

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

L'ACTIVITÉ DES PLANTES : UNE FORME D'INTELLIGENCE VÉGÉTALE ?

MÉMOIRE
PRÉSENTÉ
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN PHILOSOPHIE

PAR
LAURA PELLAT MEININGER

JUILLET 2021

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.04-2020). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

REMERCIEMENTS

Je l'ai ressenti et entendu de la part de mes homologues : la rédaction d'un mémoire de recherche est le travail solitaire d'un esprit isolé. Or, je sais bien que cela n'est pas tout à fait véridique, car sans l'appui de personnes chères et averties, cette réalisation n'aurait pas été possible sous la forme qu'elle revêt aujourd'hui.

J'adresse de profonds remerciements à mon directeur de mémoire, M. MALATERRE, pour m'avoir permis de travailler sur un sujet aussi passionnant. Je vous suis particulièrement reconnaissante pour la confiance que vous m'avez accordée et les moyens que vous avez mis à ma disposition pour la réalisation de ce travail. C'est toujours avec une écoute bienveillante que j'ai été accueillie et orientée par des conseils avérés vers des chemins de réflexion plus judicieux les uns que les autres. Durant ces années, la constance de votre pédagogie a inspiré l'acuité de mon travail et votre compréhension a su préserver ma détermination des aléas de la rédaction.

J'adresse ma gratitude aux membres du jury, M. FAUCHER et M. DANYLUK, qui m'ont apporté leurs retours constructifs et rigoureux avec lesquels j'ai pu investir mon analyse dans des domaines ardues et complémentaires.

Je remercie également toute l'équipe pédagogique des départements de Philosophie et de Biologie de l'Université du Québec à Montréal qui ont soutenu mon travail en maintenant un cadre propice à l'esprit critique et à l'interdisciplinarité.

Je tiens aussi à nommer les professeur.es, d'ici et d'ailleurs, qui ont su me transmettre leur amour de la philosophie par leurs discours enflammés et leur passion assidue : M. BUCCHIONI, M. GILI, Mme KOCH et Mme LEYDET.

Je témoigne ma sollicitude aux membres de ma famille, éminemment à ma mère, Mme MEININGER, qui a su trouver les mots justes dans les moments les plus difficiles en suscitant ma volonté et m'apportant son regard critique inestimable.

J'aimerais également remercier Mme ARNAL pour sa précieuse affection et son regard lucide, ainsi que Mme GOUBAND, M. DOYON et M. PELISSIER. Je les remercie tous les quatre pour leurs relectures et leurs corrections des parties qui furent pour moi les plus périlleuses dans la rédaction de ce mémoire.

J'exprime ma profonde gratitude à Mme LAVOIE-LACHAPELLE et Mme HERNÁNDEZ MANRIQUE qui m'ont apportée consolation et solidarité au quotidien me donnant ainsi le courage d'accomplir mon étude dans les meilleures dispositions d'esprit.

Enfin, je présente mes sincères remerciements à toutes les personnes qui ont su, contre vents et marées, m'accompagner et me seconder par leurs regards curieux et leurs questions innocentes soulevant parfois des pistes insoupçonnées : Mme LEVESQUE, M. MANACH et Mme ZIMMERMANN.

À tous ces êtres, je témoigne ma plus authentique gratitude et mes respects, pour la fraîcheur de votre compagnie et votre aide inconditionnelle qui m'ont donné la force de poursuivre avec ferveur.

Mon accomplissement est nôtre.

TABLE DES MATIÈRES

LISTE DES FIGURES	vi
LISTE DES TABLEAUX.....	vii
RÉSUMÉ.....	viii
INTRODUCTION.....	1
CHAPITRE I. L'INTELLIGENCE VÉGÉTALE : UNE DÉCOUVERTE ÉPISTÉMOLOGIQUE.....	11
<u>1.1 Qu'est-ce que le végétal ?</u>	11
1.1.1 Le végétal dans la classification scientifique du vivant.....	12
1.1.2 Quelques caractéristiques des végétaux.....	17
<u>1.2 L'émergence du concept d'intelligence végétale</u>	19
1.2.1 La croissance et le développement.....	19
1.2.2 Une sensibilité végétale.....	21
1.2.3 La plasticité phénotypique.....	25
<u>1.3 L'intelligence végétale : objet contemporain de controverses</u>	27
1.3.1 Le débat entre Trewavas et Firn.....	28
1.3.2 L'intelligence et la neurobiologie des plantes.....	39
1.3.3 La guerre cognitive.....	44
1.3.4 Vers une nouvelle définition de l'intelligence végétale.....	54
CHAPITRE II. L'INTELLIGENCE : UN CONTINUUM MULTIDIMENSIONNEL.....	59
<u>2.1 Les définitions de l'intelligence</u>	60
2.1.1 Les intelligences humaines : le système cognitif.....	60
2.1.2 Les intelligences animales.....	65

2.2 <u>L'intelligence : un continuum multidimensionnel</u>	69
2.2.1 Les comportements.....	70
2.2.2 La mémoire.....	74
2.2.3 Les processus d'apprentissage.....	80
2.2.4 Les différentes formes de communication.....	86
CHAPITRE III. DU COMPORTEMENT À L'INTELLIGENCE	
VÉGÉTALE.....	91
3.1 <u>La variabilité comportementale des végétaux</u>	92
3.1.1 Étude graduelle du comportement végétal.....	92
3.1.2 La graduation des comportements inter-espèces.....	103
3.2 <u>Les formes de mémoires végétales</u>	104
3.2.1 La mémoire végétale à « court terme ».....	105
3.2.2 La mémoire végétale à « long terme ».....	106
3.2.3 La graduation inter-espèces entre les mémoires	114
3.3 <u>Les processus d'apprentissage chez les végétaux</u>	116
3.3.1 Les processus non-associatifs.....	117
3.3.2 Les processus associatifs.....	118
3.3.3 La graduation inter-espèces des apprentissages	121
3.4 <u>Les formes de communications végétales</u>	122
3.4.1 Les voies aériennes.....	122
3.4.2 Les voies souterraines.....	127
3.4.3 La graduation inter-espèces des modes de communication.....	132
3.5 <u>L'intelligence végétale : considérations et continuum multidimensionnel</u>	134
CONCLUSION.....	
CONCLUSION.....	140
ANNEXES.....	149
BIBLIOGRAPHIE.....	153

LISTES DES FIGURES

1.1 Plante de <i>Mimosa pudica</i> dont certaines folioles sont en mouvement de rétractation.....	2
1.2 Classification phylogénétique du vivant.....	14
1.3 Répartition des divers groupes d'algues et de végétaux.....	15
2.1 Schéma des étapes de communication.....	87
3.1 Mise en évidence d'une mémoire végétale sous forme de stockage et de rappel de l'information.....	109
3.2 Schéma conceptuel du fonctionnement de la mémoire végétale morphogénétique.....	113
3.3 Schéma des relations entre les groupes de volatiles induits par les dégâts des tissus.....	126
3.4 Schéma documenté des ressources et des signaux échangés à travers le réseau mycorhizien qui montre le transfert de molécules entre un émetteur et un récepteur.....	130

LISTES DES TABLEAUX

1.1 Modèle des étapes et des processus de la communication cellulaire végétale.....	41
3.1 Exemples de comportements chez les plantes, leurs causes et leurs conséquences.....	102

RÉSUMÉ

Dans cette recherche, nous analysons l'intelligence végétale en identifiant les enjeux soulevés par ce concept et en proposant une définition de travail de l'intelligence en termes de continuum multidimensionnel. Par le biais d'une approche pluridisciplinaire, nous déterminons tout d'abord les caractéristiques principales des plantes et étudions certaines capacités qui ont conduit à poser le concept d'intelligence végétale. Nous présentons alors les débats épistémologiques ainsi que les désaccords sur l'usage sémantique du concept d'intelligence dans le domaine de la biologie végétale. Ensuite, nous explorons les vastes définitions de l'intelligence d'un point de vue historique, philosophique et cognitif pour attester de sa gradation. Nous proposons une définition de travail de l'intelligence en termes de continuum multidimensionnel dont nous détaillons les fonctions et manifestations. Enfin, nous appliquons cette définition à l'activités des plantes pour clarifier la forme et le degré d'intelligence de ces êtres vivants.

Mots clés : intelligence végétale, processus adaptatifs, comportements des plantes, intelligence, cognition minimale, neurobiologie des plantes.

ABSTRACT

In this study, we aim to determine the relevant aspects of the concept of vegetal intelligence, and we suggest a more profound definition which calls for a gradual reading of it. Based on a multidisciplinary approach, we spell out our view of the vegetal world as well as the particular traits which define its intelligence. Then, we lay out the debates surrounding the epistemic consequences and semantic usage of the concept of 'intelligence' as applied to vegetal life. This way, we dig into various definitions of 'intelligence' from a historical, philosophical and cognitive perspective and we insist on the need for a gradual reading of intelligence. Thus, we offer a definition of 'intelligence' construed as a multidimensional continuum of which we detail the functions and aspects. Finally, we apply the revised definition of intelligence to vegetal life and express it in terms of pattern and degree. This gradual definition concurs with findings in the fields of vegetal neurobiology and cognition studies.

Key words : vegetal intelligence, adaptative process, plant behavior, intelligence, minimal cognition, plant neurobiology

INTRODUCTION

Jusqu'à présent, il revenait plutôt à des amateurs quelque peu ésotériques de tenir des raisonnements sur la matière grise et les sentiments des plantes, ou encore aux agriculteurs et aux consommateurs des fermes Demeter, inspirés par l'anthroposophie, qui attribuent des vertus particulières à leurs légumes cultivés en biodynamie¹. Mais les scientifiques s'y mettent également : « nous avons toujours sous-estimé les plantes – et nous continuons à le faire. » (Chamovitz 2014, p. 10-11)

La *Mimosa pudica* est une légumineuse appartenant à la famille des Fabaceae. Plante rampante originaire d'Amérique tropicale et centrale elle est connue sous plusieurs noms dont la Sensitive ou la Trompe mort. Cette plante à fleur est pourvue de feuilles alternes, composées et bipennées. Les folioles² sont opposées. À la base de chaque foliole, on trouve des renflements, appelés pulvinus qui sont gonflés d'eau. Épineuse à l'âge adulte, la *Mimosa pudica* se fait connaître à travers le monde, reconnue et étudiée pour ses deux types de mouvements.

Le premier mouvement est la rétractation de toutes les folioles de la plante pendant la nuit. Ce mouvement lent constitue l'état de veille ou de sommeil de la plante. La *Mimosa pudica* referme, pense-t-on, ses folioles pour se défendre contre les prédateurs nocturnes.

¹ Une chaîne de collines situées au sud-ouest d'Édimbourg (N.D.T)

² Petites feuilles qui forment la feuille composée.

Figure 1.1 : Plante de *Mimosa pudica* dont certaines folioles sont en mouvement de rétractation, image du site <https://www.sciencesetavenir.fr/>



Le second mouvement est une rétractation rapide en réaction à un ou plusieurs stimuli du toucher. Ce mouvement est une réponse directe des folioles à une sensation. L'intensité du mouvement, par exemple le nombre de folioles, de pétioles³ ou de feuilles affectées, est relative à la force, la durée et le type de stimulus. Il est possible que toute la plante se renferme sur elle-même à la suite d'un choc violent par exemple.

Ce mouvement est à l'origine de la célébrité de celle que l'on appellera la « Sensitive » (Bert 1867). Observable à l'œil nu, ce mouvement révèle que cette plante est capable de répondre à un stimulus, considéré comme un potentiel danger en se protégeant grâce au repliement de ses tissus et parties. La rétractation des feuilles alternes se nomme la thigmonastie en botanique. Elle se réalise grâce aux cellules excitables situées dans les feuilles et les folioles, qui réagissent aux stimuli biotiques et abiotiques, comme le toucher, le vent ou l'attaque d'insectes. Ces cellules génèrent un signal électrique qui se dirige vers le renflement (pulvinus), situé à la base des folioles (Volkov et al. 2010).

Dans le pulvinus, le signal provoque un transfert d'eau et d'ions. Les pulvinus sont formés par des cellules capables de modifier leur gonflement, en faisant varier la concentration de solutés dans leurs tissus.

³ Partie rétrécie du bout de certaines feuilles vers la tige.

Pour que le mouvement se réalise, les cellules situées du côté inverse au pétiole gonflent. Tandis que les cellules de l'autre côté dégonflent, créant le repli mécanique des folioles le long du pétiole. Le mouvement des feuilles se déroule en deux temps.

D'abord les folioles touchées se replient à une vitesse d'environ 2 mètres par minute. Puis, en fonction de la force du stimulus, les autres feuilles affectées se rétractent en environ 50 centimètres par minute. La plante a besoin de plusieurs minutes pour déployer à nouveau ses feuilles.

Cet exemple explique entre autres quelle forme peut prendre la sensibilité végétale. Le mouvement de la *Mimosa pudica* semble similaire à certains comportements que l'on observe dans le règne animal. Par exemple, nous pouvons le comparer à la réaction de l'escargot qui se retire dans sa coquille dès qu'il perçoit un stimulus non identifié ou à celui de la tortue qui se protège d'un danger en s'abritant sous sa carapace. Les points communs entre ces mouvements sont l'aspect réflexe, la rapidité et la répétition. Que ce soit chez l'escargot ou chez la *Mimosa pudica*, la rétractation se réalise de manière mécanique et systématique. Le mouvement s'effectue dans l'instant et avec régularité. Les stimuli du toucher induisent la rétractation des feuilles ou du corps de l'animal. Les hypothèses scientifiques émises pour expliquer ces mouvements sont similaires dans les deux cas. Ils seraient des techniques de défenses contre les menaces extérieures.

Nous savons aussi que les animaux, tels que l'escargot ou la tortue adaptent leurs comportements en fonction du stimulus. Par exemple, la tortue distingue la pluie d'un jet de pierre. Elle ne réagira pas de la même façon en fonction de l'élément identifié, notamment grâce à des mécanismes d'apprentissage, de mémorisation et/ou de perception. Son comportement se modifie et s'adapte. Un phénomène similaire se produit chez la *Mimosa pudica*.

En effet, certains chercheurs ont étudié les mécanismes d'apprentissage chez les végétaux (Gagliano et al. 2014; T. Trewhavas 2016; Thellier 2015), par l'observation des changements métaboliques, physiologiques ou comportementaux.

Par exemple, Holmes et Gruenberg (1965) ont réalisé un test sur le processus d'« habitude »⁴ chez la *Mimosa pudica*, à l'aide de deux stimuli différents. Le premier stimulus répété à plusieurs reprises dans l'expérience d'Holmes et Gruenberg est une goutte d'eau qui tombe à intervalle régulier sur la même foliole. Au début de l'expérience, chaque fois que la plante perçoit le stimulus de la goutte d'eau, la foliole se referme. Au bout d'un certain temps, la plante s'habitue au stimulus et la foliole ne répond plus, elle reste ouverte. Une fois que la plante a atteint ce stade, l'expérimentateur introduit un second stimulus, le toucher du doigt. Lorsque le chercheur touche la foliole avec son doigt cela provoque de nouveau sa fermeture immédiate.

Il ressort trois faits importants de cette expérience sur l'habitude. Premièrement, le fait que la foliole ne réponde plus au stimulus de la goutte d'eau n'est pas dû à une fatigue, sinon elle ne répondrait pas non plus au second stimulus. Les expérimentateurs ont réussi à évacuer le problème de la fatigue, vecteur d'erreur dans ce type d'expérience.

Deuxièmement, ils ont pu en déduire que la plante est capable d'apprendre par accoutumance. La *Mimosa* s'est habituée à la répétition du premier stimulus, identifié comme inoffensif. Ce phénomène serait expliqué par un mécanisme d'apprentissage non-associatif qui provoque l'arrêt de la réponse métabolique. Troisièmement, cette expérience révèle que la plante est capable de distinguer plusieurs types de stimuli.

⁴ L'habitude, appelée aussi accoutumance, est un apprentissage non-associatif qui désigne la diminution ou l'arrêt des réponses face à des stimuli répétés plusieurs fois. Elle ne produit pas une nouvelle réponse mais induit une baisse des réponses existantes. Nous décrirons plus en détails ce processus dans le chapitre II.

Elle sent que la stimulation de la goutte d'eau n'est pas la même que celle du toucher du doigt. Dans le cas contraire, elle n'aurait pas réagi au stimulus du toucher. La *Mimosa pudica* est donc capable de discrimination. Gagliano (2014) a réalisé des expériences similaires avec des techniques contrôlées et ses résultats confirment ceux obtenus par Holmes et Gruenberg.

Cette plante révèle ainsi une complexité métabolique et fonctionnelle semblable à celle de certains animaux. D'autres expériences montrent que cette complexité n'est pas seulement l'apanage de la sensitive. Par exemple, Michel Thellier (2015) et ses collaborateurs décrivent une mémoire sous forme de stockage et de rappel des informations chez le *Bidens frondosa*, plante à fleur, de la famille des Asteraceae qui est capable d'enregistrer une information, sur une période indéterminée et de la rappeler le temps venu. Le rappel de l'information se réalise à travers entre autres une vague de calcium cytosolique. Et encore, la *Dionaea muscipula*, surnommée l'Attrape-mouche, est une plante carnivore qui démontre une sensibilité sophistiquée et détient un mécanisme d'apprentissage à court terme (Volkov, Adesina, et Jovanov 2007). La plupart des plantes de la lignée verte exprime une réponse active à la suite d'un stimulus. Tous ces exemples ainsi que d'autres que nous évoquerons dans le mémoire sont le début d'une longue liste concernant les capacités surprenantes des espèces végétales.

Nos recherches vont se concentrer sur la littérature consacrée à certains types d'activité des plantes et à ce que l'on nomme l'intelligence végétale. Comme nous l'avons vu, les plantes détiennent certaines capacités que l'on croyait réservées au règne animal. Néanmoins, la sensibilité, la mémoire, l'apprentissage, le comportement et même la communication sont de plus en plus souvent mobilisés au sujet des végétaux. Cependant, la présence de ces capacités est-elle suffisante pour conclure que les plantes sont « intelligentes ».

Au premier abord, la relation entre le concept d'intelligence et le végétal est paradoxale. L'intelligence est souvent caractérisée par le mouvement, le raisonnement logique et la faculté de comprendre. Elle est associée à la présence d'un système nerveux et d'un cerveau. Elle est une aptitude particulière qui qualifie la variabilité des comportements adaptatifs chez les humains et certains animaux. Par opposition, les végétaux n'ont ni système nerveux, ni cerveau. Ils sont considérés comme des êtres vivants génétiquement programmés, dépourvus d'esprit.

Le concept d'intelligence végétale est donc problématique au niveau des définitions des termes qui le composent. Ils semblent incompatibles ou opposés. Comment comprendre un concept qui allie raisonnement de l'esprit à des êtres vivants sans cervelle ? Est-il nécessaire d'avoir un cerveau pour être intelligent ? Même si aucun consensus existe sur la définition exacte de l'intelligence, nous savons que le comportement intelligent est observable à partir des réponses adaptées par les êtres vivants dans des situations précises. Par exemple, un enfant qui parvient à résoudre un problème mathématique manifeste un comportement intelligent. Ces comportements montrent que l'organisme est capable de se servir de ses apprentissages pour atteindre un objectif. Or, comme le montre l'exemple de la sensitive, certaines plantes réalisent ce type de phénomènes.

Ils garantissent notamment le développement, la reproduction et la survie de la plante. Certaines plantes possèdent même des processus d'apprentissage et une mémoire végétale. Ces observations nous conduisent à la question suivante ; est-ce que les plantes expriment une forme d'intelligence par leurs comportements et leurs capacités ?

Nous avons élaboré une approche pluridisciplinaire pour répondre aux trois sous-questions qui composent notre problématique de recherche. Tout d'abord, nous allons examiner (1) plusieurs articles scientifiques pour circonscrire le sujet d'étude.

En effet, pour répondre à la question centrale, il est nécessaire au préalable de préciser ce que l'on entend par « plante ». Qu'est ce qui définit une plante ? Quels sont les végétaux spécifiques qui sont pris en compte dans cette étude ? Colonisateurs endurcis, les végétaux constituent la plus grande partie de la biomasse terrestre. La vie végétale prend des formes diverses et variées. Il est important de comprendre quelles sont les caractéristiques principales du règne végétal afin de cibler notre analyse.

Pour répondre à notre problématique, un deuxième point nécessite notre attention, à savoir (2) celui de la définition du concept même d'intelligence. A travers les domaines complémentaires de la philosophie, la psychologie, les sciences cognitives et l'éthologie, nous allons étudier cette question.

L'intelligence est difficile à délimiter et à définir. Il existe de nombreuses discussions autour de ce concept, notamment concernant son contenu - ce qu'il qualifie - et sa nature - quelle(s) forme(s) il prend. Ce concept renvoie à plusieurs capacités – la cognition, le raisonnement, l'adaptation - qui permettent l'émergence de comportements sophistiqués. Dans la littérature, une définition *inclusive* et une définition *cognitive* s'opposent sur le sens de ce concept et sur son utilisation. Ainsi, l'emploi du terme « intelligence » à l'égard des plantes est remis en question par certains biologistes, au profit des termes de « computation » et « mécanisme » par exemple. En effet, le passif philosophique du concept d'intelligence conduit parfois à son remplacement, sans pour autant que cela aide à la résolution du problème qui nous occupe. L'idée est de savoir si les plantes possèdent certaines des capacités – que nous qualifions d'intelligentes- comparables à celles des êtres vivants dits « supérieurs », à savoir les animaux et les humains.

Nous proposerons une définition de travail de l'intelligence en termes de continuum multidimensionnel. Cette définition permet d'unifier les multiples interprétations par une lecture gradualiste des fonctions de l'intelligence.

Dans la mesure où les notions de comportement, de mémoire, d'apprentissage et de communication interviennent fréquemment dans les définitions de l'intelligence, il apparaît nécessaire d'analyser (3) dans quelle mesure elles sont susceptibles - ou pas - de s'appliquer aux plantes. Ce point est la troisième sous-question inhérente à notre problématique. Par exemple, comment peut-on définir une notion telle que le « comportement végétal » ? Le paradoxe de cette expression est dû au fait que les plantes sont des êtres vivants immobiles. Il semble ainsi inadéquat d'employer le terme « comportement » qui sous-entend la présence d'un mouvement ou d'une action. Cependant, les plantes évoluent grâce à des mouvements et des comportements propres à leur condition, comme le développement du réseau racinaire et la réponse métabolique à un stimulus.

De même se pose la question de savoir comment fonctionne leur mémoire. Quels sont les rouages de leurs mécanismes d'apprentissage ? Comment communiquent-elles ? Dans le contexte de cette étude, nous voulons savoir si les fonctions de l'intelligence qui sont incluses dans notre définition de travail apparaissent dans les activités végétales. Nous examinerons donc les découvertes contemporaines en biologie végétale qui décrivent les processus cellulaires, métaboliques et comportementaux qui peuvent potentiellement satisfaire les critères de l'intelligence.

Notre recherche est structurée en trois grands chapitres qui répondent aux interrogations précédentes. Dans le premier chapitre, nous explorons la définition du végétal. L'étude de la classification scientifique du vivant nous aide à introduire et définir sa caractéristique principale, à savoir la photosynthèse. Nous décrivons plus précisément la lignée verte ; le sous domaine dans lequel sont observés la plupart des phénomènes qui nous intéressent. Nous présentons ensuite certaines caractéristiques des plantes, le mouvement, la sensibilité et la plasticité phénotypique qui ont conduit les biologistes à employer le terme « intelligence » pour qualifier l'activités des plantes.

Nous présentons les controverses liées au concept d'intelligence végétale, en précisant les liens entre les différents domaines de la biologie végétale – cognition végétale et neurobiologie des plantes. Nous introduisons enfin une définition contemporaine du concept pour clore ce premier chapitre.

Nous proposons d'étudier le concept d'intelligence dans un deuxième chapitre. Tout d'abord, nous exposons la définition *exclusive* de l'intelligence en introduisant une description du système cognitif humain et de ses comportements. Puis, nous présentons la définition inclusive de l'intelligence à travers certaines études concernant l'intelligence animale.

Cette étape permet de faire ressortir des caractéristiques partagées par les différentes définitions. Sur cette base, nous proposons une définition de travail de l'intelligence en termes de continuum multidimensionnel. Plus spécifiquement, nous considérons les caractéristiques principales de l'intelligence, à savoir le comportement, la mémoire, l'apprentissage et la communication, comme des critères. Ces critères apparaissent dans les différentes définitions et se manifestent selon des degrés variables en fonction des entités et des situations. Nous proposons donc de les intégrer en un continuum multidimensionnel. Ce cadre conceptuel rend compte autant de la complexité que de l'étendue du concept d'intelligence.

Dans le troisième chapitre, nous appliquons notre cadre conceptuel aux plantes et à certaines de leurs activités. Nous étudions tour à tour si les plantes satisfont ou non, et de quelle façon, les quatre critères de l'intelligence : le comportement, la mémoire, l'apprentissage et la communication. Nous décrivons quelles formes prennent ces critères dans le monde végétal - lorsque cela est le cas - en donnant des exemples concrets.

