitre dédié au végétal, mais peu ou pas de mention explicite au monde microbien qui incarne pourtant cette vie élémentaire dont le pouvoir est le devoir.

microbien qu'on doit les chercher¹³. Le concept de LUCA est à cet égard utile et doit être compris dans sa radicalité. Ce que ce concept implique c'est que la vie est un processus historique situé au plan spatio-temporel et qu'il est monophylétique : tous les organismes actuels ont un ancêtre commun. En outre, cette continuité phylogénétique est sous-tendue par une continuité physique qu'implique la théorie cellulaire. Il existe ainsi une continuité matérielle entre tous les organismes. La biologiste Margarida Hermida propose ainsi que la vie ne soit pas une classe, mais un individu, au sens où les espèces biologiques sont maintenant considérées comme étant des individus et non des classes (Hermida, 2016). De la même façon, Mariscal et Doolittle pensent que la Vie est un individu (et doit à ce titre s'écrire avec une majuscule), pas une classe, pas un genre naturel (*natural kind*) (Mariscal et Doolittle, 2018). Dans une démarche éliminativiste, ils proposent que la notion de vie comme concept surplombant, comme classe, devrait être abandonnée car ayant une existence uniquement « parasitaire » par rapport à la Vie en tant qu'individu. Ces approches insistent sur l'inscription historique (évolutive) commune de tous les vivants, et de cette façon n'introduisent aucune hiérarchie entre eux. La question de ce que les vivants ont en commun (comme points communs et comme mise en commun) devient intelligible directement dans leur inscription évolutive commune qui englobe points communs (composition chimique, code génétique partagés) et mise en commun (liens co-évolutifs métaboliques, mutualistes ou parasites par exemple).

Le réinvestissement du végétal

Michael Marder estime que la philosophie occidentale a généralement dévalué le végétal. Même chez Jonas, on trouve une dévaluation du végétal au titre que son existence serait moins risquée que celle de l'animal, la vie de la plante ne serait pas « agitée et anxieuse » (Jonas, 2001, p. 117) et l'animal dresserait « un soi plus prononcé [...] contre un monde plus prononcé » que la plante (Jonas, 2001, p. 118). On retrouve cet argument de la sérénité supposée du végétal dans la pensée de Florence Burgat pour qui l'assimilation des formes de vies animales et végétales constitue un risque pour la cause animale. Elle estime que la vie végétale n'est pas individuée et essentiellement immortelle « une vie tranquille, une vie qui ne meurt pas », « qui n'en a jamais fini de vivre sans soucis des circonstances qui concourent à sa poussée » (Burgat, 2020, quatrième de couverture et p. 7 ; Burgat, 2010). Souvent,

¹³ La biologie et la philosophie de la biologie contemporaine proposent en fait des solutions conceptuellement simples pour penser la vie comme phénomène unitaire. Leur élaboration provient en particulier des recherches qui ont trait à la question de l'origine de la vie et à l'exobiologie ; ce sont ces disciplines qui se heurtent directement dans leur épistémologie à la question d'une définition de la vie. Il a été souvent noté quelle difficulté extrême est associée avec l'établissement d'une telle définition (parmi les centaines qui ont été proposées, une famille de définitions recouvre d'ailleurs les concepts de l'âme végétative aristotélicienne et les fonctions métaboliques et de reproduction).

