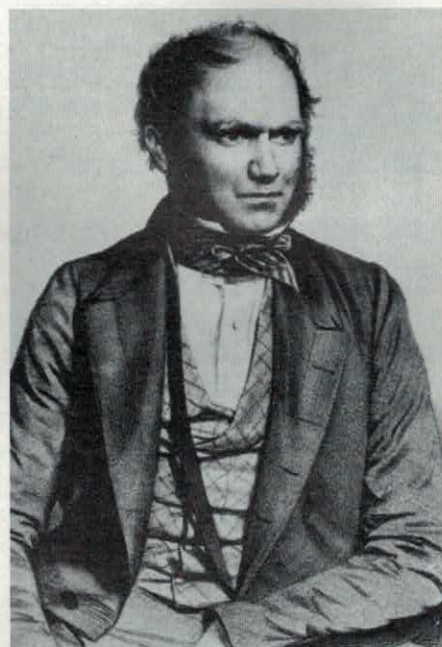


Darwin et la botanique



Darwin en 1849 par Thomas Herbert Maguire.

À l'occasion du bicentenaire de la naissance de Darwin, de nombreuses publications ont vu le jour, présentant le père de la théorie évolutionniste comme un scientifique théoricien, un naturaliste, un biologiste, un géologue... mais très peu d'auteurs considèrent Darwin comme un botaniste. Il est vrai que lui-même a toujours nié en être un. Et pourtant...

Les racines d'un voyage décisif

Charles Darwin a vécu entouré de botanistes ou de personnes à sensibilité botanique. Son grand-père médecin, Erasmus Darwin, est l'auteur du *Jardin botanique*, long poème divisé en deux chants (*L'Économie de la végétation* et les *Amours des plantes*), et de la *Phytologie*, ou philosophie de l'agriculture et de l'horticulture. La maison familiale, dans laquelle Charles passe son enfance, comporte de grands jardins fleuris et des vergers peuplés de pommiers hybrides, issus de croisements destinés à améliorer leurs qualités. Au cours de ses études à Cambridge, les cours qu'il apprécie particulièrement sont ceux du botaniste John Stevens Henslow. Ce dernier l'ayant chaudement recommandé comme naturaliste, c'est donc grâce à lui que Charles Darwin embarque sur le *Beagle* en 1831, à l'âge de 22 ans, pour un tour du monde de cinq ans. Il emporte dans ses bagages un ouvrage sur *La géographie botanique* écrit en 1820 par le bota-

niste suisse Augustin Pyramus de Candolle. Sur le même sujet, Darwin a également lu l'*Essai sur la géographie des plantes* du naturaliste allemand Alexander von Humboldt. Au cours de son long périple sur le *Beagle*, Darwin envoie à Henslow tous les détails de ses nombreuses observations, ainsi que des spécimens de plantes à fleurs (plus de 200) récoltées sur les îles des Galápagos. Cette collection constitue une documentation exceptionnelle, bien plus fournie et renseignée que celle des fameux « pinsons de Darwin » dont il mélange les provenances (la plupart des oiseaux n'a d'ailleurs pas été collectée par lui mais par ses compagnons de bord). Durant son exploration de la flore de l'archipel, Charles constate que, pour un même genre botanique, chaque île est colonisée par des espèces différentes : une observation qui lui servira plus tard pour expliquer l'apparition de nouvelles espèces sous l'effet de la divergence géographique. La flore des Galápagos n'est pas la seule à étonner le jeune explorateur : en parcourant les océans Atlantique et Pacifique, il s'interroge sur « l'affinité entre les espèces qui habitent les îles et celles qui habitent le continent le plus voisin, sans que ces espèces soient cependant identiques ». Il suppose que des graines continentales ont colonisé les îles grâce à leur transport par les courants marins. Mais, pour cela, il faut qu'elles soient capables de résister à une immersion prolongée dans l'eau salée.



John Stevens Henslow en 1851 par Thomas Herbert Maguire.

Pour étayer sa théorie évolutionniste, Darwin est allé chercher des arguments dans le monde végétal. Par là même, il a beaucoup apporté à la botanique.