Avec cette analyse, nous tenterons de définir un degré d'intelligence spécifique aux végétaux, que nous pourrions situer sur le continuum multidimensionnel de l'intelligence qui prend déjà en compte les animaux humains et non-humains⁵.

À l'issue de ces recherches, nous constaterons que la thèse selon laquelle les plantes possèdent des capacités intelligentes reçoit un soutien empirique. Les plantes de la lignée verte valident à des degrés variables les quatre critères de l'intelligence. Elles se situent en règle générale entre les unicellulaires qui démontrent un degré rudimentaire d'intelligence selon ces mêmes quatre critères et certains animaux qui détiennent un degré d'intelligence bien plus sophistiqué. La conclusion du mémoire sera l'occasion d'ouvrir la réflexion sur les nombreuses questions qu'il reste encore à explorer dans plusieurs domaines.

⁵ Par souci de légèreté et de clarté pour le lecteur, cette expression issue de l'éthique animale n'apparaîtra plus dans la suite de la rédaction. Je me contenterai de parler des humains et des animaux. Je tenais à préciser que je garde néanmoins à l'esprit cette distinction qui ne me paraît pas si éloignée des enjeux relatifs à notre sujet d'étude.

CHAPITRE I

L'INTELLIGENCE VÉGÉTALE : UNE DÉCOUVERTE ÉPISTÉMOLOGIQUE

Nous allons dans un premier temps définir la caractéristique principale des végétaux à savoir le processus de photosynthèse. Puis nous décrivons la composition de la lignée verte, sous-domaine auquel nous nous intéressons particulièrement dans nos recherches. Ensuite, nous proposons une approche historique du concept d'intelligence.

Enfin, nous allons exposer le contexte dans lequel le concept d'intelligence végétale est discuté. Nous mettons en évidence les différentes problématiques, notamment concernant l'usage littéral des termes intelligence, comportement, mémoire, apprentissage et cognition. Nous introduisons les deux positions scientifiques qui représentent les partisans de l'intelligence végétale, la cognition végétale et la neurobiologie des plantes ainsi que les détracteurs de ces nouveaux domaines biologiques.

1.1 Qu'est-ce que le végétal ?

L'étude de l'intelligence végétale implique une explication détaillée de ce que signifie le terme végétal⁶. La classification scientifique du vivant présente la spécificité du règne végétal, à savoir le processus de photosynthèse.

⁶ Je tiens à préciser par souci de clarté et pour éviter les répétitions, que j'emploie les termes « plante » et « végétal » comme des synonymes dans cet écrit.

Ainsi, cette classification énonce les caractéristiques de ce règne au niveau cellulaire et métabolique, aspect non négligeable dans l'étude de l'intelligence végétale, qui prend en compte la plupart des dynamiques à l'œuvre dans les plantes.

1.1.1 Le végétal dans la classification scientifique du vivant

L'ancienne classification à trois règnes, proposée par Linné (1806), positionnait les végétaux comme les êtres vivants les moins développés. Plus tard, Chatton (1925) publiait ses observations sur les différents systèmes d'organisation cellulaire. Il proposait une classification en deux domaines, les procaryotes et les eucaryotes. Les procaryotes sont des êtres vivants dont les cellules ne comportent pas de noyau.

Les recherches de Linné ainsi que le système d'organisation cellulaire de Chatton précèdent l'émergence de la classification scientifique traditionnelle du vivant. Cette classification se divise en trois domaines (archae, procaryote et eucaryote) et en six règnes qui partagent le monde vivant. Le domaine des eucaryotes réunit quatre règnes d'organismes unicellulaires et pluricellulaires : les protistes, les champignons, les plantes et les animaux.

Les eucaryotes, du grec *eu* qui signifie « vrai » et *karuon* « noyau » forment un domaine du vivant qui regroupe tous les organismes, unicellulaires et multicellulaires, dont les cellules ont un noyau et une double membrane. Cette structure cellulaire permet l'isolation et la protection de l'ADN. Les végétaux, comme les animaux, sont des organismes eucaryotes, ils sont constitués de cellules avec un vrai noyau.

Cependant, les végétaux présentent de nombreuses différences avec les animaux notamment au niveau cellulaire.

En effet, les cellules végétales, contrairement aux cellules animales, sont faites (1) d'une paroi rigide, composée de pectine et de cellulose (pectocellulose). Cette paroi est le lieu des échanges intercellulaires. La cellule végétale contient (2) une poche -la vacuole- permettant le stockage des nutriments. Enfin, elle est faite (3) d'organites cellulaires appelés des chloroplastes. Le chloroplaste appartient à la famille d'organites appelés les plastes et il se situe dans le cytoplasme des cellules photosynthétiques. Il possède trois systèmes de membranes qui sont appelés les thylakoïdes.

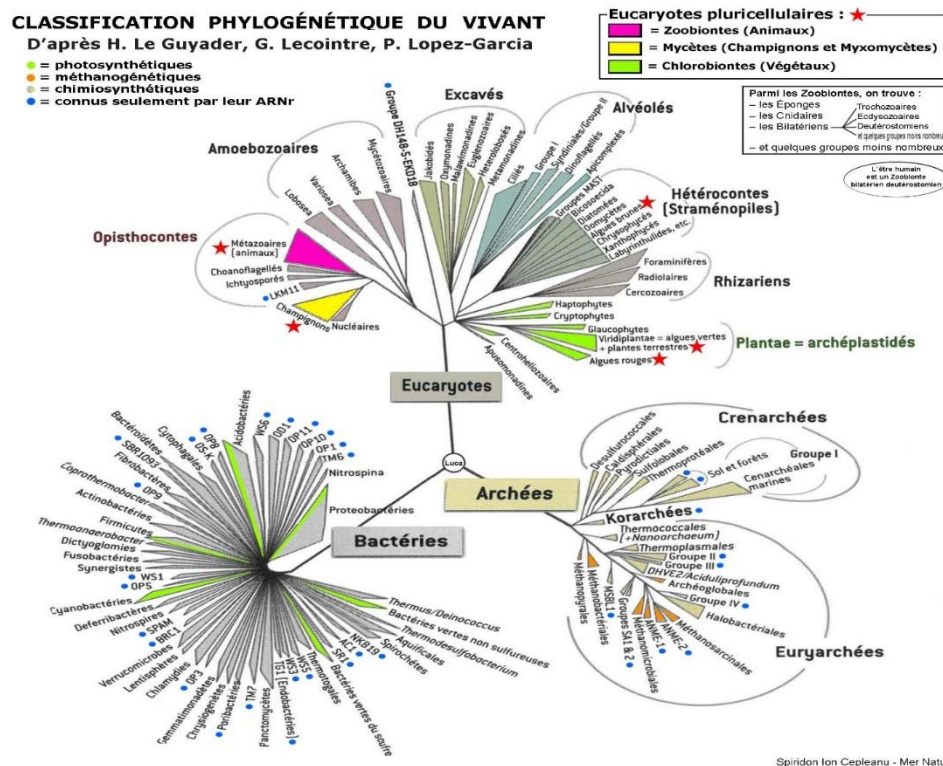
Ces membranes contiennent des pigments photosynthétiques qui rendent possible l'absorption de la lumière (Ruggiero et al. 2015a). La pectocellulose, la vacuole et le chloroplaste sont les trois caractéristiques qui différencient les plantes qui sont autotrophes (produisent elles-mêmes leur énergie organique) des animaux hétérotrophes (n'effectuent pas la synthèse de leur énergie). Les végétaux sont donc constitués de cellules eucaryotes dites photosynthétiques.

La photosynthèse, du grec *phos* qui signifie « lumière » et *synthesis*, « combinaison » est un processus bioénergétique (Voir Annexe A). La photosynthèse utilise l'énergie lumineuse, le dioxyde de carbone et l'eau pour synthétiser des glucides tout en produisant de l'oxygène. L'énergie stockée sous forme de glucide est utilisée pour la réalisation des processus cellulaires au sein de la plante. Ce processus synthétise de l'énergie organique à partir d'éléments minéraux et grâce à l'énergie lumineuse captée par les pigments photosynthétiques, ce qui confère aux végétaux la capacité d'autotrophie.

Je précise que les champignons ne sont pas compris comme éléments d'études dans mes recherches sur l'intelligence végétale. Ils ne sont pas intégrés au règne des plantes, leur structure cellulaire se situe entre celle des animaux et celle des végétaux. Nous pourrions certainement étendre cette étude aux champignons, ainsi qu'à certaines bactéries (Westerhoff et al. 2014; Roth 2015).

Cependant, dans ce mémoire nous voulons nous restreindre à l'étude des végétaux de la lignée verte et pour cette raison, aucun exemple scientifique ne portera sur l'étude approfondie des champignons.

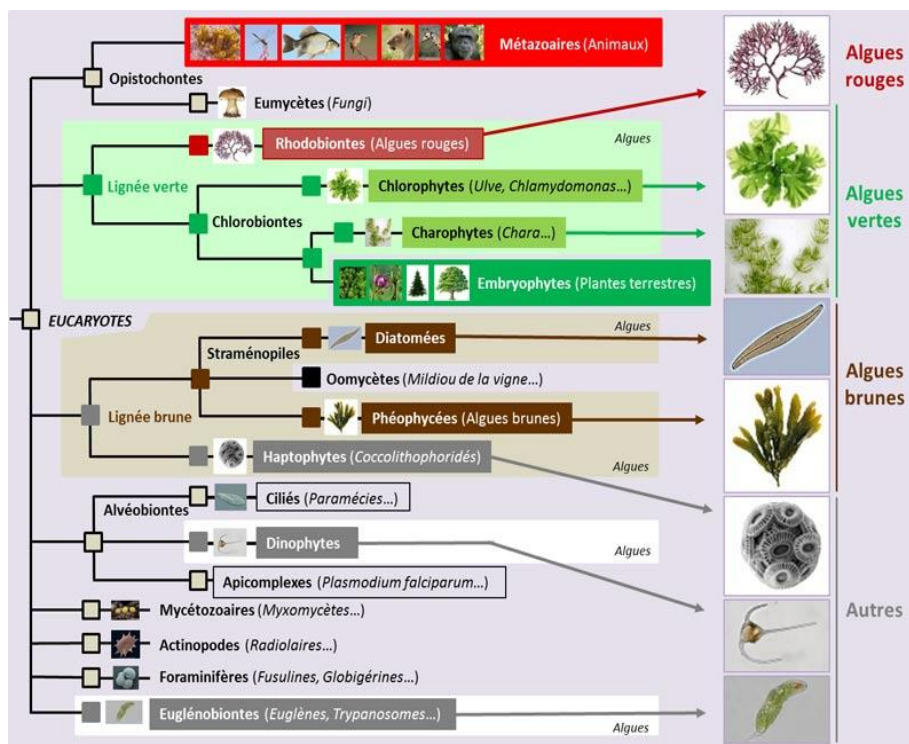
Figure 1.2 : Classification phylogénétique du vivant (Lecointre et Le Guyader 2006; López-García et Moreira 2008).



Comme l'illustre la classification ci-dessus (Fig. 1.2), en phylogénétique, il existe trois domaines, à savoir les bactéries, les archées et les eucaryotes. Chacun est composé de plusieurs branches qui représentent des taxons. Dans cette classification cladistique, les *plantea*, nommés *archéplastidés*, se répartissent en huit grands groupes : haptophytes, cryptophytes, glaucophytes, viridiplantae (algues vertes et plantes terrestres), les algues rouges, les centroheliotozoaires et les apusomonadines. Nous observons que dans le domaine des eucaryotes, les plantes sont les seuls êtres vivants photosynthétiques.

En revanche, certaines bactéries sont photosynthétiques⁷. En ce sens, le végétal est par définition le seul type d'organisme eucaryote photosynthétique (Lecointre et Le Guyader 2006).

Figure 1.3 : Répartition des divers groupes d'algues et de végétaux, d'après l'encyclopédie de l'environnement en ligne. (<https://www.encyclopedia-environnement.org/zoom/les-algues-et-leur-classification/>)



D'après la figure 1.3, la lignée verte (*viridiplantea*) regroupe les rhodobiontes (algues rouges) et les chlorobiontes qui comprennent les chlorophytes (algues vertes), les embryophytes (plantes terrestres) et les charophytes (autres algues vertes). La lignée verte est constituée de l'ensemble des organismes végétaux caractérisés par la présence de chlorophylle a et b⁸.

⁷ Les six bactéries, repérables par la couleur verte sont des organismes unicellulaires et photosynthétiques qui ne sont pas inclus dans le règne des végétaux.

⁸ La chlorophylle a est le pigment photosynthétique le plus répandu, il est présent chez toutes les espèces végétales aquatiques et terrestres. Elle absorbe fortement la lumière rouge et bleue. La chlorophylle b se

Les algues rouges forment un groupe distinct dans la lignée verte. Les algues brunes et les organismes unicellulaires chlorophylliens (alvéobiontes) appartiennent à des groupes évolutifs plus distants.

La plupart des végétaux compris dans la lignée verte sont pluricellulaires, mais on retrouve aussi certaines espèces unicellulaires notamment chez les algues vertes. Les algues vertes (chlorophytes et charophytes) ne se développent pas à moins de 15 mètres de profondeur. Leur organisation cellulaire est un thalle. Elles ont une structure simple avec une différenciation cellulaire peu développée et le plus souvent dépourvu d'organes spécifiques. Les algues vertes multicellulaires ont donc un nombre limité de cellule, cette spécificité est appelée l'état cénobial. Chez les algues cénobiales, les cellules du thalle sont assemblées de façon lâche et souple⁹.

Les algues rouges (rhodobiontes) sont un groupe majeur d'algues uniquement aquatiques et essentiellement marines, regroupant environ 7000 espèces d'une grande variété de formes et de tailles. Le pigment phycoérythrine leur confère leur couleur rouge et leur permet de se développer à des profondeurs allant jusqu'à 100 mètres, notamment grâce aux caroténoïdes et aux phycobiliprotéines, des pigments photosynthétiques hydrosolubles.

Le clade des plantes terrestres (embryophyte et trachéophyte) regroupe les bryophytes (hépatiques, anthocérotes et mousses), les lycopodes (plantes vivaces, racines dichotomiques), les géophytes (plantes vivaces à bulbes, rhizome ou tubercules) et les fougères qui incluent les plantes à graines dont les gymnospermes (conifères, cycas, ginkgos) et les angiospermes (plantes à fleurs et à fruits).

trouve chez ces mêmes espèces, à moindre teneur. De couleur jaune, elle absorbe principalement la lumière bleue et elle est plus soluble en milieu aqueux, que la chlorophylle a.

⁹ Les chlorophytes comprennent les algues vertes marines, les algues vertes d'eau douce, comme les cladophores, et les algues aériennes. Elles incluent aussi certains embryophytes dont les algues vertes adaptées à la vie terrestre. Les charophytes sont une division qui comprend environ 80 espèces, dont diverses algues et plantes vertes. Elles forment un groupe d'eucaryotes photosynthétiques actifs dont les organismes sont dotés de cellules à noyau.

L'appareil végétatif des plantes terrestres se constitue de tige, racine et feuilles (Lecointre et Le Guyader 2006; Ruggiero et al. 2015b). Les trachéophytes sont caractérisées par la présence de vaisseaux conducteurs : les phloèmes et xylèmes assurant la circulation de la sève. Les plantes terrestres se développent dans toutes les régions du monde et regroupent un nombre d'espèces et de variétés phénoménales, dont nous ne savons encore déterminer le nombre exact.

Le processus de photosynthèse ne concerne donc pas seulement les plantes terrestres, au contraire, il est responsable d'une grande diversité biologique et participe à la survie de nombreux organismes. C'est sur la lignée verte, et particulièrement chez les plantes terrestres que portent la grande majorité des travaux scientifiques qui s'interrogent sur le comportement des plantes et sur l'existence de certaines capacités fonctionnelles apparentées à l'intelligence. Ces études concernent donc une seule partie du végétal, sans pour autant que cela exclut la possibilité que toutes les lignées soient capables de comportements et de capacités particulières.

1.1.2 Quelques caractéristiques des végétaux

Une caractéristique secondaire semble se développer particulièrement bien chez les végétaux, il s'agit de la régénération cellulaire¹⁰. La régénération est une reformation d'une partie endommagée ou manquante d'un organe, grâce au tissu restant. Cette capacité joue un rôle dans les débats contemporains autour de l'intelligence végétale, notamment concernant le concept d'individu qui est associé à celui d'intelligence et qui sera contesté par certains biologistes avec un argument issu de la capacité de régénération cellulaire.

¹⁰ Cette caractéristique n'est pas typique aux végétaux. Les organes humains tels que le foie et la peau sont aussi capables de se régénérer. Cependant, chez les végétaux, elle est fortement développée.

En effet, grâce à la culture de cellules souches isolées, les chercheurs ont obtenus des résultats spectaculaires sur les aptitudes de régénération végétale (Menczel et al. 1982). Même endommagées à 80%, ces plantes forment des repousses et se régénèrent dans leur totalité. Certaines plantes de la lignée verte sont capables de se diviser et de se multiplier, ce qui complexifie l'usage du terme individu à leur égard comme nous le verrons lorsque nous étudierons les débats concernant la définition du concept d'intelligence végétale.

Une deuxième caractéristique qualifie l'état général de la plupart des végétaux et intervient dans les débats contemporains autour de l'intelligence végétale, il s'agit de l'immobilité. En effet, les plantes ne se déplacent pas dans l'espace. L'immobilité est liée à leur capacité d'autotrophie. Le déplacement spatial n'est d'aucune utilité pour leur croissance. Les plantes autotrophes n'ont pas besoin d'être mobiles pour survivre. Elles forment donc un lien différent à leur environnement que les êtres vivants capables de se mouvoir. Par exemple, les arbres développent leurs racines à plusieurs mètres en dessous de la terre. Ce réseau racinaire explore et envahit les sols à la recherche de nutriments. La croissance d'une plante dépend en majorité de l'étendu du réseau racinaire ainsi que de la richesse et des règles écologiques de leur environnement local.

L'ensemble des conditions nécessaires au développement, à la reproduction et la croissance d'une espèce végétale est définie par la notion de niche écologique (Hutchinson 1957). La niche écologique inclut tous les facteurs multidimensionnels de l'environnement spatial qui vont influencer la santé et la croissance des espèces.

À l'issue des recherches précédentes, les végétaux sont des êtres vivants qui diffèrent dans leur fonctionnement, leur métabolisme, leur structure moléculaire et cellulaire des animaux et des humains. En effet, ce sont des eucaryotes photosynthétiques et autotrophes. A priori, ces caractéristiques mettent en exergue le paradoxe concernant l'emploi du terme intelligence à l'égard des végétaux.

1.2 L'émergence du concept d'intelligence végétale : une approche historique

Cependant, à travers certaines études sur le développement et la croissance des végétaux¹¹, des biologistes ont découvert un mouvement *structuré* de l'organisme végétal, une forme de sensibilité et une plasticité phénotypique: les berceaux du concept d'intelligence végétale.

1.2.1 La croissance et le développement

Historiquement, l'étude des plantes débute dès l'Antiquité notamment avec le philosophe Théophraste, considéré comme le fondateur de la botanique¹². Il étudie les végétaux dans son œuvre *Recherches sur les plantes*, traduite notamment par Amigues en cinq volumes (Amigues 1988). Les plantes y sont décrites comme des êtres vivants, dénués d'activités ou d'âmes. Il est influencé par son maître, Aristote et son œuvre *De l'âme* (Aristote).

Selon le Stagirite, les plantes ont des capacités nutritives mais sont insensibles. Il est pourtant l'un des premiers à observer que les végétaux sont capables de mouvements, tels que la croissance, la corruption et les changements d'états.

¹¹ « Linné, le premier, observa sur le *Lotus ornithopodioides* le phénomène connu sous le nom de sommeil des plantes, phénomène caractérisé par les diverses positions que prennent les feuilles des végétaux pendant la nuit » (Grenier 1876, p. 96).

¹² Cette étude n'est pas exhaustive, nous introduisons certaines idées et théories qui éclairciront le contexte philosophique et l'évolution historique de l'étude des végétaux. De nombreux autres auteurs ont apporté leurs connaissances sur ce sujet et ne sont pas cités ici.

En effet, ces êtres verts, immobiles spatialement, sont animés par des mouvements métaboliques et physiologiques qui contribuent à leur développement et reproduction.

Entre le XVIème siècle et jusqu'au XIXème, plusieurs botanistes et philosophes observent les mouvements des feuilles et des racines de diverses plantes. Certains commencent à se poser la question d'une sensibilité végétale. Cependant, les plantes se développent, croissent, vivent et meurent selon des procédés dont la complexité est encore méconnue à cette époque. Le mouvement de rétractation de la *Mimosa pudica* est découvert au XVIIIème siècle, mais il sera considéré comme une exception de cette espèce particulière. À cette période, même si le mouvement des plantes suscite l'intérêt, il est expliqué par des mécanismes physiques dont la cause serait externe. Les plantes ne seraient pas à l'origine de leur propre mouvement, mais subiraient les aléas des facteurs extérieurs tels que la gravité.

Le philosophe et botaniste Césalpin (1519-1603) considère que cette théorie n'explique pas toutes les activités végétales, notamment la capacité d'absorption. Cependant le mécanicisme inspiré par les théories cartésiennes demeure le courant de pensée dominant. La vision du végétal comme *plante-machine*, bien qu'elle impulse une certaine curiosité appelant les biologistes à poursuivre leurs recherches, écarte la possibilité d'une sensibilité végétale (Linné 1736; Mettrie 1748). La plante est l'objet qui subit les facteurs environnementaux, elle ne peut être considérée comme un sujet sensible à l'origine de ses propres mouvements.

Au début du XXIème siècle, certains botanistes expliquent que le mouvement végétal - la croissance et le développement - se réalise grâce à la régulation et l'organisation des ressources internes (Trewavas 2002; 2003; 2005; Calvo 2016).

L'autorégulation maintient le développement régulier et optimal de la plante. La communication d'informations internes et l'échange de nutriments entre les organes sont des exemples d'autorégulation.

Les produits nutritifs transformés par les organes photosynthétiques sont transportés vers les organes non photosynthétiques. L'agrandissement des tissus est orienté et contrôlé selon les besoins de l'organisme et les facteurs environnementaux. Le phénomène de croissance n'est pas aléatoire. La cause du mouvement végétal est le fonctionnement interne des plantes qui assure un équilibre entre les ressources et les différentes parties qui évoluent dans des milieux différents. Les racines sont plongées dans le sol à l'abri de la lumière tandis que les branches sont exposées en surface. Notons que cette forme de coordination interne se réalise sans système nerveux, mais à l'aide de réseaux complexes de signaux chimiques et électriques aux niveaux cellulaires et moléculaires.

1.2.2 Une sensibilité végétale

À la fin du XVIII^{ème} siècle, les avis évoluent et les découvertes concernant la sensibilité végétale se généralisent, notamment grâce aux expériences du botaniste A.-P de Candolle (1778-1841). Il étudie la réaction des plantes face à la lumière. Il en conclut que la plupart des végétaux sont sensibles à ce stimulus, auquel elles répondent par différents mouvements, notamment l'orientation des feuilles vers la source lumineuse. Boscowitz (1867) arrive aux mêmes conclusions que son homologue. Il observe empiriquement le développement des plantes à travers le lien étroit entre le mouvement des feuilles et la lumière ainsi que la capacité d'exploration des racines qui semblent *attirées* par les nutriments. Il déclare quelques années plus tard :

Ainsi, voilà des créatures sans nerfs et sans organes distincts qui recherchent la lumière, montrent du discernement dans le choix de leur nourriture et décèlent une grande sensibilité. Pourquoi dès lors refuser la faculté de sentir à ce magnifique chêne de nos forêts, dont nous admirons la force et l'énergie quand il envoie ses puissantes racines à la recherche de sa nourriture ? (Boscowitz 1867, p. 163).

Cet auteur considère que la faculté de sentir explique les nombreux et étonnants mouvements des végétaux. C'est parce que la plante est capable de *sentir* que les feuilles et les racines *recherchent* chacune quelque chose dans leur environnement local. En effet, la sensibilité est une propriété de la matière ou d'un être vivant de réagir de façon spécifique à certains stimuli internes ou externes. Nous parlons ici d'une forme rudimentaire de sensibilité, similaire à des capteurs sensoriels qui répondent à certains stimuli.

Les expériences réalisées sur les feuilles de *Mimosa Pudica* montrent quelle forme peut prendre la sensibilité végétale. Les stimuli contiennent des informations physiques, chimiques ou biologiques qui sont identifiées par des capteurs sensoriels. L'information est traitée par le système cellulaire interne ce qui déclenche parfois des phénomènes. Par exemple, les végétaux sont capables d'évaluer la composition des sols pour orienter la pousse des racines vers un lieu riche en nutriments. Le bout des racines est doté d'un capteur sensoriel qui les dirige vers les sols fertiles. Les plantes modifient aussi leur développement et leur régulation interne en cas de sécheresse. Ces exemples prouvent que les plantes perçoivent et intègrent des informations du monde extérieur qui vont agir sur leur développement et leur croissance.