l'argumentaire de l'immortalité relative des plantes s'appuie sur l'existence d'individus présentant des longévités extrêmes et sur la notion que les plantes ne meurent pas de vieillesse mais de causes externes. C'est oublier que d'innombrables espèces végétales ont une durée de vie intrinsèquement limitée. Par ailleurs, on saisit mal pourquoi une mortalité due à une cause externe ne constituerait pas aussi un « souci ». Une façon de prendre en compte le fait que la lutte pour l'existence s'applique aussi au végétal, que les plantes ont bien une individualité à défendre et qu'elles ne s'offrent pas comme entités passives aux autres vivants, est de considérer la richesse et la variété des mécanismes de défense immunitaire que développent les plantes contre des pathogènes viraux, bactériens, fongiques et animaux, les mécanismes de défense chimique et physique contre les herbivores et les mécanismes chimiques de compétition avec les autres espèces végétales (allélopathie). Une plante comme tout vivant est bien exposée à l'horizon de sa négation. Ces mécanismes, notamment l'allélopathie, mettent aussi à mal la vision pacifique de la plante développée par Marder qui lui, en des termes proches de ceux de Jonas, valorise au contraire la pensée végétale (comme pouvant ouvrir sur une nouvelle éthique). Il écrit : « Contrepoint à l'idéalisme classique et existentiel, dans la pensée végétale, la plante est le pivot de son monde, le terrain premier qu'elle habite, sans le revendiquer, ni se l'approprier » (Marder, 2021, p. 29). La défense chimique et le développement foliaire et racinaire des plantes, dans un contexte de compétition hétéro- ou homosécifique, ressemblent pourtant bien à une appropriation de la ressource hydrique, lumineuse et minérale. La dévaluation de la forme de vie végétale (et son inverse) dans la pensée occidentale est remise en question par la perspective évolutionnaire. Il est erroné de penser que certains êtres sont plus exposés que d'autres à la mort évolutive, puisque c'est précisément le paramètre de la valeur sélective qui est en permanence ajusté dans les différentes formes de vies. De la même façon, les perceptions des plantes comme plus « tranquilles », plus passives, plus pacifiques, plus ouvertes que les formes de vie animales (et qui pourraient en faire de nouveaux modèles éthiques) se heurtent à l'existence de mécanismes de défense immunitaire, d'individuation et de compétition chimique, de prédation et de parasitisme dans le végétal qui n'ont rien à envier à leurs équivalents animaux, fongiques ou bactériens.

Arrivés à ce stade, on peut alors se demander : qu'est-ce qui fonde la place symbolique des plantes ? Pourquoi cherchons-nous en elles le commun (le point commun et la mise en commun) et pourquoi négligeons-nous encore souvent la vie microbienne ? Il y a quelques années encore, on établissait – comme en une réminiscence de l'échelle des êtres – une distinction entre eucaryotes dits supérieurs (plantes supérieures et métazoaires) et inférieurs (eucaryotes unicellulaires, champignons et algues). Le fait que cette distinction soit maintenant considérée comme désuète et progressivement abandonnée ne doit pas faire oublier sa prégnance potentielle. Peut-être notre capacité à nous pencher sur d'autres formes de vie, microbiennes, est limitée non seulement par leur « invisibilité » mais aussi par leur altérité

fonctionnelle radicale. Nous n'avons peut-être pas l'audace de nous plonger vraiment dans les communautés des vivants et préférons la familiarité d'une comparaison avec d'autres eucaryotes « supérieurs » (les plantes terrestres), surtout quand ces formes de vie sont infiniment esthétiques, nous rendent des services écosystémiques capitaux et que nous pouvons philosophiquement les décrire comme ouvertes, écologiquement intégrées, et dépourvues d'agressivité (Irigaray et Marder, 2015 ; Miller, 2012). En ce sens, notre rapport aux plantes serait fondamentalement romantique, comme dans ces vers de Schiller, les plantes nous donnent l'exemple :

Suchst du das Höchste, das Größte ? Die Pflanze kann es dich lehren.
Was sie willenlos ist, sei du es wollend – das ist's !¹⁴

Si cette hypothèse est au moins partiellement correcte, alors la tentative de renouvellement de la pensée du vivant dans le *plant thinking* serait un retour sous une forme différente de l'anthropocentrisme dont on prétendait s'écarter.