De « l'après Beagle » jusqu'à « L'origine »

Darwin testera le pouvoir de résistance des graines à l'action nuisible de l'eau de mer vingt ans plus tard, avec le concours du révérend, mais aussi botaniste, Miles Joseph Berkeley. Ils immergent les graines de 87 espèces différentes dans de l'eau de mer, puis ils vérifient leur pouvoir de germination. « Je trouvais, à ma grande surprise, que, sur quatre-vingt-sept espèces, soixante-quatre ont germé après une immersion de vingt-huit jours, et que certaines résistèrent même à une immersion de cent trente-sept jours. » écrit Darwin dans son célèbre ouvrage *L'origine des espèces*, dont plusieurs chapitres comportent des pages consacrées aux plantes. Mais, avant sa publication en 1859, Charles construit sa théorie en faisant part de ses réflexions à ses deux amis et botanistes, Joseph Dalton Hooker, directeur des jardins botaniques royaux de Kew (c'est lui qui établit l'endémisme des plantes récoltées aux Galápagos), et Asa Gray, professeur à l'université de Harvard. Les botanistes sont d'ailleurs les plus réceptifs à la théorie de l'évolution lors de la sortie du livre. La mise en place de la classification des plantes à partir de leurs caractéristiques morphologiques a permis

aux systématiciens d'observer la grande variabilité des espèces, caractéristique qui sert justement de base au processus de l'évolution proposé par Darwin. Sa théorie permet aussi d'expliquer l'unité de structure et de développement des plantes constatée par les botanistes du XIX^e siècle. La première manifestation favorable vient de son ami Hooker : quelques mois après la parution de *L'origine des espèces*, celui-ci publie *Flora Tasmaniae* dont l'introduction donne raison aux idées de Darwin.

Après « L'origine » : un Darwin « vert »

Après la publication au grand jour de sa théorie, Darwin passera pratiquement tout le reste de son existence à l'étayer, et ceci, grâce à la botanique : sur les 10 ouvrages qu'il écrira ensuite, 6 sont entièrement consacrés aux végétaux, 1 comporte des chapitres sur ce sujet et le dernier, sorti avant sa mort et qui explique le rôle des lombrics dans la formation de l'humus et la fertilisation du sol (voir l'article sur ce sujet), est indirectement lié aux plantes. À ces livres, qui présentent des preuves végétales de l'évolution, s'ajoutent 70 articles ayant trait à la botanique. Pourtant, Darwin ne se considère pas comme un botaniste. La principale raison est qu'à son époque



Sir Joseph Hooker en 1876.



Asa Gray en 1873.

Texte :
Christine DABONNEVILLE
Illustrations rassemblées par
l'auteur.

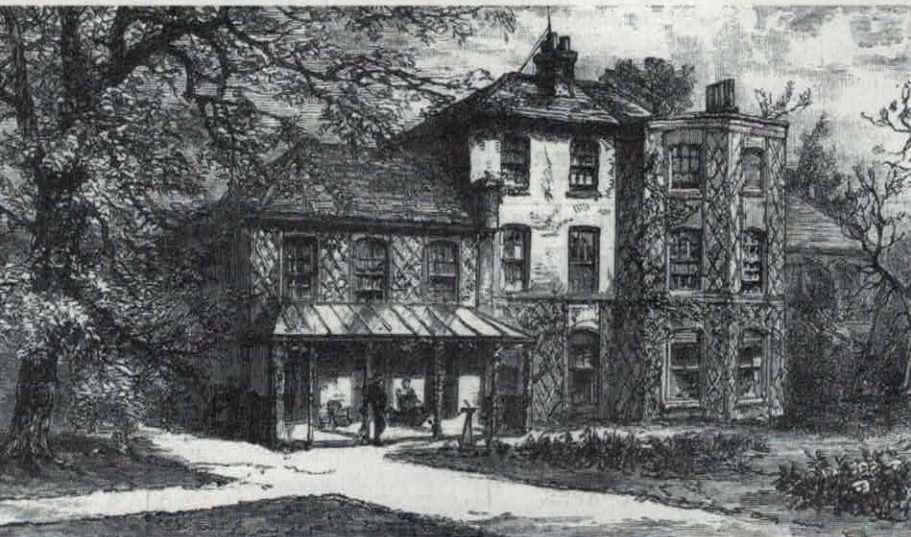
cette discipline est essentiellement descriptive car elle se contente surtout de classer les plantes. Or, le but de Darwin est d'apporter des arguments en faveur de sa théorie et, pour cela, il observe, théorise, expérimente, il se comporte donc comme un véritable scientifique. S'il choisit le monde végétal pour illustrer sa théorie et convaincre ses contemporains de sa solidité, c'est pour éviter d'« attaquer l'ennemi de front ». Le darwinisme contredit le créationnisme, et l'idée que l'homme puisse être considéré comme un animal, un parent du singe, fait scandale. D'après Darwin, la démonstration de l'existence d'une évolution végétale ne devrait pas être considérée comme une menace pour les tenants d'une origine divine de l'homme.