Dans la citation ci-dessus, Boscowitz souligne le problème de la sensibilité végétale qui réside dans la difficulté à expliquer son origine et son fonctionnement, étant donné que les plantes n'ont pas de système nerveux. Si les plantes sont sensibles, elles le sont grâce à des moyens dont le fonctionnement et la forme divergent de ceux des animaux et des humains. Des expériences réalisées par Darwin (Darwin 1880) suggèrent qu'une substance chimique, l'auxine, serait à l'origine de la sensibilité et du mouvement des tiges. Dès le XIX^{ème} siècle, d'autres expériences sur la *Dionée* démontrent la présence de courants électriques qui seraient à l'origine du mouvement et de la sensibilité végétale. Les recherches s'intensifient pour savoir comment une potentielle sensibilité se développe dans le fonctionnement interne des plantes.

Au XXème siècle, la montée du behaviorisme réaffirme l'idée selon laquelle ni les plantes ni les animaux n'ont besoin de sensibilité pour évoluer. La science creuse de nouveau les écarts entre les humains et les animaux, puis entre les animaux et les végétaux. Les biologistes se penchent sur les niveaux cellulaires et moléculaires. Ils expliquent le mouvement végétal par les programmes génétiquement déterminés.

Cependant, cette théorie est remise en question lorsque certains biologistes découvrent que les programmes génétiques sont rares et moins déterminés que l'on ne le pensait (Atlan 1999; Lapidge, Oldroyd, et Spivak 2002). Le mouvement d'une plante est principalement assimilé à la croissance, qui dépend des méristèmes, situés au sommet des tiges et à l'extrémité des racines de croissance, lieux où la multiplicité et la différenciation cellulaire sont très présentes. Les méristèmes fonctionnent grâce aux informations externes perçus par la plante. Ils ne sont pas génétiquement programmés mais s'adaptent au flux d'information qui proviennent de leur environnement local (De Reffye 1981).

Le phototropisme est un exemple qui illustre le fonctionnement des méristèmes et une des formes que peut prendre la sensibilité végétale. Le phototropisme est une réaction à la lumière, fondamentale dans le développement des plantes. Il induit une croissance différentielle qui se traduit par une courbure de la tige. La lumière est un stimulus directionnel. La courbure s'oriente donc vers la provenance de la lumière.

On parle de phototropisme positif pour les tiges qui se dirigent vers le stimulus et de phototropisme négatif pour les racines qui vont dans le sens opposé. Le phototropisme est lié à la régulation de la croissance, induite par l'hormone de l'auxine. Ce phénomène illustre une forme d'adaptation aux conditions de l'environnement local.

Des expériences ont été réalisées sur des tiges de Blé *Triticum* dont les coléoptiles¹³ ont été sectionnés. Après une exposition de plusieurs heures à la lumière, toutes les tiges intactes sont courbées vers la lumière, alors que celles dont les coléoptiles sont sectionnées avant leur exposition ne se courbent pas. Les chercheurs ont supposé que la pointe du coléoptile (méristème) est sensible, elle est le lieu de perception de la lumière. La courbure se situe toujours en amont de la pointe du coléoptile. Ce mécanisme est décrit de la manière suivante. L'auxine est produite par la pointe du coléoptile. Elle circule de haut en bas pour stimuler la croissance.

Lorsque qu'un rayon lumineux est perçu par la zone sensible, cela induit une modification dans le transport vertical de l'auxine. La réponse au stimulus lumineux a lieu en amont, à l'endroit où se forme la courbure, grâce à l'information transportée par l'auxine (Trewavas 2003; Thellier 2015).

La sensibilité, une capacité de réceptivité et de réactivité complexe est une étape importante dans le développement du concept d'intelligence végétale. Depuis le début du XXIème siècle, la théorie selon laquelle les plantes ont une sensibilité est établie. Plus précisément, les végétaux sont sensibles à deux types de stimuli. Les stimuli biotiques sont liés aux facteurs issus de l'activité des êtres vivants. Ils prennent par exemple la forme de blessures ou d'attaques animales. Les stimuli abiotiques proviennent de tout ce qui n'est pas vivant et réfèrent aux facteurs inertes qui affectent les écosystèmes, tels que l'humidité, la température ou la durée du jour et de la nuit. Les plantes réagissent à ces stimuli en apportant des réponses adaptées qui prennent plusieurs formes.

En fonction des types de stimuli, la réponse peut être une modification soit métabolique, soit de la croissance, soit de la morphogénèse.

¹³ Les coléoptiles sont des organes transitoires qui se forment comme des capuchons protecteurs au sommet des pousses émergentes.

La réaction à ces stimuli peut aussi conduire à une communication intra espèce, via le réseau racinaire par exemple. Certaines réponses sont visibles à l'œil humain et affectent l'endroit précis touché par le stimulus ou l'ensemble du métabolisme (Thellier 2015). Ces phénomènes seront étudiés dans la troisième partie du mémoire.

Dans son rapport au monde et aux êtres vivants, la plante sent, traite et fait usage des informations. Ces-dernières provoquent parfois une réaction, elles ne restent pas à l'état de sensations. Ces observations supposent par la suite un traitement de l'information et un comportement végétal (réaction/réponse), ce qui incite une partie des biologistes à poursuivre leurs recherches qui s'engagent dans le domaine de l'éthologie comme nous allons le constater dans le reste du mémoire (Chamovitz 2014).

1.2.3 La plasticité phénotypique

La plasticité phénotypique est une fonction étudiée chez les plantes dès le début du XXème siècle (Johannsen 1909; Woltreck 1909; Schmalhausen 1949; Waddington 1942). Les végétaux, capables de se cloner et de se développer face à des changements environnementaux variables, sont des sujets d'analyse spectaculaires pour comprendre le fonctionnement de la plasticité. Bradshaw (1965) propose une définition de la plasticité phénotypique : selon lui, cette expression regroupe toutes les caractéristiques individuelles du génotype qui changent en fonction des variations de l'environnement. Il considère que la plasticité est propre à l'individu et à son contrôle génétique. La plasticité phénotypique est la capacité d'une entité vivante à modifier son phénotype, l'ensemble des caractères apparents et observables, en fonction des conditions environnementales. La plante détient cette plasticité, qui lui permet d'acheminer et de perfectionner son développement en fonction de son environnement local.

Par exemple, en cas de compétition entre plusieurs plantes, certaines développent des comportements de rapidité et d'anticipation efficaces qui leur permettent, entre autres, de survivre.

La plasticité induit une acclimatation de l'entité tout au long de sa durée de vie et elle s'est développée avec la sélection naturelle. Lorsque le développement de la plante n'est pas optimal, la plasticité renforce la croissance et la survie de l'organisme. Par exemple, elle joue un rôle dans la production des meilleures graines qui seront choisies lors de la fertilisation et pollinisation. Elle agit sur plusieurs niveaux de développement métabolique, moléculaire ou cellulaire. Les modifications apportées sont soit temporaires, soit permanentes. La plasticité phénotypique joue donc un rôle dans la diversité, l'évolution et la distribution écologique des plantes. Son fonctionnement varie en fonction des taxons, des espèces et des individus.

Des expériences en laboratoire ont été menées sur des hydrophytes dont la *Ranunculus peltatus* qui est une espèce végétale particulièrement envahissante. La plante a été soumise à plusieurs stress environnementaux en nutriments et en lumières. Les résultats ont montré que cette plante adapte ses traits biologiques et plastiques en fonction de l'intensité du stress et de ses ressources. Par exemple, elle s'adapte rapidement à des variations d'ombrage par des modifications morphologiques et à une réduction de nutriments par une modification physiologique. Elle détient une plasticité phénotypique dynamique et développée qui accroît sa compétitivité, sa capacité à envahir les espaces et à s'acclimater à de nouveaux environnements (Mony 2003).

Cette aptitude phénotypique, comprise comme une valeur adaptative, est composée de systèmes complexes. Ces systèmes dynamiques sont des flux continus d'échanges qui s'alimentent des facteurs et stimuli de l'environnement. Ils évoluent et conduisent à des modifications spécifiques en fonction des nouvelles informations perçues afin d'adapter au mieux le développement de l'organisme. La plante évolue dans deux environnements, le sol et la surface.

Cet aspect augmente le nombre et la variété des modifications environnementales possibles. La plasticité phénotypique contribue au système de traitement de l'information et à la coordination sensorielle de la plante (Trewavas 2002).

Le mouvement -croissance et développement, la sensibilité ainsi que la plasticité phénotypique sont des découvertes qui interrogent les chercheurs et participent à l'élaboration du concept d'intelligence végétale. En effet, les recherches sur le fonctionnement des végétaux conduisent à se poser de nouvelles questions sur leurs capacités, notamment en termes d'intelligence, de comportement et même de cognition. Cependant, à ce stade les résultats manquent de contenus. Nous allons aborder dans la section suivante les capacités complémentaires qui expliquent pourquoi le concept d'intelligence végétal est né et en quoi il est tant controversé.

1.3 L'intelligence végétale : objet contemporain de controverses

Aux XXème et XXIème siècles, des études approfondies mènent à la découverte d'une forme de mémoire, d'apprentissage et de communication chez les plantes, des phénomènes qui fondent le socle du concept d'intelligence végétale. Néanmoins, nous allons analyser les débats contemporains qui provoquent une scission entre deux positions scientifiques qui s'objectent sur le sens du concept d'intelligence végétale.

Nous verrons de quelle manière les domaines de la cognition et la neurobiologie des plantes sont liés à l'étude de ce concept. Puis, nous allons identifier les problématiques relatives à l'usage des termes « cognition » et « intelligence » en sondant le contexte épistémologique.

1.3.1 Le débat entre Trewavas et Firm

Trewavas (2003) se fonde sur les recherches de Stenhouse (1974) qui considère l'intelligence comme la capacité d'un sujet à faire preuve de comportements adaptés tout au long de sa durée de vie. Stenhouse attribue cette définition aux humains ainsi qu'aux animaux. Trewavas l'adapte au comportement végétal qu'il définit comme l'ensemble des phénomènes liés à la croissance et au développement, par exemple, la production de graines. Selon lui, la fonction du comportement intelligent est d'augmenter la capacité adaptative de l'individu.

Il propose une définition de l'intelligence végétale : « *adaptively variable growth and development during the lifetime of the individual* »¹⁴ (Trewavas, 2003, p. 1). Selon lui, l'intelligence végétale regroupe l'ensemble des comportements adaptatifs dont la fonction est de maintenir la survie et la reproduction tout au long de la durée de vie de l'individu. La définition de l'intelligence sur laquelle se fonde Trewavas est ce qu'on appelle une définition *inclusive* en termes de fonction adaptative et comportementale. Le terme *inclusif* qualifie tous les moyens adaptatifs à disposition de l'être vivant concerné pour promouvoir sa survie et sa reproduction.

Pour Trewavas, plusieurs caractéristiques et capacités végétales sont nécessaire à l'apparition de l'intelligence végétale, telle qu'elle est définie précédemment. Ces capacités permettent aux plantes de s'adapter de façon durable et optimale tout au long de leur durée de vie. Parmi elles, Trewavas étudie (1) l'apprentissage par essai et erreur, (2) la mémoire, (3) la communication interne et à l'issue de ses recherches, il applique (4) le concept d'individualité aux plantes.

¹⁴ « Croissance et développement adaptatif et variable tout au long de la durée de vie de l'individu » [Notre traduction]

L'auteur suggère que les comportements intelligents s'apprennent et sont le résultat de processus d'apprentissage. Il étudie (1) l'apprentissage par essais et erreurs qui contribuent à l'adaptation de la plante tout au long de sa durée de vie. Il part du principe que tous les organismes apprenants ont besoin de déterminer un ou plusieurs objectifs, puis d'utiliser des mécanismes pour corriger leurs comportements afin de poursuivre ces objectifs. L'apprentissage par essais et erreurs est un de ces mécanisme.

Trewavas considère que l'objectif principal d'une plante est la survie puis la reproduction. À l'aide de plusieurs expériences sur le fonctionnement des feuilles et des stomates, en situation de sécheresse, il explique comment la plante peut corriger et optimiser son comportement. Lorsqu'une feuille est privée d'eau, les stomates réduisent la taille de leur ouverture.

Lors de cette modification, des oscillations ont été observées. La plante *cherche* la meilleure ouverture possible selon la situation. Elle corrige son comportement pour trouver la taille optimale de l'ouverture en fonction du stimulus, des ressources de l'organisme et des facteurs environnementaux. Les oscillations semblent être un des mécanisme d'apprentissage par essais et erreurs (Trewavas, 2003, p. 4). Cette capacité fait émerger des comportements de plus en plus adaptés aux situations et aux besoins de l'organisme. Cet exemple décrit l'apprentissage végétal par essais et erreurs. La complexité de ce mécanisme et les autres formes d'apprentissage sont étudiées en détails dans le troisième chapitre.

La deuxième capacité étudiée est celle de la mémoire (2) dont la fonction participe aussi à l'adaptation de la plante. Les végétaux sont capables de mémoriser les informations contenues dans un stimulus, ainsi que les réponses à apporter à ce stimulus (Thellier 2015). La mémoire végétale est observée à partir des changements de comportements qui indiquent que la plante mémorise et coordonne ses actions.

Par exemple, la réaction d'une plante est différente si l'organisme a déjà été en contact avec un stimulus similaire et qu'elle a mémorisé l'expérience passée.

La citation suivante étaye l'exemple ci-dessus : « In the whole plant there are many examples where prior signals modify the response to rapid subsequent signals, thus indicating memory of the prior signal. »¹⁵ (Trewavas 2003, p. 8).

Cette citation explique que dans certains cas, un signal de réponse rapide et immédiat peut être interrompu et modifié par un autre signal. La réponse indiquée par le premier signal de communication est corrigée par un signal préalablement stocké, qui avait déjà traité une information similaire à celle contenu dans le stimulus. Une modification est apportée afin d'optimiser la réponse, étant donné que l'organisme avait potentiellement déjà expérimenté plusieurs autres types de réponses qui se sont avérées moins adéquates.

Il existe plusieurs formes de mémoires végétales qui varient en fonction des étapes de développement de la plante et du moment de la journée lors duquel le stimulus est perçu (Trewavas 2003, p. 7-9). Les différentes formes et fonctionnements des mémoires végétales seront décrites en détails dans la troisième partie.

À cette étape, l'idée principale est de comprendre que selon Trewavas cette capacité participe à l'adaptation de l'organisme. Elle lui permet notamment d'économiser de l'énergie. Elle est donc une capacité importante qui soutient la fonction adaptative durable de l'organisme.

D'autre part, pour que les végétaux coordonnent leurs comportements en fonction des différentes informations perçues afin de former une réponse adaptée, ils ont besoin (3) d'un système de communication interne. En effet, l'auteur considère que le comportement adaptatif, l'apprentissage et la mémorisation constante de l'organisme nécessitent une communication accrue entre les parties des plantes :

¹⁵ « Dans l'ensemble de la plante, il y a plusieurs exemples dans lesquels un signal préalable modifie la réponse rapide d'un signal ultérieur ce qui indique la mémorisation de ce signal préalable » [Notre traduction].

« The process of learning requires a continual exchange of information and feedback from the goal to the current behaviour in order to correct current behavior and direct future behaviour more closely towards achieving the goal»¹⁶ (Trewavas, 2003, p. 3).

Premièrement, la communication interne au niveau cellulaire et moléculaire permet aux végétaux d'échanger des informations sur l'objectif (ou le sous-objectif) et sur la réaction adaptée (comportement). Ensuite, les informations et les retours d'information permettent de corriger ce comportement en fonction des résultats par rapport à l'objectif. Enfin, cette analyse entre objectif, comportement et environnement sert aussi à prévoir les modifications pour concevoir un comportement de plus en plus adapté. La communication interne agit donc comme une coordination qui améliore constamment les comportements et les fonctions adaptatives.

Cette communication interne prend plusieurs formes et elle est organisée :

« Moreover, the cell regions responding were, in turn, specifically determined by the region irradiated, suggesting selective communication only between certain cells in the cotyledon. »¹⁷ (Trewavas 2003, p. 6). Dans certains cas, ce n'est pas toute la plante dans son ensemble qui est informée d'une réponse spécifique, mais seulement l'organe ou les tissus impliqués par le processus. Par exemple, les cellules des tissus endommagés par une attaque informent les cellules d'un organe particulier qui apportent une réponse adaptée. Ce phénomène est appelé corrélation. La corrélation permet d'ajuster et d'équilibrer les ressources de la plante en fonction des variations externes et des objectifs.

¹⁶ « Le processus d'apprentissage requière un échange d'informations continu et une rétroaction sur l'objectif et le présent comportement afin de corriger ce comportement et orienter les prochains comportements au plus proche de l'atteinte des objectifs » [Notre traduction].

¹⁷ « De plus, la région cellulaire répondante, à son tour, était déterminée spécifiquement par la région irradiée, cela suggère une communication sélective entre certaines cellules du cotylédon » [Notre traduction].

Dans certains cas, les informations perçues localement sont transmises au reste de la plante dans son ensemble, mais la communication interne peut aussi être ciblée et sélective. Ces constatations sont la preuve d'une organisation interne développée.

Trewavas accorde un rôle essentiel à la communication interne des végétaux dans l'apparition de l'intelligence végétale. La plante détient un réseau de communication capable d'un flux d'informations variable et adapté qui utilise plusieurs signaux (longue et courte distance). Par exemple, le plasmodesme est une voie de communication qui permet le mouvement des protéines, de l'eau et des acides, entre les cellules. Il contrôle une partie du flux d'informations mais les cellules peuvent modifier le contenu de ce transport. Un autre exemple de canal de communication est la vague de calcium cytosolique. Elle agit comme un messenger cellulaire dont le rôle est omniprésent dans le signal de transduction et la communication intracellulaire. Cette vague relativement rapide coordonne la réception des informations entre les cellules.

Elle est sensible aux stimuli environnementaux et peut générer des changements dans l'expression des gènes, qui donneront lieu à de nouveaux comportements ou à un changement morphologique par exemple.

À l'issue de ses découvertes sur le réseau de communication interne et les différentes fonctions de l'intelligence, l'auteur applique (4) le concept d'individualité aux plantes. L'intelligence est un concept qui prend sens lorsqu'il est attribué à des entités individuelles. Ce sujet doit être un tout coordonné et une unité individuelle. Les actions doivent servir l'individu dans son ensemble et non pas les parties. La coordination interne de l'individu est souvent centralisée, par exemple par le système nerveux. Selon Trewavas, chez les plantes, tous les tissus, organes et cellules ont un rôle significatif à jouer en communiquant les informations. Aucun organe ne gouverne l'ensemble du développement et de la croissance, mais chacun participe à la survie et au développement de l'organisme.

Cet élément incite l'auteur à penser que les plantes fonctionnent comme une « confédération démocratique » : « plants can be best viewed as more like democratic confederation in their control structure rather than an autocracy as occurs in animals, controlled by an all-embracing nervous system »¹⁸ (Trewavas, 2003, p. 10).

Contrairement aux humains et à certains animaux, le fonctionnement interne d'une plante est un système décentralisé. Tous les organes reçoivent des informations localisées, qu'ils communiquent parfois au reste de l'organisme ou à un organe particulier, pour assurer le fonctionnement général de la plante.

L'auteur décrit ce fonctionnement comme l'association de toutes les parties dont certaines sont soumises à la coordination de l'ensemble, afin de conserver une unité dans les décisions et le développement. Les parties conservent une certaine autonomie mais leurs décisions sont *démocratiques*. Cette organisation est un tout interrelié, donnant naissance à des comportements adaptatifs singuliers qui peuvent varier au sein d'une même espèce.

Chaque plante exploite donc ses ressources et coordonne son développement de manière individuelle, afin de poursuivre son objectif de la manière la plus adaptée possible (Trewavas, 2003, p. 10). Selon l'auteur, ce fonctionnement interne est une forme d'individualité. Il illustre cette individualité avec l'exemple des cellules de garde, situées autour des stomates. Elles agissent comme des cellules motrices en organisant le mouvement des stomates et en influençant les autres cellules. Les nouveaux comportements dans le mouvement des feuilles sont produits par le rassemblement de plusieurs cellules de garde. Les multiples actions, que les cellules de garde peuvent réaliser face à un stimulus, suggèrent que le fonctionnement des plantes est spécifique à l'individu et non pas à l'espèce.

¹⁸ « Les plantes peuvent être considérées comme une confédération démocratique dans leur structure de contrôle plutôt que comme une autocratie qui a lieu chez les animaux, contrôlés par un système nerveux général et centralisé » [Notre traduction].

Chaque plante utilise ses mécanismes et ses voies de communication de manière unique en fonction de ses besoins et des facteurs environnementaux. Cette forme d'autonomie relève d'une individualité. Chaque plante est un individu singulier dont les comportements, la perception, les évaluations et les réponses varient (Calvo et al. 2020, p. 11-12).

Selon Trewavas, la plante évolue et se développe de manière individuelle pour atteindre des objectifs précis à l'aide des fonctions adaptatives telles que la mémoire et la communication. Au moyen de comportements qui résultent d'un traitement interne, la plante s'adapte continuellement pour survivre aux facteurs de son environnement local. L'intelligence végétale est cette capacité d'adaptation individuelle¹⁹. Elle regroupe les capacités complexes des plantes qui permettent à l'entité de s'adapter tout au long de sa durée de vie.

En réponse à cette position, Firm (2004) émet plusieurs objections notamment sur (1) la description du mécanisme d'apprentissage par essais et erreurs, (2) le système de communication interne, (3) l'individualité de la plante et (4) la définition de l'intelligence sur laquelle s'appuie Trewavas,

Firm remet en question le point de vue de Trewavas sur (1) le mécanisme d'apprentissage par essais et erreurs, en deux points.

Tout d'abord, il considère que la notion d'objectif décrite par Trewavas n'est pas adaptée à la réalité et au fonctionnement interne de la plante :

¹⁹ Dans son article, Trewavas étudie aussi la plasticité phénotypique, l'intentionnalité et la prise de décision (Trewavas, 2003, p. 15). La plasticité comme nous l'avons vu participe à l'adaptation de l'organisme, la prise de décision sera décrite dans le reste de notre étude, tandis que l'intentionnalité sera considérée comme un des enjeux de nos recherches.

« The main problem with the concept of a single plant possessing a goal is that each mature plant is made up of ever-changing components (roots, leaves, flowers, etc.), each of which occupy their own temporally and spatially variable environments. »²⁰ (Firn 2004, p. 2).

Selon Firn, même si la plante dans son ensemble poursuit un objectif de survie et de reproduction, la poursuite de cet objectif est conditionnée par les sous-objectifs des parties. Chaque organe détient des objectifs spécifiques en lien avec son environnement (sol ou hors sol) et sa fonction dans le développement. Selon lui, pour que les organes remplissent leur rôle, les objectifs doivent être locaux et spécifiques. Par exemple, l'objectif principal d'une graine au niveau individuel est la survie, la dispersion et la germination. Alors que pour les racines, l'objectif principal est la recherche de nutriments (Firn 2004, p. 3).

Le deuxième point de critique concerne la détection d'oscillations. Selon Firn, elles ne sont pas nécessairement le résultat d'un mécanisme d'apprentissage. Il considère ces oscillations comme le fruit de mécanismes fonctionnels et indépendants les uns des autres. Selon lui, le fonctionnement végétal est fractionné, ce qui élimine la possibilité d'une mémoire ou d'un apprentissage, car l'apprentissage est une fonction centralisée telle qu'observée chez les humains et les animaux. Par exemple, ce n'est pas l'organe de la main qui retient la sensation de brûlure mais le cerveau. Il propose donc un angle d'analyse différent : « In this article it has been argued that the “intelligence” perceived in the adaptative response of a plant might best be considered to be the sum of the collective adaptative responses of its cells. »²¹ (Firn 2004, p. 5).

²⁰ « Le principal problème avec la considération selon laquelle la plante possède un seul objectif est que chaque plante est faite de plusieurs parties changeantes (racines, feuilles, fleurs, etc...) qui sont occupées par leur propre temporalité et variations environnementales » [Notre traduction].

²¹ « Dans cet article, il a été argumenté que « l'intelligence » perçue comme une fonction adaptative de la plante devrait plutôt être considérée comme la somme de l'ensemble des réponses adaptatives des cellules » [Notre traduction].

Il remet en question l'interprétation de Trewavas quant au système de traitement de l'information et la coordination interne des végétaux au profit d'une analyse en termes de fractions et de somme.

En effet, les arguments de Firn concernant le processus d'apprentissage et par extension la mémoire végétale laissent entrevoir un désaccord sur l'interprétation (2) du fonctionnement de la communication interne. Firn propose de décrire cette communication comme une *economic federation*, constituée des organes, cellules et tissus. Il admet que certains comportements peuvent être le résultat d'interactions complexes entre les tissus.