La leçon d'évolution, everybody knows everything

Dans un article intitulé « *Darwin in the Garden* », le biologiste de l'évolution William Friedman rappelle à quel point Darwin s'est appuyé sur des exemples du monde végétal dans son œuvre (Friedman, 2020). Il explique que le livre sur les orchidées déjà mentionné fait directement suite à *L'origine des espèces* si polémique (Darwin, [1859] 1862). Ce qui pourrait paraître comme un banal traité d'horticulture permet en fait d'illustrer dans le détail les mécanismes évolutifs et sert de « manœuvre de flanquement » visant à contrer les détracteurs alors nombreux de sa théorie. Les fleurs (et on en dirait autant des fruits) sont des organes moteurs en tant qu'elles sont des entités esthétiques. Esthétiques car elles s'adressent aux sens. Mais de façon remarquable, elles s'adressent aux sens d'un autre vivant. Les éléments de la fleur et du fruit devront être saisis dans cette dimension esthétique comme s'adressant par-delà l'espace phylogénétique à l'intentionnalité d'un autre radical. C'est ce processus que Gilles Deleuze et Félix Guattari appellent le devenir-plante en parlant de cette interaction entre orchidées et insectes pollinisateurs (Deleuze et Guattari, 1980, p. 337). Ils désignent ce processus « involution ». Dans un ouvrage récent, ce terme d'involution est repris pour le distinguer de l'évolution darwinienne, présentée, à tort selon nous, comme trop centrée sur le devenir de chaque espèce prise indépendamment (Hustak et Myers, 2020). C'est faire peu cas de l'apport du travail de Darwin que de

¹⁴ Schiller, 1975, p. 198 : « Cherches-tu le plus haut, le plus grand ? La plante peut te l'apprendre. Ce qu'elle est sans le vouloir, sois-le par la volonté. C'est cela ! » (traduction Otto Schaefer, « L'homme végétal : enrichissement de l'anthropologie chrétienne dans son dialogue critique avec les sciences et les techniques », *Revue d'éthique et de théologie morale*, 2015/4 (n° 286), p. 61-73).

penser que la théorie de l'évolution ne tient pas compte des interactions interspécifiques ; et du fait qu'évolution au sens darwinien, c'est déjà et toujours co-évolution ou une involution au sens de Deleuze et Guattari. Nous défendons l'idée que l'ouverture à l'altérité que certains philosophes contemporains détectent dans le monde végétal concorde avec la « visibilité » avec laquelle les phénomènes co-évolutifs s'y présentent. Dans les catégories mêmes qui définissent l'âme végétative (nutrition et reproduction), les plantes s'en remettent à d'autres espèces (pollinisateurs et symbiotes microbiens). Ce que peut-être le monde végétal montre avec une force particulière, c'est l'inscription de chaque vivant dans l'environnement en des assemblages phylogénétiquement hétérogènes. Pour caricaturer notre propos, nous dirons que les plantes montrent de manière plus visible, mieux que le reste du vivant, que la nature est le résultat de la co-évolution (darwinienne) des espèces. Si cette vision est correcte, le *plant blindness* est une construction : « *everybody knows everything* », comme l'avance Jack Kerouac dans *The Dharma Bums* (Kerouac, 2000). La vision unitaire du vivant et son organisation dynamique et historique est peut-être finalement une évidence pour tous ; et les plantes (à fleurs), d'une part comme point d'entrée de l'énergie dans la biosphère et comme forme de vie si manifestement reliée, sont le moyen par lequel cette connaissance sur le commun du vivant est acquise. Dans cette perspective, si les plantes peuvent être utiles pour penser la question anthropologique et d'une manière plus générale pour nourrir une pensée globale du vivant, c'est peut-être par cette mise en visibilité particulière de l'inscription historique évolutive commune de tous les vivants.

Bibliographie

- BERENDSE, Frank et SCHEFFER, Marten, « The angiosperm radiation revisited, an ecological explanation for Darwin's "abominable mystery" », *Ecology Letters*, 12(9), 2009, p. 865-872.
- BALDING, Mung et WILLIAMS, Kathryn J. H., « Plant blindness and the implications for plant conservation », *Conservation Biology*, 30(6), 2016, p. 1192-1199.
- BENATOUÏL, Thomas, « Logos et *scala naturae* dans le stoïcisme de Zénon et Cléanthe », *Elenchos*, 2003, XXIII, n° 2, p. 297-331.
- BENATOUÏL, Thomas, « Échelle de la nature et division des mouvements chez Aristote et les Stoïciens », *Revue de Métaphysique et de Morale*, n° 4, 2005, p. 537-556.
- BURGAT, Florence, « L'inquiétude de la vie animale », *Klesis-Revue Philosophique*, 2010, 16, Humanité et Animalité.
- BURGAT, Florence, *Qu'est-ce qu'une plante ? Essai sur la vie végétale*, Paris, Seuil, 2020.
- BURKI, Fabien et KEELING, Patrick J., « Rhizaria », *Current Biology*, 24(3), 2014, p. R103-R107.
- CAVALIER-SMITH, Thomas, « Deep Phylogeny, Ancestral Groups and the Four Ages of Life », *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1537), 2010, p. 111-132.