Les Orchidées de Darwin

La première publication « post-Origine » a lieu trois ans plus tard avec *De la fécondation croisée des Orchidées par les insectes et des bons résultats du croisement*. Dans cet ouvrage, Darwin relate ses observations et expérimentations sur les Orchidées indigènes et exotiques. L'idée qui prévaut à son époque, propagée par Linné, est que les fleurs, en majorité hermaphrodites, se reproduisent par autofécondation ; on sait aussi qu'elles peuvent être visitées par des insectes, mais sans penser que cela soit d'une importance quelconque pour la plante. Pourtant, dès 1840, Darwin doute que les fleurs aient recours uniquement à l'autopollinisation pour être fécondées.

Retiré en 1842 dans sa maison de Downe, dans le Kent, vivant des rentes familiales, Charles a alors tout le loisir d'étudier les plantes, d'autant plus que le domaine comporte un grand jardin et 5 serres. Il s'intéresse aux nombreuses Orchidées qui poussent dans les prés voisins. Il embauche ses enfants pour relever le trajet suivi par les bourdons qui butinent les fleurs. Et grâce aux spécimens que lui envoient divers correspondants étrangers ou que lui procure son ami Hooker à partir du jardin botanique de Kew, il élargit ses études aux Orchidées tropicales. Il est ainsi en mesure, en 1862, de publier son premier ouvrage entièrement dédié aux plantes. Ses intentions sont clairement énoncées dès la première phrase de l'introduction : « L'objet de ce travail est de montrer que les procédés qui servent à la fertilisation des Orchidées sont aussi variés et presque aussi parfaits que les plus beaux mécanismes du règne animal ; et, en second lieu, qu'ils ont pour objet propre la fécondation de chaque fleur par le pollen d'une autre fleur ». Au fil des pages, Darwin démontre, à l'aide de nombreuses et minutieuses descriptions de la morphologie florale particulière des Orchidées, que celle-ci est une adaptation à la fécondation croisée. Il est ainsi le premier à montrer l'existence d'une coévolution entre plantes et insectes : grâce à la sélection naturelle, les pièces buccales des butineurs s'accordent aux pièces florales des Orchidées. Il peut même prédire la forme que doit avoir le pollinisateur (alors inconnu) d'une orchidée épiphyte, l'étoile de Madagascar ou *Angraecum sesquipedale*. Son nom d'espèce, qui signifie un pied et demi (environ 50 cm), indique (en l'exagérant...) la longueur étonnante de son éperon nectarifère, un long fouet vert mesurant près de 30 centimètres et ne comportant du nectar que « dans sa partie extrême et amincie ». Darwin suppose que le seul insecte capable de récolter ce nectar est un papillon doté d'une trompe de la même longueur ; il présume aussi, d'après la couleur blanche de la fleur, que le papillon en question est nocturne. Sa prédiction sera confirmée en 1903 avec la découverte du bien-nommé *Xanthopan morgani praedicta*, un sphinx en tout point conforme au portrait brossé par Darwin.

Down House, la résidence de Darwin. Eau forte anonyme.