Cependant, dans la plupart des cas, Firn considère que le développement et la croissance sont guidés par des phénomènes simples et indépendants, issus des organes et non pas de l'ensemble de la plante : « The capacity of the seedling, and more evidently the capacity of the mature plant, is largely the summed capacity of the component parts, with many of those capacities being interdependent largely in 'economic' terms. »²² (Firn, 2004, p. 2). Selon lui, le comportement végétal est impulsé par des petites « révolutions » locales plutôt que par des décisions démocratiques. Contrairement à Trewavas, il accorde une indépendance beaucoup plus importante aux parties vis-à-vis du tout. Les organes ou tissus peuvent communiquer certaines informations mais les décisions sont prises en toute autonomie, sans *concertation* avec le reste de l'organisme.

Ainsi, le critère d'individualité proposé par Trewavas ne fonctionne plus avec la vision économique de Firn. Au contraire, Firn considère (3) la réponse adaptative des plantes comme le résultat d'une forme d'autonomie des organes, tissus et cellules végétales :

²² « La capacité d'un semis et plus manifestement d'une plante mature est principalement l'addition des capacités de ses parties dont plusieurs sont interdépendantes de manière *économique* » [Notre traduction].

« As will now argued, any « intelligence » that might be ascribed to « the plant » could only reside in organs, tissues or cells because the concept of plant as an individual is a misleading one. »²³ (Firn, 2004, p. 2). Pour Firn, s'il existe une quelconque forme d'intelligence végétale, elle se situe dans le fonctionnement des organes isolés. Ce fonctionnement fragmenté qui n'accorde aucune place à un tout organisé est incompatible avec l'état d'individu.

Firn s'appuie aussi sur la définition précise du terme individu, dont le concept d'individualité est intrinsèquement lié, qui signifie *indivisible*. Or, il observe que certaines parties séparées d'une plante, par exemple une bouture, peuvent continuer à croître et à se développer tout en étant isolées de l'ensemble. L'auteur en conclut que le développement et la croissance des parties ne sont pas dépendants de l'ensemble de la plante comme le suggère Trewavas. Il rejette la notion d'individualité et par là même, il refuse de considérer la plante comme un individu avec des variations comportementales. Par conséquent, Firn questionne la pertinence de l'usage du terme d'intelligence à l'égard des plantes.

Firn critique (4) la définition de Trewavas selon laquelle l'intelligence serait le comportement adaptatif de l'individu tout au long de sa durée de vie. Cette définition lui semble trop *inclusive* et pas assez précise. En effet, elle n'est pas spécifique aux végétaux, étant donné qu'elle inclut tous les êtres vivants capables de s'adapter durablement. Selon cette définition, la plupart du vivant (bactéries, virus, champignons) serait intelligent. Firn opte pour une définition *exclusive* de l'intelligence qui inclut seulement les individus capables d'un haut degré de cognition. Il fait appel à l'origine étymologique du terme faisant référence aux capacités complexes du cerveau humain.

²³ « Nous argumentons donc que « l'intelligence » qui est attribuée à « la plante » devrait être dans les organes, les tissus ou les cellules, car le concept de plante comme individu est une erreur » [Notre traduction].

En effet, l'intelligence est la faculté de comprendre et de connaître, grâce à laquelle l'individu peut faire un choix conscient. Selon Firn, la définition de l'intelligence comme capacité adaptative dirige l'attention sur le comportement et met de côté les capacités mentales qui ont un rôle pourtant important. La définition *exclusive* de l'intelligence apporte un contenu précis et délimité grâce aux facultés très complexes du système cognitif. Firn considère que la définition de Trewavas est biaisée et peu représentative de la réalité.

Il pose donc la question de savoir si l'usage du terme intelligence nous aide à identifier de nouvelles observations sur le comportement des plantes. Selon lui, si le terme « réponse adaptative » suffit à éclairer le fonctionnement végétal, alors il n'est pas nécessaire de faire intervenir celui de « l'intelligence ».

La conclusion de ce raisonnement nous conduit à deux hypothèses en compétition : une hypothèse simple selon laquelle il n'est pas nécessaire d'introduire l'intelligence pour comprendre le fonctionnement d'une plante et au contraire, une hypothèse couteuse selon laquelle l'intelligence est nécessaire pour expliquer et qualifier le fonctionnement d'une plante. Les controverses du concept d'intelligence végétale rejouent le *Canon de Morgan* (Sober 1998). Les auteurs doivent décider entre deux interprétations possibles. Trewavas opte pour l'hypothèse couteuse tandis que Firn choisit l'hypothèse simple.

À la lueur de ce débat, la première conclusion que l'on retient concernant le concept d'intelligence végétale est la problématique relative aux définitions de l'intelligence. En effet, deux définitions sont proposées. Toutes deux ont des bénéfices et des inconvénients. La définition *incluse* regroupe tous les êtres vivants autour du seul critère de l'adaptabilité. Au contraire, la définition *exclusive* cible les êtres vivants capables de processus cognitifs. La première définition manque de structure et de force : elle inclut tous les êtres vivants capables de survivre et de se développer.

Tandis que la deuxième est empreinte d'un biais anthropocentrique critiquable : elle exclut tous les êtres vivants dépourvus de système cognitif. Ainsi, le problème de l'intelligence végétale soulève une question d'ordre sémantique concernant le sens profond que l'on accorde à l'intelligence. Il semble primordial d'étudier plus en détails ce concept pour formuler une définition précise, en faisant ressortir les caractéristiques principales de l'intelligence.

Un deuxième problème est relatif à la compréhension du fonctionnement interne des plantes, il se différencie de la problématique sémantique. Les deux auteurs s'opposent sur les interprétations des découvertes relatives à la communication entre les organes qui régulent les plantes. Des études empiriques sur le sujet pourraient aider à clarifier notre compréhension du fonctionnement des systèmes de communication, des formes d'apprentissage et de mémorisation.

1.3.2 L'intelligence et la neurobiologie des plantes

La neurobiologie végétale est un domaine d'études interdisciplinaires sur l'influence du traitement et de l'intégration des informations endogènes sur la régulation du métabolisme et de la croissance d'une plante. L'hypothèse de recherche est que l'intégration et le traitement de l'information qui s'effectuent à plusieurs niveaux dans la plante sont des processus comparables à ceux des neurones (Baluška et al. 2009; Calvo 2016; Baluška et Mancuso 2009; Calvo Garzón et Keijzer 2011; Calvo Garzon 2007).

La neurobiologie des plantes étudie notamment le système de communication interne décrit de la manière suivante par Trewavas :

Internally, plant cells and tissues communicate with each other using proteins; nucleic acids; many hormones; mineral, chemical, hydraulic, mechanical, oxidative and electrical signals; peptides; various lipids; sugars; wall fragments; and other complex carbohydrates.²⁴ (Trewavas, 2002, p. 1).

Les plantes ont un système de traitement de l'information actif basé sur plusieurs processus cellulaires que nous proposons d'étudier à l'aide du tableau 1.1 (p. 41). Il regroupe les étapes de la communication cellulaire qui se comprend comme un circuit : environnement – analyse sensorielle – signal – réaction – environnement. Nous montrons ici le détail des processus et les présentons avec l'exemple d'une attaque d'herbivore. Tout d'abord, l'environnement local de la plante (1) varie en fonction de différents facteurs par exemple au niveau climatique (hausse ou baisse de la température) ou météorologique (pluie, vent). Pour une plante, ces variations s'expriment à travers différents stimuli de types biotiques ou abiotiques. Ces stimuli transportent les informations relatives au contexte environnemental dont la plante peut et doit se saisir afin de survivre. L'attaque d'herbivore est un phénomène courant qui reflète une des variations possibles contenues par un stimulus biotique.

L'analyse sensorielle (2) permet à la plante de percevoir ce stimulus. Comme nous l'avons vu précédemment, les végétaux ont des capteurs sensoriels, par exemples les méristèmes qui leur permettent de sentir certaines informations externes. Plus précisément, les cellules végétales sont constamment sollicitées par de nombreux stimuli. Elles sont capables de percevoir un grand nombre d'informations.

Par exemple, elles reçoivent en même temps les stimuli des feuilles (orientation de la lumière, niveau d'humidité, attaque d'herbivore) et des racines (taux de nutriments dans les sols, présence d'une autre espèce végétale).

²⁴ « En interne, les tissus et les cellules végétales communiquent entre elles en utilisant des protéines, des acides nucléiques et plusieurs hormones à travers des signaux minéraux, chimiques, hydrauliques, mécaniques, oxydatifs et électriques qui transportent des lipides, des sucres, des fragments de parois et d'autres carbohydrates complexes ». [Notre traduction].

Tableau 1.1 : Modèle des étapes et des processus de la communication cellulaire végétale, d'après (Scheppach 2018), illustrée par l'exemple d'une attaque d'herbivore.

Les étapes de la communication cellulaire	Détails des processus cellulaires	Un exemple
(1) Environnement	Stimulus biotique Stimulus abiotique	Attaque d'herbivore
(2) Analyse sensorielle	Capteurs sensitifs Discrimination	Analyse de l'enzyme
(3) Le signal	Intervention des protéines émettrice et réceptrice Échanges d'information dans la cellule Intervention des gènes spécifiques	Signal de détresse Activation des gènes de défense
(4) La réaction	Modification métabolique, physiologique, comportementale Réponse locale et/ou globale	<u>Réponse locale de défense :</u> Augmentation de la teneur en tanin des tissus attaqués Diffusion de substances volatiles (VOCs) <u>Réponse globale :</u> Transfert d'un signal biochimique via le réseau mycorhizien (jasmonate de méthyle) Augmentation de la toxicité des tissus de toute la plante (tanin)
(5) Environnement	Exploration Influence Réactions en chaîne	Détection des VOCs par d'autres espèces végétales Détection des HIPVs par un ou plusieurs arthropodes insectivores Détection du jasmonate de méthyle par les racines Réactions des êtres vivants concernés

Dans ce flux, la cellule distingue les informations les unes des autres. Elle est capable de discrimination (Ainsworth 2007; Witzany et Baluška 2012). Une fois que la cellule a identifié les informations, elle en sélectionne une. Ce tri se réalise selon les besoins de la plante et le contenu de l'information. Le fait que la cellule soit capable de sélectionner et trier relève d'une forme rudimentaire de choix. L'usage du choix, même dans sa forme la plus minime maintient le fonctionnement équilibré de la plante par la satisfaction des besoins et l'atteinte des objectifs (A. Trewavas 2003; T. Trewavas 2016; Hiernaux 2020). Pour le cas d'une attaque d'herbivore, les tissus endommagés identifient le phénomène et les cellules analysent l'enzyme déposé par l'herbivore. La plupart des plantes associe chaque enzyme à un herbivore particulier. Ainsi une fois que l'enzyme est analysé, l'organisme découvre l'identité de son prédateur.

L'analyse sensorielle déclenche alors un signal (3), qu'il soit électrique, biochimique, mécanique ou hydraulique. Des signaux longue distance (des racines aux feuilles) et courte distance dans l'organisme végétal permettent de communiquer entre les parties (Baluška 2013; Mancuso et Mugnai 2006). La cellule utilise principalement des protéines, des enzymes, des ions, des acides aminés ainsi que des hormones de croissance, dont l'auxine, pour interagir. Avec l'exemple de l'attaque d'herbivore, c'est un signal de détresse ou de stress qui porte l'information de l'attaque. La protéine porteuse de cette information accède à une cellule. La protéine *émettrice* sera interceptée par une protéine *réceptrice* située sur la membrane de la cellule végétale.

Au moment de la rencontre, la protéine porteuse de l'information modifie sa structure pour qu'elle corresponde à celle de la protéine réceptrice. Il s'agit de l'étape du canal ; il faut que les deux protéines soient sur le même *mode de communication* pour que l'échange se réalise. En quelques microsecondes et dans la plupart des cas, la protéine *émettrice* trouve le bon canal pour transmettre l'information. Une fois que la protéine *réceptrice* reçoit le message, elle le transmet à de nouvelles protéines situées à l'intérieur de la cellule.

Plusieurs interactions entre les protéines se créent et s'intensifient, ce qui provoque le déverrouillage des protéines responsables du contrôle des gènes spécifiques à la réponse à apporter et le verrouillage des gènes non impliqués. Dans le cas d'une attaque d'herbivore, ce sont certains gènes de défense qui sont activés. À la suite de quoi de nouvelles protéines sont créées et modifient le comportement de la cellule.

Cette modification du comportement cellulaire (4) provoque des processus métaboliques spécifiques en réponse au stimulus. Une réaction métabolique, parfois physiologique et comportementale est déclenchée. Par exemple, pour se défendre de l'attaque, la plante peut augmenter la teneur en substance toxique de ses tissus et en priorité des tissus concernés par l'attaque. Elle peut aussi diffuser différents gaz pour informer les plantes avoisinantes et/ou attirer les prédateurs des herbivores dont elles subissent l'attaque.

Un transfert d'informations par le réseau mycorhiziens est aussi possible. Ces phénomènes peuvent être considérés comme des comportements, qui agissent (5) à leur tour sur l'environnement local. Par exemple, la diffusion de substances volatiles de type HIPVs provoque la venue d'un arthropode insectivore qui a détecté le signal. Le transfert de l'acide jasmonique via le réseau mycorhizien déclenche une réaction de défense chez les espèces végétales qui sont connectées²⁵. Ces comportements agissent et influencent l'environnement de la plante.

La neurobiologie des plantes nous apprend que le système cellulaire influence les comportements des plantes grâce à l'analyse active des informations.

²⁵ Tous les phénomènes de communication inter et intra espèces dont les plantes sont capables seront étudiés en détail dans le troisième chapitre. Nous les introduisons brièvement ici pour illustrer la variabilité des réponses possibles que ce soit au niveau métabolique, comportemental et communicationnel.

La communication cellulaire provoque les réactions métaboliques, physiologiques et comportementales. De plus, ce système est aussi la structure qui permet de comprendre pourquoi et comment certaines plantes sont capables de mémoriser, d'apprendre et de communiquer des informations (Baluska 2018). En effet, tout comme le système cognitif est la structure qui fait émerger plusieurs types de propriétés et capacités, le système cellulaire chez la plante agit comme une forme de coordination sensorielle qui traite et analyse les informations. Le système interne des plantes, comme le supposait Trewavas, joue un rôle dans la compréhension du sujet qui nous occupe. Avec ces nouvelles découvertes, on comprend que les plantes fonctionnent grâce à un système de traitement d'information interne très développé. Cet élément nous encourage à penser que l'intelligence est un terme adéquat pour qualifier l'activité végétale qui ne peut plus être considérée uniquement comme un mécanisme fractionné et dénué de variations.

1.3.3 La guerre cognitive

Les neurobiologistes considèrent qu'au regard de ces découvertes, le fonctionnement des plantes ne peut pas être qualifié sans le vocabulaire issu des sciences cognitives. Par exemple, le comportement observable des feuilles, compris comme une réponse adaptée, nécessite un renouvellement et une coordination continue entre les informations perçues et les informations stockées. Selon eux, le fonctionnement interne des plantes est décentralisé, en ce sens, ils adhèrent au concept de *démocratie confédératrice* exposé par Trewavas. Ce fonctionnement interne, qui permet l'émergence des fonctions constitutrices de l'intelligence végétale est associé à une forme de cognition minimale. Étant donné que l'intelligence et la cognition sont des termes interreliés lorsqu'on les emploie pour qualifier les humains et les animaux, nous allons étudier l'intelligence végétale du point de vue de la cognition minimale.

On émet ainsi l'hypothèse que la définition *exclusive* de l'intelligence peut être appliquée aux plantes.

Dans le domaine de la cognition végétale, les auteurs (P. Lyon et Keijzer 2007; Garzón et Keijzer 2009) favorisent une vision biogénique de la cognition selon laquelle : elle est un phénomène biologique utilisé par les organismes vivants pour manipuler et interagir avec l'environnement de telle manière que systématiquement cet usage soit bénéfique pour l'organisme. Cette position suggère que le système de traitement interne observé notamment chez les plantes est une forme de cognition minimale. La cognition minimale requiert une coordination sensorielle et motrice, avec un système de contrôle et de traitement. Ce système permet d'initier un mouvement et de le corriger en continu. Le traitement des informations prend deux formes.

Le traitement connecté *online processing* est directement lié au système de contrôle. Il prend en compte par exemple la perception et l'action immédiate. Le traitement déconnecté *offline processing* s'étend aux mécanismes métaboliques plus complexes, telle que la mémoire. Dans cette optique, certaines bactéries, telle que la *E. coli*, sont des organismes qui expriment des structures cognitives de base (Garzón et Keijzer 2009, p. 4-6). Selon les auteurs, cette perspective biogénique de la cognition permet d'appliquer les concepts d'intelligence et de cognition aux végétaux. En ce sens, ils valorisent les similitudes de fonctionnement entre les formes de vie humaines, animales et végétales du point de vue de la cognition.

Les auteurs repèrent cinq critères pour appliquer la théorie biogénique de la cognition aux plantes. Premièrement, (1) le métabolisme de l'organisme doit posséder une forme biochimique capable de faire émerger une structure cognitive. Autrement dit, les plantes doivent posséder des structures moléculaires et cellulaires capables de processus cognitifs.

Deuxièmement, la cognition doit induire (2) l'exploitation des caractéristiques spatiaux-temporelles dispersées dans l'environnement, par le mouvement de l'organisme. Troisièmement, ce mouvement doit prendre (3) la forme d'une organisation sensorielle motrice. Ensuite, l'usage du processus *offline* (4) peut être dissocié du système nerveux. Et en dernier lieu, cette organisation cognitive doit être (5) une unité globale et cohérente, non pas une collection individuelle de relations entre stimuli et réponses.

Les plantes répondent au premier critère. L'organisme végétal est capable de réaliser des actions, en lien avec son environnement. L'organisme végétal remplit les critères normatifs au niveau biochimique (1). D'autre part, les plantes exploitent les informations spatiaux-temporelles de leur environnement, notamment par la croissance et du développement (2) (Keijzer 2001). Comme nous l'avons évoqué dans le chapitre sur la sensibilité végétale, certains organes, tels que les méristèmes, sont sensibles aux informations externes. Les plantes évoluent grâce aux stimuli présents dans leur environnement spatial et qui sont traités à l'interne.

Cependant, certains problèmes apparaissent au niveau des trois derniers critères : « Constraint 3 imposes being *free-moving*, having a sensorimotor organization, as a requirement for cognition. »²⁶ (Garzón et Keijzer 2009, p. 7). En effet, la nécessité du déplacement libre, donc de la motricité, est un critère difficile à valider pour les plantes. Les auteurs questionnent ce critère (3) en faisant intervenir les analyses de Hans Jonas. Le concept de mobilité est en lien avec notre interprétation de l'intelligence humaine et animale étant donné que ces êtres vivants sont capables de se mouvoir dans l'espace. Nous avons construit les concepts d'intelligence et de cognition à l'image de nos capacités.

²⁶ « La contrainte 3 impose le *mouvement-libre* de l'organisation sensorielle comme une exigence pour la cognition » [Notre traduction].

Jonas introduit une distinction entre la mobilité, qui est le déplacement spatial, et la motilité, qui est la capacité de se déplacer en utilisant son énergie métabolique indépendamment de l'espace. «These criteria are important to make difference between being *free-moving* – which plants are not, generally speaking - and having self-induced motility – which is present in plants. »²⁷ (Garzón et Keijzer 2009, p. 7). La motilité est la capacité d'un organisme – végétal- à auto-induire un déplacement sans nécessairement bouger dans l'espace. Par exemple, en développant son réseau racinaire de plus en plus profond et loin dans le sol, la plante se déplace sans forcément changer de position spatiale. Jonas considère la motilité comme une forme rudimentaire de mobilité. La mobilité est plus développée dans la vitesse, l'amplitude du mouvement et la variation. Les plantes sont capables de mouvements organiques, métaboliques et morphologiques lents qui investissent l'espace différemment. “In line with constraint 3, Jonas changes the issue from having an animal-like sensorimotor organization to motility and possible differences in the speed, variability and reversibility of motility.”(Calvo et Keijzer 2009, p. 9)²⁸.

Les plantes valident la critère trois si on accepte que la motilité est inclut dans le concept de *free-moving*. Jonas introduit une nouvelle façon de comprendre le mouvement. Il écarte ainsi le biais anthropocentrique induit par la nécessité de déplacement spatial. Le système de contrôle sensoriel et moteur de la plante apporte une réponse aux stimuli de l'environnement, qui est une modification métabolique de la plante. Le quatrième critère concerne la réalisation de processus *offline* sans la présence de système nerveux.

²⁷ « Ce critère est important pour faire la différence entre être libre de mouvement – ce que les plantes ne sont généralement pas- et avoir une motilité auto-induite – ce qui est présent chez les plantes. » [Notre traduction].

²⁸ « Conformément à la contrainte 3, Jonas modifie le problème d'avoir une organisation sensori-motrice similaire à celle des animaux à la motilité et aux possibles différences dans la rapidité, la variabilité et la réversibilité de cette motilité. » [Notre traduction]

Le processus *offline*, à la différence d'un processus *online* qui réfère aux informations immédiates de l'environnement, concerne les informations *stockées* ou déjà traitées dans le passé par l'organisme. Le processus *offline* actualise l'information précédemment enregistrée. Or, il existe une forme de mémoire végétale qui fonctionne sans système nerveux, ce qui signifie que des processus *offlines* sont réalisable dans le monde végétal. Par exemple, les feuilles de *Lavatera cretica* sont capables de retenir l'information de l'orientation lumineuse, même après environ quatre jours sans stimulus solaire. « Leaf laminae of *Lavatera cretica* can, not only anticipate the direction of the sunrise, but also allow for this anticipatory behavior to be retained for a number of days in the absence of solar-tracking. »²⁹ (Garzón et Keijzer 2009, p. 12).

Une fois que cette information est stockée, elles peuvent anticiper en orientant systématiquement les feuilles vers le stimulus lumineux, même en son absence. La position optimale pour capter le plus de lumière possible a été enregistrée ce qui permet ce comportement d'anticipation. Cet exemple illustre que les plantes synchronisent les informations endogènes de leur horloge circadienne avec les informations exogènes issues des périodes cycliques, comme le jour et la nuit. Il prouve non seulement la présence d'une forme de mémorisation, qui est considéré comme un processus *offline*, mais aussi la capacité d'anticipation. Grâce à cette expérience, les auteurs confirment que le critère quatre est validé (Garzón et Keijzer 2009, p. 12-13).

Selon les auteurs, le critère cinq relatif à l'unité globale et cohérente de l'organisation cognitive, est validé grâce aux multiples arguments qui ont conduit à accorder les autres critères aux plantes :

²⁹ « Les feuilles de la *Lavatera cretica* peuvent, non seulement anticiper la direction du soleil, mais aussi permettre que ce comportement d'anticipation soit retenu pendant plusieurs jours malgré l'absence de l'orientation lumineuse »[Notre traduction].

« They are capable of organizing their behavior in ways that are different but still highly complex and adaptive, making this behavior cognitive in the general and minimal sense used within *Embodied Cognition*. »³⁰ (Garzón et Keijzer 2009, p. 13).

Le fait que les plantes soient capables de réguler leurs ressources, de coordonner leurs comportements et de s'organiser grâce à un système de traitement décentralisé prouve une cohérence au niveau organisationnelle et une unité (5). Tous les organes sont reliés pour maintenir le fonctionnement optimal. Un seul organe ne pourrait pas assurer la survie de l'entité. La plante, bien que décentralisée, est capable de produire des comportements adaptés en réponse à la grande majorité des situations et fonctionne grâce à des processus *offlines*, ce qui prouve la validité du cinquième critère.

L'intelligence végétale s'appuie en partie sur ce système de coordination et de traitement de l'information qui valide les cinq critères. Cette forme minimale de cognition végétale clarifie donc le contenu et la forme du concept d'intelligence végétale. En effet, l'intelligence des plantes émerge d'une structure interne complexe qui démontre comment les végétaux sont en lien avec leur environnement, comment ils réagissent et s'adaptent en fonction de leurs besoins.

En ce sens, la définition de l'intelligence végétale, même en termes de fonction adaptive, converge vers la définition *exclusive* de l'intelligence. Il s'agit d'une intelligence qui prend en compte les mouvements observables issus d'une activité dynamique et complexe.

Or, cette activité interne est comparable à une forme de cognition qui donne lieu à des processus complexes et variés :

³⁰ « Les plantes sont capables d'organiser leurs comportements de façons différentes mais toujours très complexes et adaptatives, ce qui fait que ces comportements sont cognitifs dans un sens général et dans le sens minimal utilisé par la théorie de la *Cognition Incarnée* » [Notre traduction].

Plant behavior is similar to cognition in an analogous sense to that of a human being. A plant continually gathers and updates diverse information about its environment, integrates this with information on its present internal state, and then makes decisions that reconcile its well-being with its environment.³¹ (Trewavas 2016, p. 549).

Trewavas soutient l'émergence de la cognition végétale. Il considère que les comportements des plantes par lesquels l'intelligence est observée, sont similaires à ceux des humains. Il approfondit son interprétation du fonctionnement interne des plantes en le qualifiant de cognitif. La plante intègre, rassemble et renouvelle continuellement les informations qu'elle perçoit de son environnement avec les informations stockées. Le comportement végétal est issu de cette coordination et de la prise de décision que la plante réalise pour améliorer sa condition en fonction du contexte environnemental.