- CAVALIER-SMITH, Thomas, « The Neomuran Revolution and Phagotrophic Origin of Eukaryotes and Cilia in the Light of Intracellular Coevolution and a Revised Tree of Life », *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*, 6(9), 2014, a016006.
- COLLIN, Denis, Compte rendu de [JONAS Hans. *Le principe responsabilité*, Paris, Flammarion, 1998], *Horizons philosophiques*, 9(2), 1999, p. 142-146.
- DARWIN, Charles, *On the Various Contrivances by which British and Foreign Orchids are Fertilised by Insects and on the Good Effects of Intercrossing*, London, John Murray, 1862.
- DELAPORTE, François, *Le second règne de la nature. Essai sur les questions de végétalité au XVIII^e siècle*, Paris, Éditions des archives contemporaines, 2011 [1979].
- DEPRAZ, Natalie, « Vie et risque : Le végétal au risque du mouvement. *Alter, Revue de phénoménologie* », 21, *La vie*, 2013, p. 51-71.
- DICQUEMARE, Jacques-François (abbé), *Dissertation sur les limites des règnes de la Nature. Observations sur la Physique, sur l'Histoire naturelle et sur les Arts, dédiées à Mgr le Comte d'Artois*, 1776, p. 371-376.
- DOOLITTLE, W. Ford, « Evolution: Two Domains of Life or Three? », *Current biology*, 30(4), 2020, p. R177-R179.
- DROUIN, Jean-Marc, « Raison et imagination dans la physiologie végétale au siècle des Lumières », *Archives des sciences*, 63, 2010, p. 177-184.
- FALKOWSKI, Paul G., FENCHEL, Tom et DELONG, Edward F., « The Microbial Engines that Drive Earth's Biogeochemical Cycles », *Science*, 320 (5879), 2008, p. 1034-1039.
- FORTERRE, Patrick, « The Universal Tree of Life: an Update », *Frontiers in microbiology*, 6 (717), 2015, p. 1-18.
- FRIEDMAN, William E., « Darwin in the Garden: Engaging the Public about Evolution with Museum Collections of Living Objects », *Plants, People, Planet*, 2(4), 2020, p. 294-301.
- GALETTI, Mauro, GUEVARA, Roger, CÔRTEZ, Marina C. *et al.*, « Functional Extinction of Birds Drives Rapid Evolutionary Changes in Seed Size », *Science*, 340 (6136), 2013, p. 1086-1090.
- GONZÁLEZ-VARO, Juan P., ARROYO, Juan M. et JORDANO, Pedro, « Who Dispersed the Seeds? The Use of DNA Barcoding in Frugivory and Seed Dispersal Studies », *Methods in Ecology and Evolution*, 5(8), 2014, p. 806-814.
- HACKENBERG, Dieter et TWELL, David, « The evolution and patterning of male gametophyte development », *Current topics in developmental biology*, 131, 2019, p. 257-298.
- HERMIDA, Margarida, « Life on Earth is an individual », *Theory in Biosciences*, 135(1-2), 2016, p. 37-44.
- HUG, Laura A., BAKER, Brett J., ANANTHARAMAN, Karthik *et al.*, « A New View of the Tree of Life », *Nature microbiology*, 2016, 1(5), p. 1-6.
- HUSTAK, Carla et MYERS, Natasha. *Le ravisement de Darwin. Le langage des plantes*, Paris, La Découverte, coll. « Les Empêcheurs de penser en rond », 2020 [2012].
- IRIGARAY, Luce et MARDER, Michael, « Thinking anew ». *The Philosophers' Magazine*, 68, 2015, p. 27-29.
- JONAS, Hans, *Le phénomène de la vie. Vers une biologie philosophique*, Bruxelles, De Boeck, 2001 [1966].