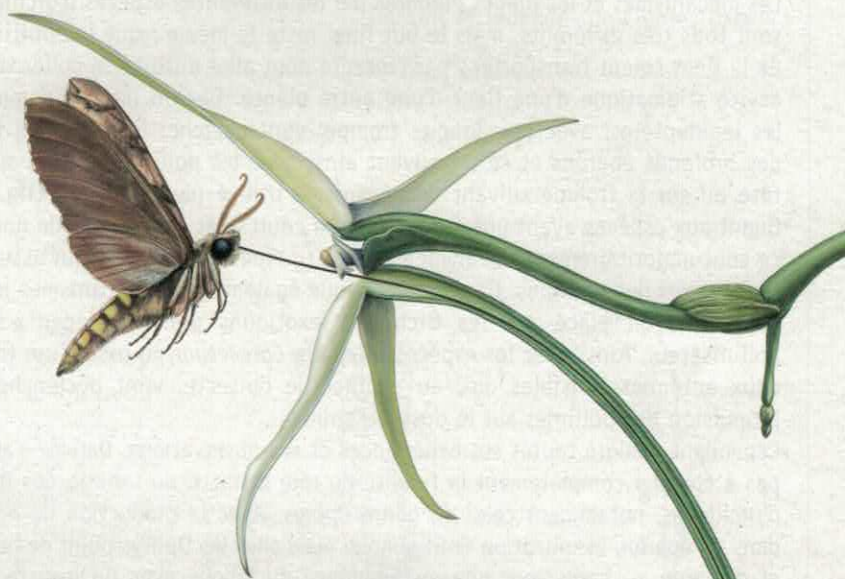
Le naturaliste termine son livre avec la phrase suivante : « Ne devons-nous pas admettre comme probable [...] que les alliances entre parents ont quelque chose de nuisible, que quelque grand avantage inconnu résulte de l'union entre individus séparés pendant de nombreuses générations ? »

Les « unions légitimes »

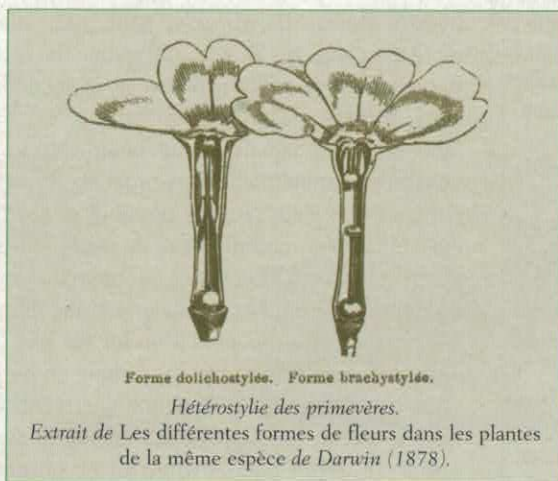
Ce questionnement sur l'intérêt de la fécondation croisée dans le processus évolutif trouve sa véritable réponse dans deux ouvrages que publie ensuite Darwin. Le premier, intitulé *Les effets de la fécondation croisée et de la fécondation directe dans le règne végétal* (sorti en 1876), est un complément technique de la monographie sur la fécondation croisée des orchidées. Darwin a élargi son étude à d'autres familles végétales et il relate très soigneusement dans cet ouvrage les expériences de croisement qu'il a réalisées sur 2177 plantes appartenant à 57 espèces et 52 genres différents. Les résultats obtenus montrent les avantages de la fécondation croisée sur l'autofécondation : les descendants ont une croissance plus rapide, sont plus vigoureux et plus féconds. Ces « unions légitimes » comme les appellent Darwin, c'est-à-dire non « incestueuses » puisque se produisant entre individus différents, sont souvent favorisées par un dimorphisme floral. Un aspect important qui est développé l'année suivante dans l'ouvrage intitulé *Les différentes formes de fleurs dans les plantes de la même espèce*. L'exemple le plus connu présenté dans ce livre est celui des fleurs de primevères. Au sein d'une même espèce, en l'occurrence *Primula vera*, coexistent deux populations différant par la forme de leurs organes reproducteurs : l'une a un style court et ses étamines, fixées en haut de la corolle, sont les seules directement visibles (formes brachystylées ou brévistylées), l'autre a ses étamines fixées à la base de la corolle et un long style avec un stigmate visible (formes dolichostylées ou longistylées). D'autres différences accompagnent cette hétérostylie : les formes brévistylées ont de gros grains de pollen et de petites papilles stigmatiques et c'est l'inverse pour les formes



L'étoile de Madagascar, *Angraecum sesquipedale*.
Extrait de *Orchids and how to grow them in India and other tropical climates* de Samuel Jennings (1875).