Cependant, plusieurs scientifiques (Taiz et al. 2019; Adams 2018) questionnent le déplacement des frontières cognitives³². Selon Adams (2018), l'usage littéral de ce vocabulaire -cognition, neurobiologie, intelligence, mémoire, apprentissage, communication- en biologie végétale crée une perte de sens dans le domaine des sciences cognitives. Ces termes réfèrent initialement aux capacités mentales et cérébrales, notamment sur un système de représentations.

En employant les termes cognition et intelligence chez des êtres vivants qui ne détiennent pas de cerveau, cela semble paradoxal.

³¹ « Le comportement végétal est similaire à la cognition des êtres humains. Une plante recueille et actualise continuellement les diverses informations de l'environnement, les intègre avec les informations préalablement stockées et prend des décisions qui concilie son bien-être avec son environnement » [Notre traduction].

³² « The very possibility of plant behavior as exhibiting certain cognitive aspects strikes many people as outrageous, whether they are plant scientists or not. » (Calvo et Keijzer 2009). « La possibilité que le comportement des plantes exprime certains aspects cognitifs est considérée comme scandaleuse pour plusieurs personnes, qu'elles soient des biologistes ou non » [Notre traduction].

Adams considère que la cognition et l'intelligence sont relatifs à des critères stricts qui ne sont pas respectés par les théories de la cognition minimale. Il admet que le traitement sophistiqué de l'information et la réponse adaptative soient des composants d'un système cognitif que l'on observe dans le fonctionnement des plantes. Cependant, il souligne qu'il manque de nombreux processus qui composent le système cognitif et maintiennent son fonctionnement. À ses yeux, ces deux éléments ne sont pas suffisants à l'émergence d'une cognition au sens littéral. De nouveau, le problème de la cognition et de l'intelligence végétale est introduit d'un point de vue sémantique. La critique consiste à dire que l'usage de ces termes sont des métaphores abusives (Adams 2018).

Adams compare les aspects de l'approche biogénique (cognition minimale) et celle anthropogénique (classique). L'approche anthropogénique s'applique aux humains. L'auteur introduit les cinq principes qui la définissent : le cerveau, le traitement de l'information, les traits comportementaux complexes, l'intentionnalité et les représentations. Cette approche définit tous les états et fonctionnements cognitifs des humains. L'approche biogénique regroupe tous les principes d'organisation biologique des êtres vivants non-humains et leurs besoins pour la survie et la reproduction (Lyon 2006). Cette approche est constituée de plusieurs éléments dont : le système contrôle, les interactions avec l'environnement, la sélection, la valence, la mémoire, l'anticipation, la continuité et l'interdépendance.

Pour Adams, il n'y a pas assez de points communs entre les deux approches pour former une théorie de la cognition unifiée pour tous les êtres vivants. Les seuls points communs identifiés sont le traitement de l'information et les traits comportementaux complexes. Démunies de cerveau, Adams ne considère pas les plantes capables d'intention et de représentation. Il associe le fonctionnement des plantes à celui des machines, les différenciant radicalement des humains et des animaux :

Some plants detect drops in temperature and this causes the leaves to fold, only to reopen when the temperature climbs. This is a kind of sensor, and it is coupled with processes that close and open the leaves (no less than closing the garage door). But the plant thinks not, cognizes not (the same as the garage door)³³. (Adams 2018, p. 28).

Selon Adams, ce que les auteurs appellent *cognition* fait plutôt référence à un comportement axé sur l'information, en réponse aux conditions variables de l'environnement. Selon lui, les processus métaboliques et sensoriels ainsi que la régulation des réponses apportées par l'organisme végétal ne sont pas des éléments suffisants pour parler de cognition. En effet, la cognition se réalise dans la transformation des informations en signification. Elle opère un passage de la sensation vers la connaissance, qui est possible uniquement grâce à des facultés mentales supérieures. La sensation a un profil informationnel différent de la pensée. L'auteur met en avant la distinction entre les informations sensorielles et les représentations conceptuelles. Par exemple, lorsqu'une personne sent la température de la pièce s'élever, elle sent l'énergie de la masse moléculaire de l'air environnant augmenter (information sensorielle). En revanche, la personne a besoin de penser à l'énergie de la masse moléculaire qui augmente pour penser à une hausse de la température (représentation conceptuelle).

Selon Adams, l'information sensorielle n'est pas cognitive même si elle provoque un mouvement de l'organisme. La cognition concerne le sens et la signification sous forme entres autres de représentations et ne s'arrête pas au stade de l'information (Adams 2018, p. 27-28). Il considère donc que la définition du terme cognition utilisée par les biologistes n'est pas la même que celle des cognitivistes.

³³ « Certaines plantes détectent des baisses de température et cela provoque le repliement de la feuille qui se rouvrira seulement lors d'une hausse de température. Ceci est un type de capteur et il est associé à des processus d'ouverture et de fermeture de la feuille (pas moins que la fermeture d'une porte de garage). Mais les plantes ne pensent pas et ne sont pas cognitives (comme les portes de garages). » [Notre traduction]

L'auteur soulève une deuxième différence entre l'information sensorielle et la cognition. Quand un détecteur d'incendie ou une plante sent de la fumée ou la trace de nourriture, une déformation de l'information n'existe pas tant que le processus fonctionne. Lorsqu'une plante referme ses feuilles à la suite d'une baisse de température, l'information sensorielle captée par l'organisme est véridique. Tandis que dans le cas de la cognition, des croyances et des pensées, l'altération de l'information est possible. Les processus cognitifs transforment le format de la représentation sensorielle en signification, ce qui peut altérer la véracité de l'information : « Processing states with meaning is important but does come with this informational cost. » (Adams 2018, p. 28).

Cet argument explique comment le niveau de la signification cognitive diverge du niveau informationnel, en y ajoutant du sens et parfois de la déformation. Selon Adams, l'explication biologique au niveau cellulaire et mécanique de certains processus observés chez les plantes ne suffit pas pour qualifier le fonctionnement interne des végétaux par le terme cognition. Le problème serait que tous les niveaux d'explication informationnels, cellulaires et mécaniques ne sont pas cognitifs. Au contraire, la cognition est un processus qui se place au-dessus du niveau informationnel (Adams 2018, p. 29).

Malgré les découvertes en neurobiologie des plantes notamment concernant le système de communication interne via le réseau cellulaire, l'emploi des termes cognition et intelligence à l'égard des végétaux demeure problématique. Comme l'explique Adams, la définition du terme cognition employé par les biologistes diverge de celle employée par les cognitivistes. Le problème qui apparaît est similaire à celui évoqué concernant l'intelligence : l'usage du terme cognition pour les végétaux est une métaphore abusive et pose la question de la définition des termes d'un point de vue sémantique.

1.3.4 Vers une nouvelle définition de l'intelligence végétale

Ces débats mettent à jour plusieurs problématiques concernant le concept d'intelligence végétale : la définition des termes intelligence et cognition, l'usage littéral ou métaphorique de ces termes dans le domaine de la biologie végétale et l'interprétation des recherches empiriques sur le fonctionnement interne des végétaux. À ce stade, la définition du concept d'intelligence végétale demeure évasive. Je propose donc d'introduire (1) une nouvelle définition de l'intelligence végétale par Trewavas (2016) et (2) la perspective de Calvo et al. (2020) sur ce concept.

Trewavas (2016) s'appuie sur une nouvelle définition de l'intelligence issue des recherches de Legg et Hunter (2007) pour concevoir une définition plus précise de l'intelligence végétale. Il retient trois grands critères pour identifier une forme d'intelligence dans le comportement d'un être vivant : (1) la faculté d'interagir avec l'environnement, (2) la réussite dans l'atteinte d'un ou de plusieurs objectifs et (3) la capacité d'adaptation à ces différents objectifs et à leurs environnements. Selon Trewavas, les plantes remplissent ces trois critères.

Les plantes interagissent (1) avec l'environnement par la compétition et les échanges de nutriments, par exemple. Grâce à la sensibilité, la mémoire et l'apprentissage, les plantes se développent en fonction des informations issues des stimuli biotiques et abiotiques. Elles sont constamment en interaction avec leurs milieux de vie et créent des relations avec des plantes de la même espèce, des plantes d'autres espèces et mêmes avec des espèces animales, comme les insectes.

L'objectif principal d'une plante est (2) la survie de son organisme et la conservation de son espèce par la reproduction.

Même si plusieurs espèces végétales sont en voie d'extinction, nombreuses sont celles qui survivent avec succès aux conditions environnementales. Leur fonctionnement complexe et leurs capacités sophistiquées permettent d'atteindre les objectifs principaux (survie, nutrition et reproduction), grâce à une distribution des tâches en sous-objectifs (germination pour les graines, exposition lumineuse pour les feuilles, recherche de nutriment pour les racines).

La plante (3) s'adapte et perfectionne son comportement grâce à plusieurs propriétés intelligentes, que ce soit l'apprentissage, le mémoire, la communication ou encore l'évaluation : « Those individual plants that can master the problems of competition and master other biotic and abiotic stresses with greater plasticity, with lower cost, with higher probability, or more rapidly are fitter and, on this basis, are more intelligent. »³⁴ (Trewavas, 2016, p. 1). Une plante est capable de s'adapter à des situations diverses et variées, grâce à sa coordination sensorimotrice. Les facteurs environnementaux jouent un rôle dans l'atteinte des objectifs, la plante se sert de son environnement pour s'adapter. La plasticité végétale assure aussi une adaptation mesurée en fonction de la niche écologique.

Calvo et al. (2020) utilisent la même définition que celle de Trewavas (2016). Selon leur perspective, les plantes détiennent trois systèmes complexes qui constituent l'intelligence d'un organisme : « Intelligence of the individual organism can then be broken down into three separate but complex systems : *behaviour-adaptability-environments* »³⁵ (Calvo et al. 2020, p. 14).

³⁴ « Les individus-plantes qui peuvent résoudre les problèmes de compétition et les stress biotiques et abiotiques avec une meilleure plasticité, un moindre coût, une haute probabilité ou une plus grande rapidité sont plus adaptées, et donc sur cette base, plus intelligentes » [Notre traduction].

³⁵ « L'intelligence d'un organisme individuel peut être séparée en trois systèmes complexes : comportement-adaptabilité-environnement » [Notre traduction].

Le comportement est un des moyens par lequel un sujet peut évaluer et comprendre ce qu'est l'intelligence. Les différents degrés d'intelligence s'expriment à travers des variations individuelles et comportementales. Par exemple, un changement dans le comportement aide à comprendre comment fonctionne l'intelligence. On distingue trois niveaux de comportement. Le niveau *psychologique*, qui fut exclusivement humain, est maintenant attribué à certains vertébrés et céphalopodes. Le niveau *biologique* s'exprime à travers la physiologie d'un organisme, il s'applique à tous les êtres vivants. Enfin, le niveau *physique* s'applique aux particules et aux éléments naturels (Hiernaux 2020, p. 12-15). Il prend en compte tous les mouvements, par exemple l'effet que produit la gravité sur une pierre qui chute d'une falaise.

Les êtres non-vivants subissent les aléas de leurs environnements tandis que les êtres vivants réagissent. Pour différencier les comportements *biologiques* et *psychologiques* des comportements *physiques*, une médiation interne intervient. Le comportement, au sens où on l'entend le plus souvent est médiatisée par l'internalisation des informations externes, ce qui provoque une réponse. Une information perçue sous forme de stimulus est traitée et évaluée pour donner lieu à une réponse ou une réaction. La médiation par le système de traitement des informations différencie un comportement d'un choc ou d'un mécanisme du niveau physique (Hiernaux 2020). Or comme nous l'avons vu, le système de communication interne des plantes via le réseau cellulaire traite et évalue les informations avant que la plante réagisse à un stimulus. Ce système interne peut faire office de médiation ce qui différencie le comportement végétal des mouvements du niveau physique. Le concept de comportement végétal est étudié plus en détails pour comprendre son fonctionnement et ses conséquences dans le troisième chapitre du mémoire.

Le deuxième système complexe de l'intelligence est l'adaptabilité, qui signifie que la plante doit être capable de s'adapter durablement aux facteurs environnementaux. Ce système rejoint le critère (3) de la définition de Trewavas.

Les auteurs rajoutent néanmoins que l'adaptabilité, la force et la rapidité des réponses varient non seulement en fonction des individus mais aussi en fonction du milieu. L'adaptabilité d'une plante se renforce en fonction des aléas de son environnement local. Par exemple, en milieu naturel, les capacités végétales sont accrues alors qu'en milieu contrôlé, elles sont faibles. Ce phénomène est expliqué en partie par le fait que lors des expériences contrôlées, le nombre de stimuli est réduit. Les plantes ont moins besoin de se défendre. Le développement de l'adaptabilité dépend en grande partie des facteurs environnementaux et des besoins. Pour tous les individus d'une même espèce, les capacités végétales ne sont pas utilisées de la même façon et avec la même intensité (Calvo et al. 2020).

L'adaptabilité est liée au troisième système : l'environnement. En effet, une plante trouve en autres des ressources pour se nourrir et des congénères pour se reproduire dans son environnement local. Elle capte les informations qui induiront son comportement par différentes voies et pour des raisons variées, nous étudierons ces aspects dans le chapitre trois.

Les deux définitions du concept d'intelligence végétale proposées par Trewavas et Calvo et al. sont complémentaires et structurées. Nous allons nous appuyer sur ces perspectives dans la suite du mémoire en étudiant plus précisément le concept de comportement et celui de l'adaptabilité. L'adaptabilité sera étudiée selon trois capacités qui permettent une adaptation durable de l'organisme : la mémoire, l'apprentissage et la communication.

Néanmoins, le biais anthropocentrique qui conduit à la nécessité de posséder un cerveau entrave encore et toujours notre compréhension du fonctionnement végétal :

« We impose our own animal view on all other organisms, which leads to expectations of visible movement as expressions of intelligence that in plants cannot be fulfilled.»³⁶ (Calvo et al. 2020, p. 14). Nous allons étudier la définition du concept d'intelligence et proposer une conception graduelle qui réunit les définitions *inclusive* et *exclusive* de l'intelligence sur un continuum.

³⁶ « Nous imposons notre propre vision animale à tous les autres organismes ce qui conduit à l'exigence que les expressions de l'intelligence soient des mouvements visibles ce qui ne peut pas être satisfait chez les plantes »[Notre traduction].

CHAPITRE 2

L'INTELLIGENCE : UN CONTINUUM MULTIDIMENSIONNEL

Une des problématiques principales de l'intelligence végétale réside dans la difficulté à trouver un consensus autour de la signification de l'intelligence. Soit la définition est trop vague, dans ce cas l'intelligence est un concept applicable à toutes les formes de vie y compris les bactéries (définition *inclusive*). Soit l'empreinte de l'anthropocentrisme la rend inutilisable dans le domaine de la biologie végétale, elle est donc réduite à l'usage métaphorique qui décrédibilise son emploi auprès des végétaux (définition *exclusive*).

Nous allons approfondir notre compréhension de ces deux définitions. D'une part, nous étudions les processus cognitifs qui influencent les comportements adaptatifs considérés comme intelligents chez l'humain. Puis nous introduisons certaines recherches et questionnements concernant les intelligences animales avec les théories de l'éthologie.

Selon les êtres vivants, leurs besoins et leurs capacités, l'intelligence a différents degrés de performance et de sophistication. Nous élaborons donc une définition de travail de l'intelligence en termes de continuum multidimensionnel. Nous décrivons tour à tour les quatre critères graduels de l'intelligence : le comportement, la mémoire, l'apprentissage et la communication.

2.1 Les définitions de l'intelligence

Une approche historique retrace l'évolution de ce concept en fonction des époques et des cultures³⁷. Elle explique les multiples sens de l'intelligence et la difficulté à circonscrire une définition simple et contemporaine.

Cette difficulté est surmontée en partie grâce aux sciences cognitives, par lesquelles une des spécificités de l'intelligence à savoir la capacité de représentation mentale, est étudiée chez les humains, puis chez certains animaux à travers l'éthologie cognitive.

2.1.1 Les intelligences humaines : le système cognitif

Les comportements intelligents chez l'humain sont multiples : résoudre un problème mathématique, apprendre par cœur un cours de droit, s'orienter dans l'espace ou encore éviter un accident de la route. Notre espèce détient des facultés cognitives et mentales complexes qui ont contribué au développement de nos modes de vie et nos besoins.

À l'heure actuelle, l'intelligence humaine n'est plus utilisée uniquement pour la survie de l'individu ou de l'espèce. Les moyens adaptatifs ne concernent plus l'appréhension d'une nature dangereuse mais plutôt celle de cultures diverses et variées. D'un côté, l'intelligence est associée au fonctionnement de la structure cognitive qui permet entre autres de réaliser ces comportements. Et de l'autre, l'intelligence caractérise les multiples comportements qui sont adapté à un problème ou une situation précise.

³⁷ L'objectif est de présenter les grandes interprétations de l'intelligence à travers notamment l'histoire de la philosophie. Cependant, toutes les théories de l'intelligence n'apparaissent pas dans cette section non-exhaustive, cela demanderait sûrement l'œuvre d'un mémoire entier.

Il y a donc plusieurs moyens d'étudier les différentes manifestations de l'intelligence humaine. Nous commençons par (1) l'étude du système de traitement de l'information et des processus cognitifs, qui se réalisent à l'aide de toute la complexité des représentations mentales produites par le système cognitif. Puis nous étudions (2) l'adaptation comportementale du sujet face à des situations spécifiques, qui est influencée par ses processus cognitifs.

La cognition (1) est un système de traitement dynamique qui transforme une information (sensation) en une signification (connaissance). Le système cognitif construit des représentations pour concevoir mentalement un objet de manière plus compréhensible. Ce système peut être constitué de plusieurs composants mécaniques, chimiques, photoniques et même biologiques.

Tout d'abord, il assure l'analyse et l'intégration des informations, puis il structure les connaissances. Les processus cognitifs forment les différents modes par lesquels l'individu traite l'information et y répond potentiellement par une action qui prend la forme d'un comportement. La mémoire, le langage, la perception et l'apprentissage sont des exemples de processus cognitifs.

Dans le sens commun, les représentations mentales désignent les informations conscientes et intentionnelles, transmises et stockées par ce système cognitif afin que le sujet puisse les utiliser, comme le décrit la citation suivante :

«What this reading means for cognitive science is that the brain exploits mechanisms to keep track of perceived objects and store this "impression" in a way that it can be retrieved and used if necessary. »³⁸ (Scheutz 1999, p. 1).

³⁸ « Ce que cette lecture signifie pour les sciences cognitives est que le cerveau exploite des mécanismes qui gardent des traces des objets perçus et conservent ses « impressions » de manière qu'elles puissent être rappelées et utilisées si nécessaire ». [Notre traduction].

Le cerveau garde une trace et un souvenir de l'objet perçu sous forme de représentations mentales. Grâce aux processus cognitifs, la représentation mentale peut être mémorisée pour un usage ultérieur. Ce système et ses processus cognitifs fonctionnent donc grâce à cette capacité de représentation. L'action de *penser* consiste à transformer ces représentations. Dans son cerveau, le sujet construit la représentation mentale de l'objet du monde extérieur perçu par ses sens. Cette représentation a une signification et constitue une connaissance. Dans ce cas, la personne conçoit intentionnellement une représentation qui devient une image mentale. Elle peut être stockée et réutilisée consciemment grâce aux processus de stockage et de rappel par exemple. La représentation est sémantique et symbolique. Son rôle est de donner du sens à ce qui nous entoure.

Du point de vue de la théorie représentationnelle, la représentation mentale n'est pas toujours consciente et intentionnelle. Elle peut aussi prendre la forme d'une « structure qui collecte, conserve, et contribue à la transmission de l'information. » (Smortchkova 2020, p. 17). Elle est une entité physique qui prend forme dans le cerveau. Les représentations ne sont pas toujours attribuées au sujet conscient et entier. Il y a une distinction entre le niveau cognitif global, qui fait référence aux représentations conscientes d'une personne et les sous-niveaux cognitifs qui analysent le sujet et les processus en sous-systèmes. Les représentations mentales que l'on qualifie d'inconscientes sont des attributs des sous-systèmes.

Elles ont des caractéristiques sémantiques, mais aussi syntaxiques et matérielles. Elles ne concernent plus uniquement le sens des choses, mais prennent en compte les relations qui existent entre les différentes représentations. Le contenu de ces représentations s'incarne dans un ensemble de neurones et il possède des propriétés qui lui permettent d'être en lien avec d'autres contenus représentationnels (Steiner 2005). La théorie computationnelle ajoute l'hypothèse que les systèmes de traitement sont structurés par des algorithmes qui permettent de manipuler ces représentations.

Elles sont reliées les unes aux autres, s'influencent mutuellement selon certaines règles. La citation suivante précise cette hypothèse : « « Manipuler des symboles », c'est donc raisonner (transformer, produire...) sur des représentations de format sentenciel uniquement à partir des propriétés syntaxiques de ces dernières et en suivant des règles formelles (dont nous n'aurions qu'une connaissance « tacite ») de la forme « si... alors... », spécifiables dans un algorithme. » (Steiner 2005, 17). Cette théorie part du principe que le cerveau humain est comparable au fonctionnement d'une machine qui utilise des représentations mentales selon des relations de causalité et des règles strictes. Les représentations, qu'elles soient conscientes ou bien inconscientes, permettent l'acquisition, le traitement et l'accumulation des connaissances que nous avons sur le monde. Elles assurent une correspondance fonctionnelle entre des éléments de l'environnement et des processus dans le système nerveux, ce qui permet à l'humain de s'adapter (Vauclair 2016; Gallistel 1990).

Chez l'humain, les processus cognitifs tels que la perception, la communication, la prise de décision, le raisonnement ou la mémoire fonctionnent donc à l'aide des représentations mentales. L'intelligence regroupe tous les processus cognitifs qui permettent de comprendre le monde, d'analyser les éléments essentiels d'une situation avant d'agir, d'apprendre et de s'adapter. L'intelligence assure une fonction adaptative grâce à l'ensemble des traitements de l'information et des processus du système cognitifs. L'intelligence est :

[. . .] certain set of cognitive capacities that enable an individual to adapt and thrive in any given environment they find themselves in, and those cognitive capacities include things like memory and retrieval, and problem solving and so forth. There's a cluster of cognitive abilities that lead to successful adaptation to a wide range of environments.³⁹ (Legg et Hutter, 2007, p. 6).

³⁹ « [...] ensemble de capacités cognitives qui rendent possible pour un individu de s'adapter et de prospérer dans l'environnement dans lequel il se trouve, et ces capacités cognitives inclut les éléments tels que la mémoire et le rappel, la résolution de problèmes, etc... Elles sont un ensemble d'habiletés

Ces différents processus influencent, améliorent et corrigent les comportements, grâce à l'actualisation constante des connaissances. Les comportements adaptés d'une personne résultent donc de l'interaction des sous-systèmes cognitifs organisés et du système cognitif global, qui génèrent la capacité d'adaptation à l'environnement. Par exemple, grâce aux processus de mémorisation, nous évitons de nous mettre dans une situation dangereuse lorsque nous pouvons la reconnaître. Grâce au raisonnement et à la résolution de problème, nous pouvons nous sortir d'une situation problématique. L'intelligence regroupe donc tous les processus cognitifs qui participent à l'adaptation individuelle et se manifeste par les comportements qui résultent de l'analyse interne de l'information.

Les comportements dits intelligents (2) sont le résultat du traitement cognitif. Ils sont variables et prennent différentes formes en fonction de la situation. Un comportement est dit intelligent et adapté lorsqu'il répond à une situation caractérisée par les sept critères ci-dessous :

The ability to undertake activities that are characterized by (1) difficulty, (2) complexity, (3) abstractness, (4) economy, (5) adaptedness to goal, (6) social value, and (7) the emergence of originals, and to maintain such activities under conditions that demand a concentration of energy and a resistance to emotional forces.⁴⁰ (Legg et Hutter, 2007, p. 6).

En effet, toutes les situations ne requièrent pas une réponse particulièrement intelligente. Cependant, dans certains cas, la mobilisation des connaissances et de l'intelligence est nécessaire pour surmonter un problème ou un contexte qui demande une attention accrue sur plusieurs aspects.

cognitives qui guide vers une adaptation efficace à un large éventail d'environnements »[Notre traduction].

⁴⁰ « L'habileté à réaliser les activités caractérisées par la difficulté, la complexité, abstraction, l'économie, l'adaptabilité à un objectif, la valeur sociale et l'émergence de l'originalité, et de maintenir ses activités dans des conditions qui requièrent une concentration d'énergie et une résistance émotionnelle » [Notre traduction].

Le comportement est donc qualifié d'intelligent lorsqu'il fait preuve d'un usage adapté des connaissances, face à des situations complexes. Néanmoins, il existe plusieurs formes d'intelligences qui s'incarnent par des comportements différents. Par exemple, il existe des intelligences intellectuelles, émotionnelles ou même pratiques. Un exemple illustre la polymorphie de l'intelligence et sa dépendance aux connaissances acquises.