- KATZ, Ofir, « Extending the Scope of Darwin's "Abominable Mystery": Integrative Approaches to Understanding Angiosperm Origins and Species Richness », *Annals of botany*, 121(1), 2018, p. 1-8.
- KEROUAC, Jack, *The dharma bums*, Londres, Penguin, 2000 [1958].
- LEIBNIZ, Gottfried Wilhelm, « Animadversiones in partem generalem principiorum cartesianorum (1692) », article 45, in *Die Philosophischen Schriften von G. W. Leibniz*, édition C. I. Gerhardt, Berlin, 7, t. 1875-1890, IV, p. 350-392.
- LOVEJOY, Arthur O., *The Great Chain of Beings*, Cambridge, Harvard University Press, 2001 [1936].
- MANCUSO, Stefano et VIOLA, Alessandra, *Brilliant Green: the Surprising History and Science of Plant Intelligence*, Washington, Island Press, 2015.
- MARDER, Michael, *The Philosopher's Plant: an Intellectual Herbarium*, New York, Columbia University Press, 2014 (<https://www.project-syndicate.org/blog/the-philosopher-s-plant-8-0--kant-s-tulip>, consulté le 30 mars 2021).
- MARDER, Michael, *La pensée végétale. Une philosophie de la vie des plantes*, Dijon, Les presses du réel, 2021 [2013].
- MARISCAL, Carlos et DOOLITTLE, W. Ford, « Life and Life Only: a Radical Alternative to Life Definitionism », *Synthese*, 2018, p. 1-15.
- MERLIO, Gilbert, « Nietzsche, Darwin et le darwinisme », *Revue germanique internationale*, 10, 2009, p. 125-145.
- MILLER, Elaine P., *The Vegetative Soul: from Philosophy of Nature to Subjectivity in the Feminine*, New York, Suny Press, 2012 [2002].
- NEALON, Jeffrey T., *Plant Theory: Biopower and Vegetable Life*, Stanford, Stanford University Press, 2015.
- PLUCHE, Noël Antoine (abbé), *Histoire du ciel considéré selon les idées des poètes, des philosophes et de Moïse*, Paris, Veuve Estienne, 1739.
- ROBINET, Jean-Baptiste-René, *De la Nature*, Amsterdam, E. Van Harrevelt, 1763.
- SALUSTRE, Guillaume (de), *La première et seconde semaine*, Heidelberg, Commelinus, 1591 [1581].
- SCHELLING, Friedrich Wilhelm Joseph, *Philosophischen Untersuchungen über das Wesen der menschlichen Freiheit*, Landshut, Philipp Krüll, Universitäts-buchhändler, 1809.
- SCHILLER, Johann Christoph Friedrich (von), « Das Höchste », in F. Schiller *Sämtliche Werke*, vol. 3 (*Gedichte, Erzählungen, Übersetzungen*), München, Winkler-Verlag, 1975 [1795], p. 198.
- SPRENGEL, Christian Konrad, *Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen*, Berlin, Friedrich Vieweg, 1793.
- Gerhardt, Stenger, Voltaire « Naturaliste ». « Œuvres complètes » de Voltaire, 65B, Voltaire Foundation, 2017, p. 1-100.
- TREWAVAS, Anthony, « The foundations of plant intelligence », *Interface focus*, 7(3), 2017, 20160098.
- WANDERSEE, James H. et SCHUSSLER Elisabeth E., « Preventing plant blindness », *The American Biology Teacher*, 61(2), 1999, p. 82-86.
- WHITMAN, William B., COLEMAN David C. et WIEBE William J., « Prokaryotes: the Unseen Majority », *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 95(12), 1998, p. 6578-6583.

WOODWARD, F. Ian. Global primary production. *Current Biology*, 17(8), 2007, R269-R273.

ZEPERNICK, Bernhard et MERETZ, Wolfgang, « Christian Konrad Sprengel's Life in Relation to his Family and his Time. On the Occasion of his 250th Birthday », *Willdenowia*, 31(1), 2001, p. 141-152.