Le sphinx *Xanthopan morgani praedicta* et l'étoile de Madagascar *Angraecum sesquipedale* par Emily Damstra pour the Smithsonian Institution (2009).



Forme dolichostylée. Forme brachystylée.
Hétérostylie des primevères.
Extrait de *Les différentes formes de fleurs dans les plantes de la même espèce* de Darwin (1878).

longistylées. Ces dissemblances rendent impossible l'autofécondation et sont, selon Darwin, une preuve évidente d'adaptation à la fécondation croisée. Il écrira plus tard sur cette interprétation de l'hétérostylie des primevères : « Rien au cours de ma vie scientifique ne m'a probablement donné autant de satisfaction que d'établir la signification de la structure de ces plantes. »

Les insectes pollinisateurs participant à ces

« unions légitimes », Darwin rejette l'idée selon laquelle la beauté des fleurs est gratuite et qu'elle est l'œuvre d'un Créateur. Il suppose qu'elles « sont devenues belles pour faire contraste avec les feuilles vertes, de façon à ce que les insectes puissent les apercevoir facilement ». Il étaye son propos en précisant que les fleurs pollinisées par le vent « n'ont jamais une corolle revêtue de brillantes couleurs ».

De la fécondation des Orchidées par les insectes et des bons résultats du croisement par Darwin (1862)

Le rôle des insectes dans l'autofécondation des Orchidées avait été soupçonné en 1793 par Sprengel ; le génie de Darwin est d'avoir démontré de manière concrète que les insectes assurent, en fait, une fécondation croisée. Les mécanismes et les pièges élaborés par les différentes espèces d'orchidées sont tous très différents, mais le but final reste le même : que les pollinies de la fleur soient transportées par l'insecte pour aller ensuite se coller sur la cavité stigmatique d'une fleur d'une autre plante. Darwin montre comment les lépidoptères, avec leur longue trompe, vont chercher le nectar au fond des profonds éperons et se retrouvent ainsi avec les pollinies collées sur la tête ou sur la trompe suivant le mécanisme utilisé par l'Orchidée (fig. 1).

Quant aux espèces ayant une fleur à éperon court avec peu ou pas de nectar, ce sont majoritairement des hyménoptères (guêpes ou abeilles) qui assurent le transport des pollinies. Darwin décortique également les mécanismes ingénieux mis en place par les Orchidées exotiques pour « piéger » leur pollinisateur. Ainsi chez les espèces du genre *Catasetum*, le **rostellum** forme deux antennes sensibles qui, au contact de l'insecte, vont déclencher la propulsion des pollinies sur le dos de l'animal.

Cependant, malgré toutes ses expériences et ses observations, Darwin n'arrive pas à élucider complètement la finalité du rôle attractif du **labelle** des fleurs d'Orchidées, notamment celui du genre *Ophrys*. Avec la production de nectar dans un éperon, l'explication était simple, mais chez les *Ophrys* point de nectar et d'éperon... simplement une ressemblance du labelle avec un insecte. Les botanistes ayant décrit les espèces de ce genre avaient remarqué cette imitation, d'où les noms d'*Ophrys* bourdon, abeille, guêpe, bombyx, mouche, araignée. Certains pensaient même que l'*Ophrys* abeille (*O. apifera*, fig. 2) imitait cet insecte afin de dissuader l'approche d'autres hyménoptères. Darwin n'y croit pas, mais reste perplexe sur le cas particulier de cette fleur qui est la seule à pratiquer la fécondation directe (l'autopollinisation) et sur laquelle il n'a jamais vu de pollinisateur. Il constate néanmoins que les organes permettant la fécondation croisée ne sont pas avortés et il suppose que celle-ci reste possible et surtout profitable à l'espèce. La même interrogation, sur l'existence d'un pollinisateur, se pose à lui pour l'*Ophrys* mouche (*O. insectifera*) sur lequel il n'a jamais observé d'insectes et qui possède très peu de fruits en fin de saison par rapport au nombre de fleurs développées. Après une étude de plusieurs années, il s'interroge : « Pourquoi se couvre-t-elle de tant de fleurs, s'il ne lui est pas utile de produire plus de graines ? Sans doute, il y a dans le mécanisme de sa vie quelque chose que nous ne pouvons saisir. » Il faudra attendre 1916 pour que Corveon et Pouyanne décrivent le phénomène de pseudo-copulation et révèlent ainsi que le labelle des *Ophrys* est un leurre sexuel pour les hyménoptères mâles (le mystère reste entier sur le fait que Darwin n'ait pu observer ces pollinisateurs).