Supposons que trois personnes se perdent séparément dans la forêt lors d'une balade. Pour retrouver son chemin, la première opte pour prendre de l'altitude afin d'avoir une meilleure visibilité, la deuxième cherche le nord en fonction de l'orientation du soleil et la troisième tente de trouver des repères visuels. Elles utilisent des techniques différentes en fonction de leurs connaissances et de leurs expériences pratiques. Il n'existe pas de *bonne* façon de faire dans cette situation. Le comportement intelligent repose sur une utilisation rapide et adaptée des compétences et connaissances de la personne. Les intelligences se manifestent à travers une variabilité comportementale.

Dans cette section, nous avons détaillé la définition de l'intelligence d'un point de vue cognitif. L'intelligence *exclusive* ne regroupe pas simplement l'ensemble des moyens adaptatifs, mais plutôt, elle est une capacité d'adaptation individuelle assurée par les fonctions cognitives et donc par la représentation mentale. Elle prend plusieurs formes (pratique, intellectuelle, émotionnelle, etc..) et se manifeste selon plusieurs degrés de performance à travers des comportements variés.

2.1.2 Les intelligences animales

Le comportement intelligent chez les animaux est évalué au regard de la réaction de l'animal face à une nouvelle situation et de sa capacité à transmettre une connaissance.

L'intelligence animale est aussi observée et reconnue à partir des capacités de construction et de création d'un système de communication (Delsol 2006, 85). Des observations étonnantes quant à ces capacités constituent le fondement du concept d'intelligence animale.

Par exemple, les cétacés tels que les poulpes ont un langage complexe, ils développent des techniques de chasse et des relations dans lesquels nous pouvons observer du jeu entre les individus. (Godfrey-Smith 2018). Les éléphants ont une excellente mémoire et sont capable de reconnaître la mort de leurs congénères (Delsol 2006, p. 87). Les loups apprennent les règles de la meute, développent des techniques de communication et de chasse. Le comportement des grands singes suggère la possession de capacités cognitives communes à celles des humains, notamment une intelligence pratique très développée et une intelligence parfois intellectuelle (Pouydebat 2017 ; Delsol 2006, p. 83).

Nous allons étudier (1) comment la définition *exclusive* de l'intelligence est utilisée en éthologie cognitive puis (2) ce que la définition *inclusive* apporte au concept d'intelligence animale.

D'un côté, certains chercheurs tentent (1) d'appliquer la définition *exclusive* de l'intelligence aux animaux. Ils supposent que les animaux ont des capacités cognitives similaires à celles des humains. En éthologie cognitive, les chercheurs appliquent la même méthode pour étudier l'intelligence animale que celle utilisée pour comprendre l'intelligence humaine. Ils font usage de la définition *exclusive* de l'intelligence à l'égard des animaux. L'intelligence animale regroupe donc tous les processus cognitifs des animaux qui leur permettent de concevoir des comportements adaptés et individuels (Waal 2016). Or, ces processus cognitifs doivent eux-aussi faire usage des représentations mentales.

Il semblerait que certains animaux manient les représentations mentales :

(...) il apparaît que l'homme et l'animal disposent partiellement des mêmes procédures de catégorisation et de conceptualisation, ce qui est le reflet probable de l'histoire évolutive des espèces. Les stratégies de catégorisation ont certainement une fonction adaptative. (Vauclair et Kreutzer 2004, p. 136).

La catégorisation perceptuelle et conceptuelle permet aux animaux entre autres de répondre de manière adaptée à des stimuli particuliers. La catégorisation⁴¹ repose sur les processus de mémorisation ainsi que sur l'apprentissage. L'animal a appris à distinguer certains éléments les uns des autres. Il est capable de les mémoriser puis de se les rappeler lorsqu'il doit les utiliser et les transmettre à ses congénères. Afin de distinguer plusieurs catégories de faits ou d'objets, le sujet doit accorder un sens à ces informations pour pouvoir les classer. Par exemple, les guêpes qui font leur nid dans la terre sont capables de retrouver leur chemin : « On a montré qu'elles le retrouvent en reconnaissant les objets situés autour, des pommes de pin par exemple. » (Delsol 2006, p. 82).

La présence et le fonctionnement de ces processus supposent que les animaux utilisent des représentations mentales (Gallistel 1990). En éthologie cognitive, l'usage adapté de ces processus constitue ce que l'on appelle l'intelligence animale.

Cependant, tous les animaux tels que les éponges et les méduses ne détiennent pas de système nerveux. Ils sont alors exclus du concept d'intelligence animale, bien qu'ils se comportent de manière adaptée à leur environnement. Qui plus est, nous ne pourrions jamais réellement savoir si un animal est capable de se représenter un objet comme nous le faisons dans notre cerveau humain.

Ainsi, une autre hypothèse (2) consiste à utiliser la définition *inclusive* de l'intelligence pour comprendre le concept d'intelligence animale. Pouydebat explique dans son livre que :

⁴¹ « Catégoriser consiste à regrouper mentalement des objets considérés comme équivalents d'un certain point de vue » (Blaye 2007).

L'intelligence est une fonction adaptative partagée par tous les animaux. Elle permet de répondre le mieux possible aux contraintes du milieu et du contexte, que l'on ait des plumes, des mains, une trompe, dix pieds, des écailles, de la fourrure, des tentacules, un squelette ou pas... (Pouydebat 2017).

En ce sens, l'intelligence animale semble s'appuyer sur la définition *incluse* de l'intelligence selon laquelle tous les moyens adaptatifs mis à disposition de l'organisme sont pris en compte. Elle est donc liée à la capacité de survie et de reproduction. Les animaux qui sont capables de s'adapter le mieux possible aux facteurs environnementaux sont ceux qui survivent et perpétuent leur espèce. Dans le règne animal, les comportements intelligents se manifestent au niveau individuel, avec la capacité de fabrication et d'utilisation des outils, et au niveau collectif avec l'apprentissage des règles et la transmission des informations. Il y a donc une distinction entre les comportements dits intelligents au niveau individuel, comme la construction d'un nid pour les oiseaux et ceux au niveau collectif, avec le fonctionnement d'une meute de loup ou d'une fourmilière. Dans cette perspective, l'intelligence animale s'observe par les variations comportementales et met en l'avant l'aspect pratique plutôt que l'aspect cognitif.

L'hypothèse (1) selon laquelle le concept d'intelligence animale induit nécessairement des capacités cognitives et représentationnelles fait référence à l'hypothèse *simple* du *Canon de Morgan*. Tandis que l'hypothèse (2) selon laquelle les moyens adaptatifs observable par la variation comportementale d'un animal rejoint l'hypothèse *couteuse*. En ce sens, comme pour le concept d'intelligence végétale, le concept d'intelligence animale rejoue la théorie du *Canon de Morgan* (Sober 1998; 2005). Selon ce principe de rigueur scientifique, il revient au chercheur d'éviter le biais anthropomorphique lorsque l'on observe un comportement animal. Ici, l'hypothèse (1) attribue des facultés de haut niveau à une action animale alors que celle-ci peut être interprétée par des facultés de niveau inférieur (2).

Il semble donc qu'il faille abandonner l'hypothèse (1) *simple* au profit de l'hypothèse (2) *couteuse*. En ce sens, les animaux les moins développés seraient inclus dans le concept d'intelligence animale.

Chez les animaux, il existe plusieurs intelligences notamment une intelligence pratique, émotionnelle (reconnaissance de la mort) et parfois intellectuelle (les grands singes) qui sont développées à des degrés plus ou moins élevés. L'intelligence pratique a potentiellement un degré de complexité plus important chez les animaux que chez les humains étant donné qu'ils évoluent dans des milieux parfois hostiles. En revanche, l'intelligence intellectuelle a un degré de sophistication moins élevée chez les animaux que chez les humains. Le degré d'intelligence dépend en partie de la complexité des fonctions telles que la mémoire, l'apprentissage et la communication qui influencent la variabilité comportementale.

La définition *inclusive* de l'intelligence qui constitue l'hypothèse (2) amène au concept de continuum multidimensionnel que nous allons présenter dans la section suivante.

2.2 L'intelligence : un continuum multidimensionnel

À travers nos recherches, nous avons identifié d'une part la définition *incluse* de l'intelligence regroupant l'ensemble des moyens adaptatifs et de l'autre la définition *exclusive* attribuée aux individus qui détiennent un système nerveux complexe. L'étude de la définition *incluse* conduit à une diversité d'individus et de comportements variables.

Selon ce point de vue, elle amène à une conception graduelle de l'intelligence. En effet, l'intelligence se manifeste sous plusieurs degrés en fonction des espèces et des individus. Elle regroupe de multiples comportements et capacités.

Il nous semble que le concept de continuum multidimensionnel est une approche qui fait du sens pour identifier et définir les degrés d'intelligence. L'intelligence est multidimensionnelle. Au cours des sections précédentes, nous avons identifié plusieurs critères pour parler d'intelligence : le comportement, la mémoire, l'apprentissage et la communication. Ces critères sont ceux qui participent le plus activement à l'adaptabilité de l'individu.

Le terme continuum qualifie la graduation de ces critères. En effet, leurs degrés de sophistication dépendent de l'individu, de ses capacités et de son milieu de vie. Ces quatre critères se manifestent sous des formes différentes selon la situation et les besoins que ce soit au niveau individuel ou au niveau de l'espèce. Nous allons étudier tour à tour les quatre critères de l'intelligence pour identifier leur fonctionnement et leurs différentes manifestations.

2.2.1 Les comportements

Le comportement des êtres vivants est souvent défini comme une réponse active d'un organisme aux stimuli perçus. Il est une réaction à certaines circonstances et aux variations du monde extérieur (Silvertown et Gordon 1989). Le comportement est observable. Le comportement n'est pas une simple réaction réflexe. Au contraire, il est le résultat de l'analyse réalisée à l'aide de différents processus : « Pour qu'il y ait comportement, la réaction ne peut donc pas dépendre uniquement de la stimulation sans médiation » (Hiernaux 2020, p. 13). En effet, pour différencier un mécanisme d'un comportement, le traitement interne de l'information joue un rôle primordial. Par exemple, se baisser pour ramasser des clefs et ressentir une douleur aux lombaires. Le fait de se baisser pour ramasser quelque chose est un comportement qui résulte d'une *médiation*.

Ici le premier stimulus donne l'information suivante : les clefs sont tombées. L'information est traitée et donne lieu à un comportement : se baisser pour les prendre. En revanche, ressentir la douleur n'est pas un comportement, mais plutôt une information que le corps transmet.

D'autre part, le comportement est un concept relatif dont l'interprétation dépend du contexte dans lequel il est observé et formulé. Par exemple, dire : un sportif a chuté de la falaise. Cette phrase sous-entend que la personne a subi cette situation et cela ne rentre pas dans la catégorie d'un comportement. Cependant, pour la même situation, dire : un sportif a fait une mauvaise analyse de terrain et il s'est accroché à une prise invalide entraînant sa chute, cela change l'interprétation de la scène. Dans le deuxième cas, la chute est la conséquence d'un comportement. L'observateur a donc un rôle important dans l'analyse des comportements, qui doivent donc être étudiés dans un cadre préétabli.

Selon ce point de vue, certains logiciels informatiques ou robots, qui intègrent des informations extérieures, les analysent et réagissent en conséquence, expriment un comportement. Toutes les entités qui détiennent un système de traitement de l'information ont des comportements. Cependant, il existe une gradation dans l'expression des comportements qui dépend des entités, de l'action engagée par cette entité, de la manière dont les informations sont traitées et du contexte dans lequel le comportement est effectué. Une conception non-binaire prend en compte la variabilité des comportements. Quatre critères sont retenus pour identifier un comportement et ses gradations : (1) la complexité du mécanisme de traitement de l'information, (2) la stabilité de l'entité en question ainsi que (3) la quantité et (4) la signification des *inputs* intervenants dans le traitement (Muszynski et Malaterre 2019).

Muszynski et Malaterre considèrent que plus un mécanisme est complexe, plus son résultat peut être considéré comme un comportement.

Un mécanisme est complexe lorsqu'il met en œuvre un certain nombre d'entités, de relations et d'activités. Cependant, la complexité est un concept difficile à évaluer, ils proposent donc trois sous-critères pour l'analyser. Le premier consiste à dire que si le mécanisme n'est pas encore complètement compris par les découvertes scientifiques et biologiques récentes, cela révèle une forme de complexité inhérente au fonctionnement de ce mécanisme. En effet, si à la suite de plusieurs années d'étude sur le même mécanisme, des rouages restent encore à expliquer pour décrire son fonctionnement, on peut supposer une sophistication accrue du mécanisme.

Le second présuppose que les mécanismes issus d'une activité consciente et d'une prise de décision qui restent encore partiellement inexpliqués étant donné qu'elles relèvent de mécanismes neuronaux développés, sont considérés comme complexes. Le troisième critère considère que les mécanismes qui incluent partiellement ou complètement d'autres mécanismes dans leur fonctionnement démontrent une forme de complexité. Par exemple, le réflexe est un type de mécanisme qui peut être inclus dans celui d'un choix délibéré. Le mécanisme du choix délibéré serait donc plus complexe que celui du réflexe, étant donné qu'il inclut dans son fonctionnement un plus grand nombre de mécanismes (Muszynski et Malaterre 2019, p. 4-5).

La stabilité de l'individu et du mécanisme est le deuxième élément qui permet de distinguer un comportement. Le comportement provoque nécessairement un changement ou une modification. Cependant, il se différencie des phénomènes qui induisent des changements durables et significatifs pour l'individu en question. Un changement est stable lorsqu'il ne remet pas en cause l'équilibre de l'entité, par exemple cela exclut le développement ou la décomposition qui induisent des changements si importants que l'entité dans son ensemble est modifiée. Au contraire, le comportement induit un changement relatif à l'existence de l'entité, par exemple la production ou création de nouvelles entités, sans que cette production n'affecte la stabilité de l'entité créatrice.

Par exemple, la construction d'une toile est un comportement, étant donné que la production de l'araignée ne remet en cause ni la stabilité des mécanismes induis par cette création, comme les mécanismes sensoriels et psycho-neurologiques, ni la stabilité de l'individu en question (Muszynski et Malaterre 2019, p. 5).

Les deux derniers critères sont relatifs à la quantité et les différences significatives des *inputs* (stimulus) réalisés lors du phénomène. Au plus les *inputs* sont nombreux lors du mécanisme, au plus ce mécanisme induit un comportement. Un mécanisme dont le résultat est créé grâce à un nombre élevé de stimuli aura plus de chance d'être considéré comme un comportement.

Cependant, tous les stimuli ne jouent pas les mêmes rôles dans l'émergence d'un comportement. Seuls les stimuli qui produisent une différence significative dans l'*output* qui sont pris en compte : « If, on the other hand, only one of the trees grows much faster or slower due to particular inputs, then those particular inputs will be considered difference-making and therefore relevant to behaviour attribution »⁴² (Muszynski et Malaterre 2019, p. 6).

Dans cet exemple, un stimulus particulier a provoqué la croissance plus ou moins rapide de l'arbre. Ce stimulus est significatif car il induit une différence dans le comportement, ici la croissance de l'arbre. Si tous les arbres voisins font la même taille, alors aucun *input* significatif est présent. En revanche, si un arbre grandit deux fois plus vite que les autres, alors il existe un *input* particulier qui crée cette différence comportementale. Seuls les stimuli qui causent une différence significative dans le mouvement naturel de l'organisme sont des critères. (Muszynski et Malaterre 2019, p. 5-6).

⁴² « Si, d'autre part, seulement un des arbres se développe plus vite ou plus doucement dû à un *input* particulier, alors cet *input* fera une différence et par conséquent, il sera significatif dans l'attribution d'un comportement » [Notre traduction].

Cette théorie non-binaire considère le comportement sur un spectre graduel et multidimensionnel. Un comportement est identifié grâce aux critères précédents. Il peut soit satisfaire tous les critères, soit satisfaire un sur quatre, soit trois sur quatre, etc... Comme l'intelligence, le comportement est un continuum constitué de quatre critères. Le degré de stabilité ou de complexité peut varier en fonction des individus et des situations. Un comportement peut être plus ou moins complexe ou plus ou moins stable en fonction de l'individu, de ses capacités et de la situation.

Dans nos recherches nous venons d'étudier la définition et les différents degrés d'un comportement. Il nous apparaît comme un phénomène graduel et multidimensionnel. Il semble donc que la définition de travail de l'intelligence en termes de continuum multidimensionnel soit adaptée aux manifestations variables et individuelles des comportements.

2.2.2 La mémoire

Dans cette section, nous utilisons plusieurs approches pour montrer que les mémoires humaines et animales sont aussi graduelles et variables. L'approche psychologique explique les différences entre les multiples mémoires humaines. L'étude des mémoires animales montrent que les processus de mémorisation se forment en fonction des activités et des besoins de l'entité.

Un processus de mémorisation est une activité cognitive dynamique et primordiale au développement de l'organisme, de l'identité et de la relation à l'environnement. Il existe plusieurs formes de mémoire⁴³ qui sont utilisées pour des opérations diverses.

⁴³ La mémoire regroupe deux processus : celui d'apprendre quelque chose et celui de s'en rappeler (restitution) à plus ou moins long terme pour utiliser les informations (Purdy et al. 2001). La mémoire permet de « used for both the product of learning and process of retention and retrieval »⁴³ (Crowder

La première est la mémoire immédiate ou sensorielle dont la capacité de stockage est d'environ deux secondes. Par exemple le visage d'un passant dans la rue ou un numéro de téléphone entrevu sur un document officiel. Lorsque l'individu ne porte pas attention aux informations perçues, elles ne sont stockées que quelques secondes. Certaines informations sensorielles peuvent être accumulées plus longtemps si on y prête attention.

On mobilise alors la mémoire à court terme qui permet de stocker temporairement l'objet. Cette mémoire de travail est utilisée pour stocker des informations pendant 1 seconde à 10 minutes. L'objectif est de stocker une information entre deux tâches, pour qu'elle ne soit pas effacée par une quelconque distraction (Purdy et al. 2001). Les scientifiques comparent ce système de mémorisation avec une calculatrice. Le stockage temporaire est actif et en mouvement. Il établit des liens entre les différentes informations, traite les informations à court terme et envoie celles qui sont importantes vers la mémoire à long terme. La répétition d'une information consolide son passage vers la mémoire à long terme (Brown 1992).

La mémoire à long terme assure le stockage durable voir permanent d'une information. Elle est constituée de trois étapes distinctes qui assurent la réalisation complète des deux capacités décrites précédemment (mémorisation et restitution). Tout d'abord, le sujet apprend et intègre une information dans le cerveau, cette première étape est l'encodage : « Encoding is not simply a synonym of learning. Encoding typically refers to the learning of events that can be represented internally, such as memory for events, words, or faces »⁴⁴ (Purdy et al. 2001, p. 6). C'est le processus qui transforme les éléments contenus dans le stimulus en traces mnésiques.

2014, p. 4). « d'utiliser à la fois le produit de l'apprentissage et les processus de maintien et de rappel » [Notre traduction].

⁴⁴ « L'encodage n'est pas simplement un synonyme de l'apprentissage. L'encodage réfère typiquement à l'apprentissage des événements qui peuvent être représentés intérieurement, comme la mémoire des expériences, des mots ou des visages » [Notre traduction].

La trace mnésique détermine ce qui peut être représenté dans le système cognitif, comme un verbe. L'encodage est le processus commun à toutes les formes de mémorisation. Il assure la mise en mémoire de l'information.

Ensuite, l'étape de consolidation désigne le processus par lequel la trace mnésique est maintenue à plus ou moins long terme. C'est l'étape lors de laquelle une information passe de la mémoire à court terme à la mémoire à long terme. La consolidation est le stockage qui maintient l'information apprise dans le temps. Enfin, la dernière étape est celle du rappel lors duquel l'information est extraite du stockage pour un usage précis : « Retrieval refers to how memories are remembered, brought to awareness, or used in behavior. Retrieval is the process whereby the correct and appropriate memory is called upon at just the right time »⁴⁵ (Purdy et al. 2001, p. 7).

Le processus de rappel est donc la manière dont l'information est restituée, elle revient à la conscience. Le souvenir retourne dans la mémoire à court terme pour être accessible directement. Le rappel assure un usage approprié des connaissances par les différentes mémoires à long terme, au niveau comportemental par exemple. En effet, il existe plusieurs formes de mémoire à long terme, composées d'éléments indépendants et multiples, explicitées par l'approche psychologique (Rémon 2019; Bruning, Schraw, et Ronning 1999).

Dans le schéma (voir Annexe B), on observe les échanges d'informations entre la mémoire de travail et la mémoire à long terme que nous avons décrit précédemment. La mémoire à long terme se divise en deux branches. Sur la première se situe tout d'abord la mémoire explicite ou déclarative qui requiert un certain degré de pensée consciente. Elle mémorise les informations conceptuelles qui peuvent être exprimées par le langage. Cela comprend l'ensemble des connaissances théoriques de l'individu.

⁴⁵ « Le rappel réfère à la manière selon laquelle les souvenirs sont retrouvés, ramenés à la conscience ou utilisés dans le comportement. Le rappel est un processus par lequel le souvenir correct et approprié est appelé au bon moment » [Notre traduction].

La mémoire déclarative se divise elle-même en deux sections : la mémoire sémantique et la mémoire épisodique.

La mémoire épisodique enregistre et récupère d'une part les informations concernant les événements qui sont arrivés au sujet (mémoire biographique et autobiographique). Elle mémorise les actions vécues, par exemple un départ en voyage ou le deuil d'un proche. Les informations sont organisées et classées par ordre chronologique. Cette mémoire retient le contexte, l'intensité et les ressentis relatifs à l'action. D'autre part, la mémoire épisodique stocke les intentions de l'individu (mémoire prospective). Elle enregistre les actions que le sujet veut réaliser dans le futur. (Singer et Blagov 2004).

La mémoire sémantique quant à elle enregistre les connaissances générales acquises sur les aléas du monde. Elle effectue une organisation conceptuelle des idées et des mots. Le lien entre les informations se réalise en fonction du sens et de la signification saisis par l'intellect. Par exemple, le fait que Rome soit la capitale de l'Italie sera mis en relation avec les connaissances préalables sur les différentes capitales du monde, dans le domaine de la géographie. Cette mémoire est un système formel. Elle catégorise et conçoit une hiérarchie entre les souvenirs, la cohérence logique est assurée.

La deuxième branche de la mémoire à long terme désigne la mémoire implicite. Contrairement à la mémoire déclarative, elle ne se constitue d'aucune pensée consciente mais assure la réalisation quotidienne des tâches apprises au cours de la vie. Elle ne demande pas d'effort conscient de rappel et fonctionne grâce à un amorçage direct des informations. Elle regroupe deux formes de mémorisation : une mémoire procédurale et une mémoire émotionnelle.

La mémoire procédurale est une mémoire de la motricité qui répertorie les savoirs faire et les comportements acquis sous forme de règles de production ou de conduite. Elle prend en compte les conditions nécessaires à la réalisation d'une action. Elle permet d'acquérir, de retenir et d'utiliser les habilités motrices.

Par exemple, l'action d'avancer quand le feu est vert est une connaissance procédurale. Elle résiste au temps malgré les dégradations dues au vieillissement et aux maladies.

La mémoire émotionnelle ou conditionnement émotionnel permet d'associer une émotion particulière à un souvenir. Elle contribue à la construction de la personnalité et l'identité de l'individu. Elle se rapproche de la mémoire sensorielle à l'exception que les émotions sont stockées aussi longtemps que le souvenir auquel elles sont associées.

En fonction des personnes, les mémoires ont un degré de complexité plus ou moins performant. Tous les humains n'ont pas les mêmes capacités de mémorisation, ces gradations s'expriment à travers la différence d'âge, le handicap, les multiples centres d'intérêt, etc... Par exemple, une personne peut avoir des facilités à retenir une date ou une capitale (mémoire déclarative, sémantique) alors qu'une autre sera plus apte à enregistrer les informations relatives à un savoir-faire (mémoire implicite, procédurale). Ces gradations existent aussi entre les humains et les animaux, deux espèces qui ont des capacités de mémorisation avec des degrés différents.

Chez les animaux, il existe aussi plusieurs formes de mémoires qui diffèrent en fonction des espèces. Les mémoires animales sont observées grâce aux comportements des animaux et leurs processus cognitifs. Par exemple, de nombreuses expériences ont étudié la mémoire spatiale et épisodique chez les rats, qui sont capables de retrouver l'endroit où ils ont trouvé de la nourriture dans un labyrinthe (Babb et Crystal 2005; 2006). La mémoire épisodique est une forme de mémorisation qui fut longtemps attribuée uniquement à l'humain, car elle suppose que l'entité soit capable de se situer dans le temps et l'espace.

Cependant, des expériences montrent comment un animal se repère dans l'espace et se remémore l'endroit où il a entreposé ses vivres. Par exemple, le geai buissonnier cache sa nourriture et la retrouve plus tard pour la consommer (N. S. Clayton et Dickinson 1998; N. Clayton, Yu, et Dickinson 2001; de Kort, Dickinson, et Clayton 2005).