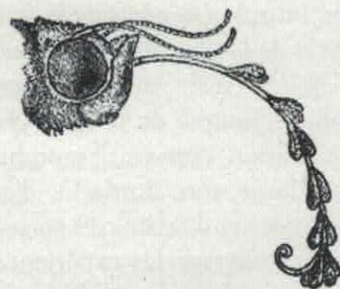


Fig. 1, Tête et trompe d'un *Acontia luctuosa*, avec sept paires de pollinies d'*Orchis pyramidalis* attachées à la trompe.

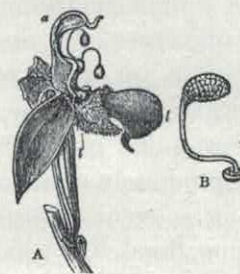


Fig. 2, *Ophrys apifera*, ou ophrys abeille.

a. anthère ll. labellum
 A. Vue latérale de la fleur, le sépale et les deux pétales supérieurs étant enlevés. Une pollinie, dont le disque est encore dans le rostellum, est figurée au moment où elle tombe de sa loge ; l'autre, dont la chute est presque terminée, regarde déjà la surface cachée du stigmate.
 B. Pollinie dans la position qu'elle occupe dans sa loge.

- **pollinie** : n. f., masse pollinique constituée de milliers de grains de pollen liés entre eux par des filaments se prolongeant vers le rostellum.

- **rostellum** : n. m., saillie faisant barrière entre la cavité stigmatique et les pollinies, empêchant ainsi l'autofécondation. Il sécrète un liquide visqueux qui retient les pollinies.

- **labelle** : n.m., un des trois pétales développé et attractif pour le pollinisateur.

Le dernier chapitre du livre est important car il apporte d'autres arguments sur l'existence d'une évolution des espèces. Il est consacré aux homologues des organes des fleurs d'Orchidées. Celles-ci, comme toute monocotylédone, sont basées sur le type trois : 3 sépales, 3 pétales, 6 anthères placées sur 2 rangs et 3 carpelles. Ces 15 organes sont disposés par trois sur 5 verticilles alternes. Chez les Orchidées, plusieurs de ces organes fusionnent pour donner des structures uniques. Darwin, en étudiant les fleurs de pratiquement tous les genres d'Orchidées, va suivre les vaisseaux conducteurs de sève et montrer les homologues, les rôles et les fonctions de tous les éléments floraux. Ce travail, nécessitant des jours et des mois de dissections minutieuses, montre sa grande qualité de botaniste observateur et expérimenté.

L'examen des différentes Orchidées lui permet de montrer les transitions et comment le rapprochement pollinies-rostellum (et sa poche visqueuse) donne un avantage décisif pour la reproduction de ces plantes.

Les convictions de Darwin sur l'existence d'une évolution des

espèces sont clairement énoncées dans les dernières pages du livre : « Plus j'étudie la nature, plus je suis frappé avec une force toujours croissante par cette conclusion : En produisant dans chaque partie des variations accidentelles légères, mais très diverses, et en recueillant et accroissant par sélection naturelle celles de ces variations qui sont avantageuses à l'organisme, dans les conditions d'existence complexes et toujours changeantes où il peut se trouver, la nature réalise à la longue des combinaisons admirablement appropriées les unes aux autres et à leur but ; et ces combinaisons surpassent incomparablement toutes celles que l'imagination la plus fertile, l'homme le plus ingénieux, pourrait inventer dans une période de temps illimitée. » Tout est dit !

L'édition française de 1870 est encore plus intéressante car elle a été enrichie par Darwin avec des compléments de recherches faites par lui ou d'autres botanistes.