Certains animaux sont capables d'enregistrer et de se rappeler des événements qu'ils ont vécu. Cela relève de la mémoire épisodique et de la mémoire à long terme ; ces oiseaux sont capables de stocker l'information pendant plusieurs mois (Raby et Clayton 2010). Plusieurs expériences sur les chiens montrent aussi une capacité de mémorisation des objets et des actions entreprises par son entourage, sur le long terme (Fugazza, Pogány, et Miklósi 2016). Ils sont aussi dotés d'une mémoire sensorielle (photographique, visuelle, auditive, etc...).

Certains animaux sont donc capables d'enregistrer les informations qu'ils ont vécues, qui leur sont utiles et dont ils ont fait usage à un moment donné. Ils conservent sur le long terme les informations dont ils pourront se servir à l'avenir (Roberts 2006). Ces recherches montrent que certains animaux ont acquis des capacités de mémorisation relatives à leurs activités et leurs besoins.

Certains animaux retiennent le *quoi*, le *où* et le *quand*, grâce à leur perception et leurs processus cognitifs. Ces aptitudes relèvent de la mémoire implicite. Le développement des processus de mémorisation observés chez les animaux divergent sur certains plans des mémoires humaines. Ils ne sont pas capables de décrire verbalement leurs souvenirs comme l'humain le fait grâce à une mémoire déclarative (explicite). Ils ont des souvenirs pratiques, chronologiques et spatiaux, qui influencent leurs comportements et permettent une adaptation à l'environnement.

Nos recherches mettent en évidence les différents degrés de mémorisation. Comme le comportement, la mémoire n'est pas un concept qui s'exprime de manière uniforme. Au contraire, il a différentes formes (par exemple court terme ou long terme), différentes fonctions (mémoire des savoirs pratiques et des connaissances théoriques), différentes forces et usages en fonction des entités (enfants, personnes âgées, chiens).

2.2.3 Les processus d'apprentissage

Bien que la mémoire et l'apprentissage soient inters-reliés, ils demeurent deux processus adaptatifs et cognitifs distincts. L'apprentissage correspond pour la plupart des espèces animales à l'adaptation des individus à leur environnement⁴⁶. Le processus d'apprentissage est ce qui permet d'élaborer ou de transformer une connaissance (Bransford et Schwartz 1999). Il désigne à la fois le processus opérationnel qui induit un changement durable au niveau cognitif et le produit de ce processus. « Where learning as process refers to the change as it is taking place, learning as product refers to the outcome of that process. »⁴⁷ (Alexander, Schallert, et Reynolds 2009, p. 180).

En effet, l'apprentissage réfère en premier à la combinaison de plusieurs éléments neuronaux qui provoque un changement d'état interne, par exemples la réalisation de nouvelles connexions pour traiter l'information et concevoir une connaissance. En second, le processus donne lieu à un produit fini (nouvelle connaissance) qui influence le comportement de l'individu.

L'apprentissage est donc le processus par lequel le comportement d'un être vivant change en fonction des expériences vécues : « *learning is a lasting change in an organism's behavior that result from experience* »⁴⁸ (Purdy et al. 2001, p. 8). Grâce à notre expérience du monde, dont plusieurs informations sont transmises au système cognitif, l'apprentissage influence notre comportement en fonction de l'information perçue et des connaissances acquises pour qu'il soit le plus adapté possible.

⁴⁶ « Being alive means being a learner. Being alive for humans brings with it the inevitability of learning, as well as its necessity. In effect, one cannot prevent learning from occurring (inevitable), nor can one hope to survive unless learning happens (essential). » (Alexander, Schallert, et Reynolds 2009, p. 178).

⁴⁷ « Quand l'apprentissage comme processus réfère au changement qui a lieu, l'apprentissage comme produit réfère au résultat du processus » [Notre traduction].

⁴⁸ « L'apprentissage est le dernier changement dans le comportement de l'organisme qui résulte de l'expérience » [Notre traduction].

Par exemple, lorsqu'une personne se brûle. Le processus cognitif établit une association entre toucher le feu et ressentir de la douleur.

Le produit de ce processus est un comportement d'évitement face au danger du feu. On comprend alors que l'apprentissage est associé à l'étape d'encodage de la mémorisation. L'apprentissage est la manière dont une connaissance va se former dans le cerveau de l'individu. Elle conditionne la manière dont l'individu comprend une information, la stocke et la rappelle.

Il existe plusieurs formes d'apprentissage et plusieurs processus. Les apprentissages *implicites* sont une première forme qui consiste en la détection involontaire et inconsciente de toutes les régularités de notre environnement local. Il peut se faire de manière passive ou active. Par exemple, dès le plus jeune âge, nous apprenons de façon passive les accents ou la construction des mots, alors que nous apprenons de façon active la politesse par essais et erreurs. Les produits de l'apprentissage implicite sont divers et concernent des faits, des mots, des règles ou encore des savoir-faire. Les processus de cet apprentissage sont systématiques, non coûteux et ils ne nécessitent donc aucune motivation, effort ou enseignement. C'est pourquoi ils correspondent à de l'apprentissage adaptatif qui se réalise de manière presque automatique et qui permet de s'adapter durablement à l'environnement local de la personne.

Cependant, ils permettent uniquement d'apprendre ce qui est fréquent dans l'environnement, ce qui permet d'agir et de comprendre les activités quotidiennes. Certains apprentissages adaptatifs peuvent aussi être *explicite* notamment quand la personne change de lieu de vie ou de travail. Par exemple le fait d'apprendre volontairement quelque chose de spécifique lié à une nouvelle profession. Dans ce cas, ces apprentissages sont conscients et ils nécessitent une pratique répétée pour une adaptation accrue à son nouvel environnement (Musial, Pradère, et Tricot 2012, p. 1).

D'autre part, l'apprentissage *explicite* ou par instruction décrit les conditions dans lesquelles l'apprentissage est institué, entre autres les situations d'enseignement et de formation. Lors de l'apprentissage scolaire par exemple, toutes les connaissances acquises fournissent des outils pour que les individus répondent aux contraintes de leur milieu. Cette forme d'apprentissage requiert un cadre, un effort, du temps et de la motivation (Musial, Pradère, et Tricot 2012, p. 2).

Il existe plusieurs processus par lesquels un apprentissage se réalise⁴⁹. La première est l'apprentissage par association. Il désigne le fait d'associer au moins deux événements qui provoquent la formation d'une nouvelle connaissance. Les deux événements peuvent être un nouveau stimulus associé à un stimulus déjà existant, ou un nouveau stimulus avec une réponse acquise. Par exemple, voir une pomme tomber de l'arbre tout en sachant que la gravité existe. On fait alors le lien entre la chute de la pomme et l'attraction terrestre. Le nouveau savoir généré est le fait que la pomme soit sujette à la gravitation. Certains animaux sont capables d'apprendre par association comme nous allons le voir. Le conditionnement classique est une forme d'apprentissage par association, lors duquel l'humain ou l'animal opère une association entre un stimulus neutre et un stimulus significatif. Ainsi, lorsque l'individu est confronté au stimulus neutre, cela induit la même réponse que s'il avait été présenté avec le stimulus significatif.

L'exemple des chiens de Pavlov explique plus clairement ce processus. Le physiologiste russe Yvan Pavlov a remarqué que ses chiens commençaient à saliver lorsqu'on leur présentait de la nourriture. Les chiens avaient associé le stimulus significatif (la présentation de la nourriture) à une réponse spécifique (la salivation).

⁴⁹ Nous allons présenter les processus d'apprentissage les plus répandus sans faire une présentation exhaustive de tous les processus existants.

Afin de mieux comprendre le fonctionnement du conditionnement classique, il a ajouté un nouveau stimulus, le son d'une cloche qu'il présente en même temps que la nourriture.

Il a répété à maintes reprises ce schéma : un stimulus neutre (le son de la cloche) et un stimulus significatif (présentation de la nourriture), ce qui provoquait la même réponse (salivation) dans tous les cas. Puis, il a supprimé le stimulus significatif de son expérience et a constaté, à l'aide de compteurs de salivation, que ses chiens avaient associé le stimulus neutre à la salivation même sans la présence du stimulus significatif. Autrement dit, lorsque les chiens entendaient le son de la cloche, ils salivaient⁵⁰. L'expérience montre qu'un stimulus initialement neutre peut provoquer une nouvelle réponse lorsqu'il est associé à un stimulus significatif.

Il y a quatre composantes dans le conditionnement classique. La première est le stimulus inconditionné qui est identifié par son caractère significatif et induit une réponse en lui-même (présentation de la nourriture). La deuxième est la réponse inconditionnée qui désigne la réaction du sujet face au stimulus inconditionné (la salivation). La troisième est le stimulus conditionné qui est initialement neutre et ne provoque aucune réponse. Après l'association, il se transforme en un stimulus significatif (le son de la cloche). La dernière est la réponse inconditionnée qui désigne la réponse émise par le sujet après la présentation du stimulus inconditionné (la salivation) (Clark 2004; Rehman et al. 2020).

Le conditionnement opérant est une deuxième forme d'apprentissage par association lors duquel un comportement est associé à une conséquence grâce à un renforcement ou une punition. Une association se réalise entre un comportement et les conséquences de ce comportement.

⁵⁰ Notons que la salivation était quand même plus faible que celle qui se produisait lors de la présentation de la nourriture.

Par exemple, lorsqu'un rat en laboratoire appuie sur le bouton rouge (comportement), il obtient de la nourriture (récompense). En revanche, s'il appuie sur le bouton bleu (comportement), il reçoit un choc électrique (punition).

Il apprend par association à appuyer sur le bouton rouge plutôt que sur le bouton bleu (Staddon et Cerutti 2003). Certains animaux ont la capacité d'apprendre par association sous forme de conditionnement classique et opérant (Menzel 1993).

Un deuxième processus d'apprentissage est non associatif. Il comprend seulement un stimulus qui conduit à un apprentissage. Par exemple, le processus d'accoutumance induit une baisse ou une diminution de l'intensité de la réponse apportée à un stimulus qui se répète et qui n'a pas de signification biologique pour l'animal. Cette forme d'apprentissage peut se comprendre comme le fait de s'habituer à quelque chose ou encore comme le fait d'apprendre à ignorer. Un exemple courant est le bruit du réfrigérateur. Un sujet ne perçoit plus le bruit quotidien de cette machine, non pas parce qu'il n'en est pas capable mais parce qu'il s'est habitué à ce bruit qui n'apporte aucun intérêt significatif dans sa vie. L'individu a diminué l'intensité de sa réponse à ce stimulus. L'accoutumance est très fréquente et n'est pas nécessairement consciente. Elle permet entre autres de conserver son énergie pour laisser place à la perception de stimuli significatifs (Purdy et al. 2001, p. 3-4).

Au contraire, la sensibilisation est le processus par lequel un sujet augmente l'intensité de la réponse au stimulus dans une situation particulière. Les chercheurs ont remarqué que l'organisme est plus réceptif aux stimuli « doux » après avoir été exposé à un stimulus d'une haute intensité. Par exemple, un conducteur soumis à une frayeur soudaine sera beaucoup plus attentif et conscient des stimuli qui l'entourent après avoir subi l'intensité d'un stress induit par un potentiel accident. Les processus d'accoutumance et de sensibilisation sont complémentaires. Ils sont tous deux responsables de l'intensité de la réponse à adopter par rapport aux stimuli perçus.

Ils forment un système qui maintient l'équilibre et l'adaptation des comportements (Purdy et al. 2001, p. 3-4).

L'apprentissage social est un autre processus lors duquel une deuxième entité (objet ou personne) intervient entre le modèle et l'observateur, par exemple dans le cas de l'apprentissage par imitation et observation (Miller et Dollard 1941). Jusqu'à présent, les processus présentés sont des apprentissages directs.

Dans le cas de l'apprentissage social, le sujet apprend grâce à un intermédiaire des coutumes, des règles et des gestes. Par exemple, un enfant apprend à s'habiller en reproduisant le comportement de ses parents. Les chimpanzés sont aussi capables d'apprendre par imitation même si leur imitation sera moins précise que celle des enfants (Whiten et Custance 1996).

Pour que les produits de l'apprentissage soient utiles à la vie quotidienne et à l'adaptation, l'individu doit être capable de mobiliser ses connaissances dans des situations particulières. Le transfert des apprentissages est un exemple. Il consiste à appliquer des connaissances déjà acquises lors d'une situation problématique pour résoudre un nouveau problème similaire au premier. Il s'agit d'un processus cognitif relativement complexe lors duquel l'individu est capable d'aller chercher une information dans son bassin de connaissances pour l'utiliser dans un nouveau contexte.

Les processus d'apprentissage sont classés en fonction de la complexité des structures nerveuses impliquées. Au premier niveau, l'entité subit l'influence de l'environnement, cela prend en compte les apprentissages implicites et non-associatif. Lors du deuxième niveau plus complexe, l'entité expérimente avec les informations de l'environnement, notamment par le conditionnement classique et opérant ainsi que l'apprentissage social. Le troisième niveau comprend les apprentissages qui décrivent les situations dans lesquelles l'individu évalue l'environnement et les informations en fonction des connaissances antérieures.

Il effectue un raisonnement ou lien logique, c'est le cas de l'apprentissage des concepts, l'utilisation des outils, la permanence de l'objet, le détour et la réaction retardée. Plusieurs animaux (chiens, chats, chevaux) sont capables de réaliser des apprentissages complexes qui demandent une gymnastiques cognitives développées.

La présentation de ces différents processus d'apprentissage montre que cette capacité cognitive est graduelle. L'apprentissage se présente sous plusieurs formes plus ou moins complexes que les individus peuvent utiliser en fonction de leurs besoins, leurs développement et milieux de vie.

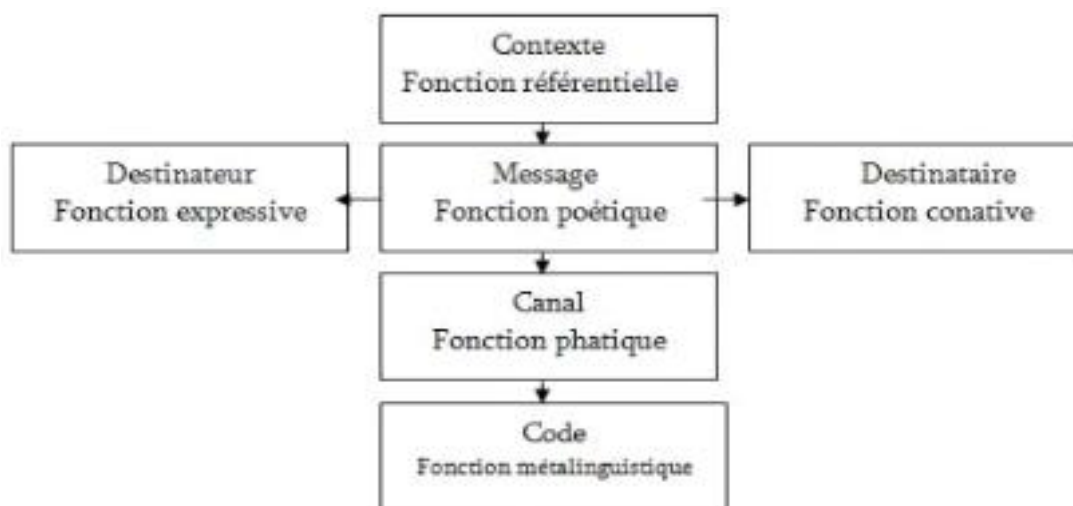
2.2.4 Les différentes formes de communication

La communication est le fait de transmettre une information entre deux ou plusieurs individus. Pour que l'on puisse parler de communication, nous avons besoin d'un contexte, d'un émetteur (destinateur), d'un message, d'un ou plusieurs destinataires, d'un code et d'un canal.

Selon le schéma de Jakobson (Fig 2.1, p. 87), le contexte concerne tous les indices significatifs qui concernent la situation dans laquelle se réalise la communication, par exemple le lieu et la date. Ces indices permettent de mieux situer et comprendre le sens du message. Le destinateur est le point de départ de la communication. C'est celui qui envoie un message contenant une information, par exemple une idée ou une émotion.

Ce message peut prendre des formes variées comme des mots, des gestes ou des hormones. Il est l'élément essentiel du processus. Le ou les destinataires sont ceux à qui le message est adressé. Il(s) réceptionne(nt) le contenu du message et le décode(nt).

Figure 2.1 : Schéma des étapes de communication selon Jakobson.
<http://lescriptorium.ch/index.php/la-communication/schema-de-la-communication>



Pour que ce message soit compris par les deux interlocuteurs, il doit être transmis à travers un code commun. Le code représente un ensemble de règles communes à l'émetteur et au récepteur qui permet une compréhension réciproque du message. Peu importe que ce soit par un signe ou un langage que le message soit formulé, l'essentiel c'est que le code soit commun aux deux interlocuteurs.

Pour l'humain, le code de communication le plus courant est le langage verbal, pour l'animal, il change en fonction des espèces. Par exemple les oiseaux utilisent des sons et des mélodies, que l'on peut parfois comparer au langage. Les loups vont utiliser des comportements spécifiques et des sons tels que montrer les dents et les grognements.

Le canal est l'intermédiaire qui transporte le message. Il permet d'établir, de maintenir ou d'interrompre le contact, physique ou psychologique, entre l'émetteur et le récepteur. Il peut s'agir de canaux physiologiques tels que l'odorat, la parole, l'audition, l'ouïe ou le toucher ou de canaux techniques tels que les ordinateurs ou la radio. Le canal sert à entrer en contact et à convoier le message dans l'espace et le temps.

Le feedback représente la possibilité que le destinataire réponde ou réagisse au message. Dans la plupart des cas, même si cela n'est pas obligatoire, une réponse est donnée au message. Il semble important que la réception du message provoque à minima une réaction ou un changement de comportement chez le destinataire même si elle ne prend pas la forme d'une réponse directe.

Les éléments décrits par le schéma de Jakobson font office de base aux différentes formes de communications qui existent entre les êtres vivants. Les communications externes se spécifient par un partage d'informations entre deux sujets distincts. Elle prend en compte notamment le partage des informations intra et inter espèces.

La communication intra espèce qualifie une communication entre deux individus de la même espèce. Par exemple, le langage caractérise la communication entre humains. La communication non-verbale est aussi un moyen de communiquer entre humains. Elle s'effectue par des gestes, des expressions et mimiques ou des comportements. La communication non-verbale ouvre une porte vers la communication inter espèce, qui qualifie les communications entre des individus d'espèces différentes, par exemple entre animaux et humains. Parfois, les animaux de compagnie reconnaissent certains mots et les associent à des actions concrètes. Cependant, dans la plupart des cas, la communication entre humain et animal se réalise par les gestes, la posture ou le ton de la voix.

Au contraire, la communication interne décrit les processus de communication qui se réalisent au sein d'un seul et même individu, entre les différents organes et parties. Par exemple, des informations circulent constamment entre notre cerveau et notre système digestif, assurant le bon fonctionnement de l'organisme. La transmission des informations au niveau cellulaire, moléculaire ou neuronal joue un rôle essentiel pour la survie de l'individu. Elle est une composante essentielle du système de traitement de l'information et des processus cognitifs, dont le fonctionnement dépend des échanges

intra cellulaire, moléculaire et neuronale. En effet, les processus de mémorisation et d'apprentissage par exemple reposent sur les échanges d'informations entre les neurones (neurotransmetteurs et neurorecepteurs).

La communication est identifiée selon un modèle plus ou moins stricte, qui permet de concevoir des transferts d'informations sous des formes variées entre plusieurs individus très différents. Certains être vivants, comme les humains, ont acquis des techniques de communication développées (langage), tandis que certains animaux communiquent de façon plus rudimentaire, selon des processus moins sophistiqués (sons, gestes).

D'après nos recherches sur les fonctionnements et les formes que peuvent prendre les comportements, les mémoires, les processus d'apprentissage et la communication, nous comprenons que ces capacités sont graduelles. Nous avons observé des similitudes dans la manifestation de ces fonctions chez les humains et les animaux. Cependant, elles ne sont pas uniformes bien que certains processus fonctionnels soient communs.

En ce sens, le continuum multidimensionnel semble être un concept adapté pour définir l'intelligence. Il permet notamment de réunir les deux aspects de l'intelligence, à savoir la définition *inclusive* et la définition *exclusive* en une lecture graduelle. Sur le continuum multidimensionnel, la définition *inclusive* représente un degré rudimentaire d'intelligence. Il regroupe par exemple les unicellulaires, les bactéries, les virus et certains animaux simples (éponges par exemple). Ces êtres vivants développent des comportements qui répondent à leurs besoins primaires. Certains sont capables d'apprentissage, de mémorisation et/ou de communication selon un degré peu développé. Ils satisfont en moyenne 1 à 2 critères de l'intelligence sous une forme simple.

Au contraire, la définition *exclusive* représente le niveau le plus sophistiquée d'intelligence, avec l'exemple de l'humain et des grands singes qui détiennent une variation comportementale complexe et utilisent toutes les fonctions cognitives à un haut degré de sophistication. L'humain réalise même d'autres processus cognitifs, tels que l'attention, la prise de décision, l'anticipation ou encore le langage qui contribuent à un haut degré d'intelligence.

Nous proposons de poursuivre nos recherches avec cette définition de travail de l'intelligence en termes de continuum multidimensionnel et d'étudier les quatre critères de l'intelligence dans le domaine de la biologie végétale. Ainsi, nous pourrions situer les végétaux sur le spectre graduel de l'intelligence.

CHAPITRE III

DU COMPORTEMENT À L'INTELLIGENCE VÉGÉTALE

Nous avons étudié dans le chapitre précédent les critères qui constituent le continuum multidimensionnel de l'intelligence. Ces quatre critères ont été observés et expliqués jusqu'à présent sur des humains et des animaux : le comportement, la mémoire, l'apprentissage et la communication. Dans ce chapitre, nous allons appliquer notre cadre conceptuel aux plantes pour savoir si les critères de l'intelligence sont satisfaits par leurs activités. En effet, certains phénomènes découverts chez les plantes semblent correspondre aux définitions des critères que nous avons introduit précédemment. Nous tentons d'établir un lien, s'il existe, entre les capacités végétales et les critères de l'intelligence. Pour ce faire, nous allons décrire ces critères et leurs manifestations dans le monde végétal. Nous allons expliquer quelle forme peut prendre un comportement végétal, comment fonctionne la mémoire et l'apprentissage chez les plantes, puis quels sont les différents processus de communication entre les espèces végétales et animales. Nous ferons une comparaison entre le degré de manifestation de ces critères chez les plantes, les animaux et les végétaux. S'il y a lieu, nous décrirons pour chaque critère les controverses qui surgissent lorsqu'on les applique aux plantes. Ainsi, le continuum de l'intelligence s'agrandit pour intégrer de nouvelles espèces issues du règne végétal.

À la suite de cette exploration, nous situerons les plantes sur ce continuum multidimensionnel entre les êtres vivants développés qui font preuve d'une intelligence sophistiquée et les êtres vivants unicellulaires qui expriment une intelligence plus rudimentaire. Nous démontrerons quelles sont les similitudes et les différences entre les intelligences des animaux, des humains et des végétaux.

Ce chapitre définit un nouveau degré d'intelligence et lui trouve une place dans notre lecture graduelle, en examinant tour à tour les quatre critères de l'intelligence. Nous commençons par le comportement.

3.1 La variabilité comportementale des végétaux

Le point de vue selon lequel certaines activités végétales sont des comportements favorise une meilleure compréhension du fonctionnement des plantes. Les recherches concernant le comportement végétal contribuent aux études sur les mécanismes et le développement du comportement animal et humain. En ce sens, accorder une forme de comportement même rudimentaire aux végétaux apporte de nouvelles perspectives de travail aux domaines de la biologie végétale et de l'éthologie, ainsi qu'aux recherches sur la physiologie et la phylogénétique des organismes vivants (Cahill 2015).

3.1.1 La graduation du comportement végétal

Dans cette section, nous allons montrer que les plantes réalisent des mouvements que l'on peut comprendre comme des comportements. Pour arriver à cette conclusion nous allons d'abord (a) cibler deux activités végétales et montrer qu'elles peuvent être évaluées à l'aide des quatre critères qui définissent un comportement (Muszynski et Malaterre 2019). Puis nous allons (b) évaluer le degré comportemental de ces activités en montrant comment elles répondent aux quatre critères. Au cours du développement, nous répondrons (c) aux éventuelles objections émises à l'égard du concept de comportement végétal.

Les deux activités végétales choisies pour évaluer le degré comportemental des plantes sont les suivantes. La première est le mouvement d'ouverture et de fermeture des stomates⁵¹ en fonction des conditions climatiques. Le mouvement des stomates évolue en fonction de plusieurs facteurs environnementaux et il est régulé par les cellules de garde⁵² (Taiz et al. 2018, p. 81-86). Nous allons voir que ce mouvement peut être considéré comme un comportement. La deuxième activité est le phénomène d'évitement observé lorsqu'une plante contourne ou s'échappe d'une situation problématique, par exemple le changement de direction d'une racine ou d'une branche lorsqu'elle est confrontée à une autre espèce végétale.