Francis DABONNEVILLE,

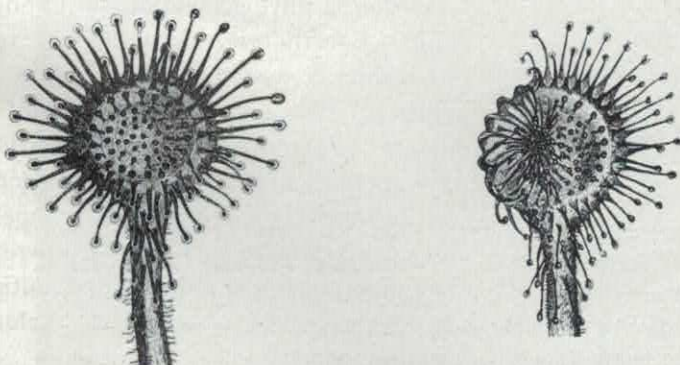
président de la Société française d'orchidophilie-Languedoc

Dessins et légendes de Charles DARWIN

Les analogies entre règnes végétal et animal

Pour conforter sa théorie évolutive et l'existence d'une parenté entre tous les êtres vivants, un des arguments mis en avant par Darwin est celui des ressemblances entre les végétaux et les animaux, deux mondes qui semblent pourtant, *a priori*, bien distincts. Comme les animaux, les plantes peuvent se mouvoir : c'est le sujet que Darwin développe dans deux de ses ouvrages, *Les mouvements et les habitudes des plantes grimpantes* publié en 1865 et *La faculté motrice dans les Plantes*, écrit en collaboration avec son fils Francis et sorti en 1880 (voir l'article sur les plantes grimpantes dans ce numéro).

Avec son livre sur *Les plantes insectivores* (1875), Darwin élargit ses comparaisons entre les deux règnes à la fonction de nutrition. À l'instar des animaux prédateurs, certaines plantes bougent pour se nourrir et attraper des insectes. Le naturaliste étudie ce pouvoir de prédation sur *Drosera rotundifolia*, le rossolis à feuilles rondes,



Mouvement des poils glanduleux des feuilles de droséras. Extrait de *Les plantes insectivores* de Darwin (1877).



Droséras extraits de *Das Pflanzenreich*, Ernst Gilg, Karl Schumann (1900).



Redouté pinx.

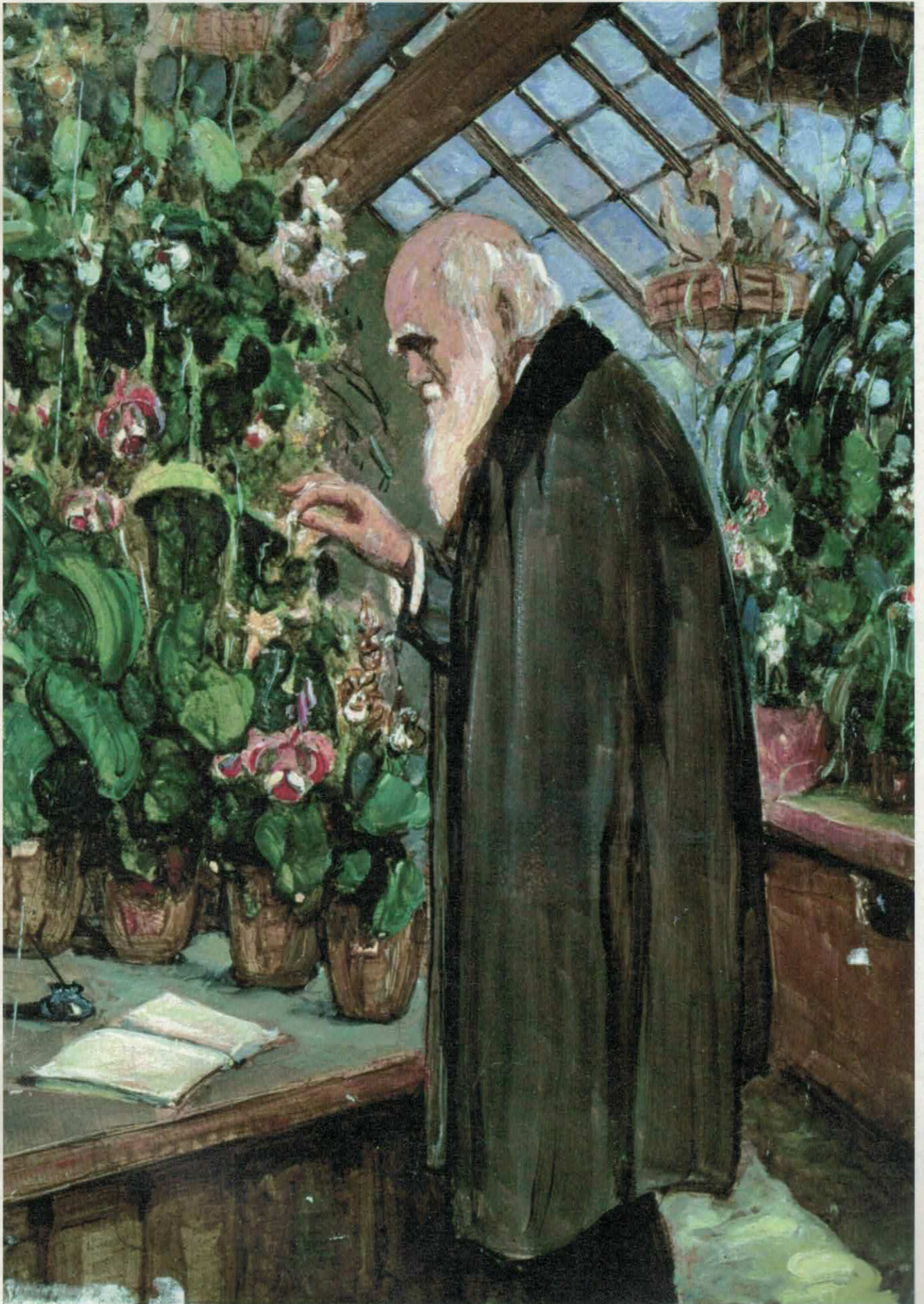
Dionaea muscipula. Planche de P.-J. Redouté (1759-1840).

auquel il consacre plus de la moitié de son livre. Il observe et expérimente avec méthodologie, dénombre les insectes capturés par les poils glanduleux qui recouvrent les feuilles, analyse les sécrétions de ces poils, étudie leur excitabilité et leurs réactions à diverses substances (infusion de viande crue, décoction de brins d'herbe...), examine le pouvoir de digestion des sécrétions. Il conclut cette étude détaillée en écrivant : « ...le ferment du *Droséra* ressemble beaucoup à la pepsine des animaux ou il est identique avec elle ». L'analogie entre les deux règnes est encore plus flagrante avec la dionée attrape-mouche, *Dionaea muscipula*, à laquelle il réserve un chapitre de son livre : cette plante insectivore, originaire des marais de la Caroline (USA), possède des feuilles-pièges qui se referment sur les proies comme des mâchoires.

Pour le naturaliste, l'existence de plantes insectivores est une nouvelle preuve de l'adaptation des êtres vivants à leur environnement ; au sujet du droséra, il écrit : « La plante, devenue insectivore, s'est adaptée au milieu très pauvre en substances nutritives dans lequel elle vit, la tourbière ».

Darwin a présenté deux fois sa candidature à la section zoologique de l'Académie des sciences, en vain ; c'est la section botanique qui reconnaîtra les mérites du naturaliste en l'acceptant comme membre quatre ans avant sa mort.

Les études minutieuses menées par le naturaliste sur les relations des végétaux avec leur environnement ont ouvert la porte à de nouvelles disciplines comme l'écologie, la phytogéographie ou la phylogénie. La théorie darwinienne rend intelligible la systématique végétale, lui donne un sens nouveau en dévoilant les relations de parenté existant entre les différents groupes botaniques et en suggérant une histoire évolutive de ces groupes à partir d'un ancêtre commun. L'œuvre de Darwin a transformé la botanique, initialement descriptive, en une science évolutionniste. ■



Darwin âgé, devant ses fleurs, dans la serre chauffée de Down House. Aquarelle de John Collier (1881).