Nous étudions ces deux activités en appliquant les quatre critères qui caractérisent la graduation d'un comportement : (1) la complexité du ou des mécanismes de traitement de l'information, composé de trois sous-critères (l'explication du mécanisme, l'activité consciente ou la prise de décision et la composition de ces mécanismes)⁵³, (2) la stabilité de l'entité et des mécanismes, (3) la quantité des *inputs* et (4) la qualité des *inputs* (Muszynski et Malaterre 2019). Ces quatre critères ont été présentés dans le deuxième chapitre. Avant de les appliquer aux deux activités végétales, nous allons ouvrir une parenthèse pour détailler les trois sous-critères de la complexité des mécanismes.

Tout d'abord, cela nous permet d'expliquer comment les mécanismes de traitement de l'information chez les plantes satisfont les trois sous-critères de complexité au niveau fonctionnel et ensuite de répondre à une problématique concernant le concept de comportement végétale.

⁵¹ Les stomates sont des pores situés à la surface des feuilles et délimités par des cellules de garde. Leur rôle est le contrôle des échanges de gaz entre la plante et son environnement, l'optimisation de la photosynthèse, l'évaporation de la vapeur d'eau et la détoxification des tissus. Ils sont essentiels à l'adaptation de la plante à la sécheresse.

⁵² Plusieurs cellules épidermiques spécialisées qui régulent l'ouverture et la fermeture des stomates.

⁵³ Pour identifier la complexité d'un mécanisme de traitement qui doit mettre en œuvre plusieurs relations, entités et activités, les auteurs ont défini trois sous-critères que nous allons développer ci-dessous.

En effet, l'objection selon laquelle les mouvements des plantes ne proviennent pas d'une expérience de l'entité individuelle mais sont le résultat génétique de la sélection naturelle, pose un problème. Ce réductionnisme génétique considère la plante comme une machine dont la seule activité est l'actualisation passive du patrimoine génétique de l'espèce et de son potentiel. Selon cet argument, non seulement le comportement végétal n'existe pas mais en plus, la communication, la mémoire et l'apprentissage végétal ne sont qu'apparents et sans importance dans notre compréhension du monde végétal.

Rappelons que le premier sous-critère considère qu'un mécanisme est complexe lorsqu'il est difficile à comprendre et à détailler. Or, le fonctionnement interne des plantes n'est pas encore complètement compris et expliqué dans le domaine de la biologie végétale. Il existe encore des zones d'ombre que les recherches contemporaines, notamment la neurobiologie des plantes, tentent d'éclaircir. En effet, le fonctionnement interne des plantes repose comme nous l'avons évoqué dans le premier chapitre, sur un mécanisme de traitement de l'information à un niveau cellulaire. Une grande partie de ces mécanismes et processus cellulaires sont encore inexplicables. Ainsi, les mécanismes internes des plantes semblent valider le premier sous-critère.

Le deuxième sous-critère considère que si le mécanisme relève d'une activité consciente et d'une prise de décision dont on ne connaît encore le fonctionnement précis, cela révélerait une forme de complexité. Une potentielle activité végétale consciente est difficile à défendre, bien que cette position ne soit pas dénuée d'intérêt. En revanche, la possibilité que la plante puisse prendre une décision qui se situe au niveau cellulaire est un argument que l'on retrouve dans de nombreux articles scientifiques en faveur de l'intelligence végétale (A. Trewavas 2003; T. Trewavas 2016; Baluška 2006; Hodge 2009; Baluška et al. 2009).

En effet, les organismes vivants qui se développent et se reproduisent par la sélection et l'adaptation doivent se développer de manière autonome, de sorte qu'ils répondent le mieux possible à leurs besoins en fonction des facteurs environnementaux. Cette théorie de l'autonomie fonctionnelle de chaque organisme exclut la possibilité que seuls les programmes génétiques soient à l'origine de tous les mouvements des plantes (Hiernaux 2020, p. 27-29). L'autonomie fonctionnelle s'explique en partie par l'usage du choix qui permet à l'individu d'atteindre ses buts et ses sous-objectifs. Par exemple, dans certains cas, la plante a plusieurs possibilités de réponse à apporter à un stimulus et l'une de ses possibilités semble plus adaptée à sa condition que d'autres. Grâce à la communication cellulaire et aux mécanismes internes la plante opte, dans la plupart des cas, pour la possibilité qui est la plus adaptée à sa situation. On considère alors que le fonctionnement interne de la plante fait usage d'une forme de choix rudimentaire (Cvrčková, Žárský, et Markoš 2016; Gianoli 2015; Hodge 2009). Hiernaux précise la nature de ce choix et ce qu'il implique :

Le choix, contrairement à une simple alternative non déterminée (d'un phénomène physique aléatoire par exemple), implique que l'organisme dispose d'une échelle minimale de valeur, c'est-à-dire qu'il tend à persévérer dans son être en tenant compte au minimum de ce qui importe pour sa survie et sa reproduction (Hiernaux 2020, p.28)

Il définit le choix dans sa forme la plus rudimentaire, en ce sens, il ne nécessite ni conscience, ni réflexion, ni représentations mentales. En revanche, il implique que la plante puisse identifier ce qui est bon ou mauvais pour elle grâce à une échelle minimale de valeurs instrumentales. En effet, le choix n'est pas fait de manière aléatoire, au contraire il est réalisé en fonction des besoins et des conditions environnementales. Grâce aux valeurs instrumentales, la plante est capable d'entreprendre les actions dont les conséquences sont les meilleures pour le fonctionnement de son propre organisme.

Ces considérations supposent qu'une plante, comme d'autres organismes vivants, est influencée par son environnement local et les stimuli qu'elle en perçoit⁵⁴.

L'usage du choix et de la signification non-représentationnelle se situent au niveau du système cellulaire de la plante, notamment dans le fonctionnement de la communication cellulaire que nous avons présentée dans le premier chapitre. Le fonctionnement de la plante ne dépend pas uniquement des mécanismes génétiquement programmés qui répondent aux besoins de l'espèce et ne laissent aucune place aux besoins individuelles des plantes. Il existe des activités végétales qui dépendent de ces programmes, par exemple le fait que la plante fleurisse à un certain moment de l'année ou qu'elle soit capable de capter l'énergie lumineuse, tandis que d'autres, le nombre de fleurs ou le nombre de racines développé, surviennent grâce à une autonomie fonctionnelle et une variabilité comportementale de l'individu-plante. L'usage du choix décrit comme tel est une forme rudimentaire de prise de décision dont nous ne pouvons pas encore expliquer les moindres détails, étant donné la complexité des mécanismes (Hiernaux 2020, p. 27-29). Le deuxième sous-critère semble partiellement validé par le fonctionnement interne des plantes au niveau cellulaire.

Le troisième sous-critère relatif à la complexité du mécanisme évalue la composition du ou des mécanismes. Si le mécanisme de traitement inclut des sous-mécanismes ou sous-systèmes, cela implique une forme de complexité.

⁵⁴ Cette hypothèse va dans le sens de la théorie des affordances de Gibson (2014). La théorie des affordances considère que l'humain est capable d'orienter ses comportements à partir de ce que l'environnement lui offre comme possibilité d'action. Cette théorie se fonde sur la capacité sensorimotrice de l'individu et sur les propriétés de l'environnement. Le terme *affordance* vient du verbe anglais *to afford* et désigne, dans notre cas plus précisément, les possibilités d'actions de l'objet ou de l'environnement, que l'individu est capable de sentir. Pour une plante, l'environnement n'est pas neutre, l'organisme associe une signification aux stimuli. Cette signification lui permet entre autres d'atteindre ses objectifs (Hiernaux 2020, p. 28).

Or chez les plantes, chaque organe a une autonomie et chaque partie peut être considérée comme un sous-système qui communique avec le reste de l'entité. Comme nous l'avons envisagé au premier chapitre, l'organisation interne de la plante est décentralisée, il n'existe pas un seul organe comme le cerveau par exemple qui centralise toutes les opérations cellulaires. Au contraire, la coordination cellulaire repose sur plusieurs sous-systèmes relatifs aux différentes parties et fonctions de la plante.

La description de van Loon décrit ce fonctionnement :

As discussed extensively by Trewavas, the coordinating centre of a plant is not some sort of brain, but rather located in each cell, and the individual plant is made up of cellular network with emerging intelligent properties. Indeed, at the level of the cell, plants are the most complex and sophisticated organisms on earth⁵⁵. (van Loon 2016, 289).

Cette organisation interne est un échange complexe entre les différents mécanismes qui composent le réseau cellulaire. Par exemple, d'un côté les racines trouvent un nombre important de nutriments (phosphore, eau, ions, azote) qui sont stockés et transmis au reste de la plante et de l'autre les feuilles accumulent beaucoup d'énergie lumineuse qui est transformée en produits de photosynthèse, alimentant les activités de l'organisme. L'auteur affirme que la coordination interne est décentralisée et que le réseau cellulaire des plantes est un des mécanismes le plus complexe et sophistiqué. Le troisième sous-critère semble satisfait.

Notre analyse permet de clarifier que le fonctionnement interne des plantes dont les deux activités végétales que nous allons étudier dépendent, est complexe.

⁵⁵ « Comme cela a été présenté largement par Trewavas, le centre de coordination de la plante n'est pas comme un cerveau, mais plutôt localisé dans chaque cellule, et l'individu-plante est fait d'un réseau cellulaire d'où émerge des propriétés intelligentes. En ce sens, au niveau cellulaire, la plante est l'organisme le plus sophistiqué et complexe de la terre » [Notre traduction].

Nous allons maintenant étudier les deux activités végétales en analysant dans quelle mesure elles satisfont les quatre critères. La première activité est le mouvement d'ouverture et de fermeture des stomates en fonction des changements climatiques.

Nous avons vu que de manière générale le critère de complexité des mécanismes de traitement est validé chez les plantes.

Cependant, dans le cas précis de cette activité, les mécanismes ne mettent pas en lien plusieurs entités différentes. En effet, pour coordonner le mouvement des stomates seul l'organisme végétal concerné est inclus. Aucun autre être vivant est impliqué dans le fonctionnement de ce mécanisme. Ensuite, ce mécanisme met en œuvre plusieurs relations. La première est une relation entre l'organisme végétal et son environnement. Ce sont les stimuli abiotiques au niveau climatiques et météorologiques qui influencent ce mécanisme. Par exemple, si la plante détecte une hausse de la température et/ou une diminution de la teneur en eau dans les sols, alors cela provoquera une fermeture plus ou moins importante des stomates en fonction de l'intensité des changements environnementaux.

La deuxième relation est celle entre les stomates et les cellules de garde. Ces cellules ont plusieurs valves hydrauliques multisensorielles qui captent les variations des facteurs environnementaux. Elles envoient des signaux aux stomates pour réguler leur ouverture ou leur fermeture, notamment à travers des transferts d'ions (Taiz et al. 2018, p. 173-175). Enfin, ce mécanisme influence la croissance et le développement de la plante, il met en œuvre d'autres activités. Si la sécheresse perdure, les stomates resteront fermés sur une longue période ce qui provoquera par exemple une diminution de la croissance pour la conservation de l'énergie et le maintien du bon fonctionnement métabolique et physiologique. Nous pouvons en déduire que le critère (1) est satisfait par cette activité.

Ensuite, (2) la stabilité de l'individu et des mécanismes est maintenue lors de ce phénomène. Le mouvement des stomates est une activité dont l'objectif est précisément de maintenir l'équilibre fonctionnelle de la plante. Sur une longue période de sécheresse, ce mouvement modifie ponctuellement les mécanismes de croissance et de développement. Or, comme nous l'avons évoqué, il permet la conservation et la survie de l'organisme lors d'une situation climatologique critique. Sans cette intervention, la plante ne pourrait pas survivre à la sécheresse par exemple. Nous pouvons donc considérer que cette activité satisfait le deuxième critère.

Le mouvement des stomates se met en marche (3) lorsque la plante reçoit plusieurs stimuli concernant les conditions climatologiques et météorologiques. Par exemple, une hausse de la température, une diminution d'humidité dans l'air, une forte exposition lumineuse ou encore une diminution de la teneur en eau des sols sont des exemples de stimuli qui provoquent la fermeture des stomates. Au contraire, une augmentation de la teneur en eau ou encore une faible température implique la réouverture des stomates ce qui maximise en outre la production photosynthétique. Ainsi, le critère trois est satisfait.

Enfin, (4) tous les stimuli évoqués précédemment sont significatifs. En effet, tous les stimuli captés par les cellules de garde vont influencer d'une certaine manière le mouvement des stomates. Ils provoquent soit la fermeture, soit l'ouverture. Notons que toutes les plantes qui détiennent ce mécanisme entre les stomates et les cellules de gardes vont réguler l'ouverture ou la fermeture en fonction de la température atmosphérique et de la qualité des sols. Le critère quatre est partiellement satisfait. Selon notre analyse, cette activité valide trois des quatre critères de la théorie non-binaire du comportement. En effet, le quatrième critère est partiellement validé étant donné que les *outputs* sont similaires. Ces mouvements sont régulés par les mêmes stimuli pour toutes les plantes ce qui diminue la force *significative* des *inputs*.

La deuxième activité est un changement de direction des racines lorsque la plante est confrontée à une autre espèce végétale. Dans ce cas, le mécanisme de traitement (1) met en œuvre plusieurs entités différentes, à savoir deux plantes d'espèces différentes. Les racines de ces deux plantes se rencontrent ce qui provoque un mouvement d'évitement. Le mécanisme met en rapport le stimulus biotique avec un mouvement d'évitement. Il crée donc une relation entre la présence d'une autre espèce (stimulus) et le changement de direction (réaction). Le mécanisme induit plusieurs activités au niveau moléculaire et métabolique.

L'information circule potentiellement entre les racines pour informer de la situation. La racine concernée modifie son orientation pour contourner l'intrus. Le critère de complexité est satisfait par cette activité.

D'autre part, nous remarquons que (2) ce mouvement ponctuel ne remet pas en cause la stabilité de la plante et de ses mécanismes. La racine reprendra son chemin après avoir contourné l'obstacle. En revanche, (3) un seul stimulus est impliqué dans ce mouvement et (4) il est significatif. Le troisième critère n'est pas validé et le quatrième l'est partiellement. En effet, ce stimulus est significatif dans la mesure où il produit une réaction particulière. Cependant, plusieurs plantes pourraient produire une réaction similaire dans cette situation. Cet exemple valide les deux premiers critères avec succès, il échoue dans la satisfaction du troisième et ne remplit que partiellement le dernier.

Au regard de notre analyse, les plantes semblent manifester des comportements relativement développés par rapport à la graduation proposée⁵⁶.

⁵⁶ « The relative speed of the change, the presence of stimuli and non-permanence of the change (e.g. short-term production of defence chemicals) distinguish plant behaviour from other chemically mediated processes. » (Gorzelak et al. 2015, p. 4).

Plusieurs phénomènes observés chez les plantes doivent être distingués des mécanismes du fait de leur rapidité, des stimuli qu'ils prennent en compte et de l'impermanence du changement induit (McNickle et Brown 2014; Belter et Cahill 2015; Grasso et al. 2015; Karban 2008). Cette analyse n'est pas exhaustive. Elle donne un aperçu des formes que peut prendre le comportement végétal. D'autres phénomènes, tels que le développement de réseaux mycorhiziens, la recherche de nutriments, l'interaction entre les racines et la mutualisation des ressources sont aussi identifiés comme des comportements.

Le tableau ci-dessous (p. 102) regroupe plusieurs exemples d'autres phénomènes que certains auteurs considèrent comme des comportements. Karban décrit plusieurs types de comportements avec des exemples de stimuli significatifs. Il explique quels sont les tissus et les parties de la plante impliqués lors de ces phénomènes et expose aussi leurs conséquences.

Tableau 3.1 : Exemples de comportements chez les plantes, leurs causes et leurs conséquences, d'après (Karban 2008, p. 3).

Behaviour	Stimulus	Tissue responding	Consequences	Reference
Foraging				
Movement	Contact, light, gravity	Many	Improved resource acquisition	Darwin (1880), Braam (2005)
Root growth/shedding	Nutrients, water	Root meristems	Improved resource acquisition	Hutchings and de Kroon (1994)
Shoot growth/shedding	R/FR light	Shoot meristems	Improved resource acquisition	Smith (2000)
Enzyme deployment, gas exchange	Light	Leaves	Increased photosynthesis, reduced photoinhibition	Pearcy and Sims (1994)
Parasitism	Cues from favourable hosts	Haustoria	Successful parasitism	Kelly (1992), Yoder (2001)
Reproduction				
Reproductive strategy	Environ. conditions, pollinators	Shoot meristems	Outcrossing rates, reproductive success	Bradshaw (1965), Paige and Whitham (1987)
Functional gender	Stress Resources Floral damage	Reproduct. tissues	Maleness Femaleness Femaleness	Freeman <i>et al.</i> (1980) Hendrix and Trapp (1981)
Seed germination	Light, temp, other physical and biotic conditions	Seed coat, embryo	Seedling grows in favourable environment	Baskin and Baskin (1998)
Defence				
Production of phytoalexins	Microbes	Many	Improved defence	Hammerschmidt (1999)
Accumulation of secondary metabolites	Herbivores & microbes	Many	Improved defence	Karban and Baldwin (1997)
Attraction of predators and parasites of herbivores	Herbivore attack	Systemic response	Improved defence	Dicke and van Loon (2000)

3.1.2 La graduation du comportement des plantes

Le comportement, entendu selon un continuum, prend en compte les quatre critères de la théorie non-binaire. Nous avons constaté que les végétaux de la lignée verte détiennent une variabilité comportementale et une forme d'autonomie fonctionnelle. Nous avons évalué le degré de développement du comportement végétal qui valide en moyenne deux à trois des critères. Les comportements chez les végétaux sont multiples et plus ou moins sophistiqués en fonction de l'activité.

Nous allons les situer sur le continuum du comportement qui prend en compte les unicellulaires, les animaux et les humains. Chez les végétaux, la majorité des comportements sont plus sophistiqués que ceux des unicellulaires. Dans cette graduation, l'activité des plantes semble se situer en amont de l'activité unicellulaire qui d'après de récentes recherches expriment des capacités de plus en plus étonnantes (Jonas et Jonas 2001; Dussutour 2017). Néanmoins, l'étude des végétaux pluricellulaires conduit à la découverte de capacités et d'activités qui font preuve d'une complexité plus élevée que celle des unicellulaires. En effet, grâce à leur réseau interne les plantes sont capables de développer des comportements qui valident une grande partie des critères, ce qui n'est pas nécessairement le cas des unicellulaires tels que les bactéries ou les virus.

En revanche, les végétaux se placent en aval des animaux et des humains qui détiennent une autonomie et une variabilité comportementale sophistiquée. En effet, ils sont notamment capables de se déplacer dans l'espace ce qui leur confère des comportements divers pour explorer leur environnement d'une manière plus développée que les végétaux. De plus, les humains et les animaux *supérieurs* ont un système nerveux et cognitif qui leur permet un niveau de conscience et de représentation mentale dont nous n'avons pas encore la preuve dans le monde végétal.

Ces capacités cognitives soutiennent l'émergence de comportements plus développés que ceux des végétaux. Ainsi, sur le continuum multidimensionnel de l'intelligence, les végétaux se situent entre les unicellulaires et les animaux non-humains.

En considérant le concept de comportement végétal tel que nous l'avons présenté précédemment, les biologistes qui l'étudient rejoignent la catégorie des éthologues. Ils étudient le comportement des espèces végétales dans leur milieu naturel ce qui peut correspondre à une sous-branche de l'éthologie ou à un élargissement de ce domaine au règne végétal. L'existence du comportement végétal encourage à poursuivre les recherches sur l'intelligence des plantes. En effet, les comportements adaptatifs sont influencés par d'autres fonctions telles que la mémoire, l'apprentissage et la communication dont le fonctionnement dépend du réseau cellulaire de traitements de l'information. Nous allons donc poursuivre notre étude avec les différentes formes de mémoires végétales.

3.2 Les différentes formes de mémoires végétales

La découverte de la mémoire végétale provient de l'étude des réseaux d'interactions internes qui assurent une croissance et un métabolisme coordonné entre tous les organes de la plante. À partir de l'étude des différents mouvements et du fonctionnement des organes, les chercheurs se sont penchés sur l'existence potentielle d'une ou plusieurs mémoires végétales. L'objectif de cette section est de montrer qu'il existe plusieurs formes de mémoires végétales : (a) une mémoire à « court terme » et (b) une mémoire à « long terme ». Puis, nous analyserons (c) le niveau de performance de la mémoire végétale par rapport aux autres formes de mémoires humaines et animales.

3.2.1 La mémoire végétale à « court terme »

La première forme est une mémoire végétale que l'on peut qualifier de mémoire « court terme ». Elle est étudiée notamment chez la *Dionée* attrape-mouche (*Dionaea muscipula*) (Burdon-Sanderson 1882; Hodick et Sievers 1988). Cette plante carnivore est constituée de plusieurs feuilles opposées et sur leurs lobes se trouvent des grands poils noirs qui permettent de repérer une proie et de refermer le piège.

L'activation du piège réclame une grande énergie et le rouvrir prend plusieurs heures, ce qui signifie que la plante referme ses feuilles uniquement lorsque sa proie est adéquate. Les chercheurs ont observé plusieurs phénomènes qui permettent à la plante une économie d'énergie.

Tout d'abord, le piège ne se referme pas si la proie ne touche qu'un seul poil (insecte trop petit), en revanche si l'insecte touche deux poils dans un intervalle maximum de vingt secondes (insecte assez gros), le piège se referme. Cela signifie d'une part que les poils sont sensibles aux stimuli biotiques et que la plante peut différencier le toucher d'un insecte du toucher d'une goutte d'eau par exemple. D'autre part, la plante est capable d'encoder une information (similaire à la formation d'un souvenir), puis de la stocker sur le court terme (environ 20 secondes) et enfin de la mobiliser (rappel du souvenir) lorsque le deuxième poil est stimulé. Si l'intervalle de temps entre les deux stimuli dépasse les vingt secondes, l'information stockée est perdue.

Les chercheurs ont découvert que le stimulus du toucher provoque une augmentation de la concentration en ions calcium grâce à un signal électrique. Un seul stimulus ne permet pas d'atteindre une concentration assez forte pour activer le piège, cependant cela provoque une première augmentation. Lors du deuxième stimulus, la concentration en calcium dépasse le seuil ce qui déclenche le piège.

La première augmentation du niveau de calcium (premier poil touché) représente l'encodage de l'information et la seconde augmentation (deuxième poil stimulé) déclenche le rappel de l'information, si le stockage n'a pas dépassé les vingt secondes. Des expériences plus récentes ont confirmé ces découvertes (Volkov, Adesina, et Jovanov 2007). Le premier stimulus induit un signal électrique qui circule de cellules en cellules, stockée pendant un temps réduit sous la forme d'une augmentation de la teneur en ions calcium. Le deuxième stimulus induit un signal électrique similaire faisant dépasser le seuil du niveau de calcium, ce qui provoque la fermeture du piège. Le fonctionnement de cette mémoire végétale est similaire à celui d'une mémoire humaine ou animale à « court terme ».

3.2.2 La mémoire végétale à « long terme »

La seconde forme de mémoire végétale est une mémoire à « long terme » causée par un traumatisme des tissus (Dostál 1967). Dostal a nommé cette forme de mémoire par le terme « mémoire morphogénétique » ce qui signifie qu'une modification morphologique est impliquée dans le processus de mémorisation. Lors des premières expériences, un stimulus traumatique tel qu'une déchirure ou une décapitation est réalisé à un moment t , sans que cela ait une influence directe sur le développement. Cependant, la plante est affectée par ce stimulus notamment lors d'un changement de conditions environnementales qui provoque d'abord le rappel de l'information stockée et ensuite une réaction modifiant la croissance.

Ces expériences ont été approfondies par Thellier (2015). Les premières expérimentations sont réalisées sur le phénomène de dominance apical.

Sur une ramille (dernière division d'une petite branche) en reprise de croissance, le bourgeon terminal (le dernier de la branche) est dominant⁵⁷. Il se développe en allongeant la ramille, crée de nouvelles feuilles et bloque l'activité des autres bourgeons cotylédonaire dominés. La suppression de l'apex, en sectionnant l'extrémité de la ramille suffit pour que les bourgeons sous-jacents entrent en activité et créent des petites ramifications. Deux séries d'expériences (A et B) de mutilations et de privations sont réalisées sur l'herbe à aiguilles *Bidens pilosus* pour comprendre les réactions métaboliques de la plante quant aux relations de dominance apicale et aux processus de mémorisation.

La première série d'expériences A explique la réaction de stimulus/réponse et permet de comprendre les relations de dominance apicale. L'expérience A1 se réalise dans des conditions optimales de lumière et de nutrition, l'apex est coupé le matin et il ne s'avère qu'aucun des deux bourgeons cotylédonaire ne devient dominant. La croissance des deux bourgeons est simultanée et symétrique. L'expérience A2 effectue le coupage de l'apex sur des plants cultivés sous un éclairage faible et avec une nutrition minérale insuffisante. Dans ce cas, on observe une relation de dominance entre les deux bourgeons cotylédonaire. L'un de deux démarre sa croissance avant l'autre, sans que l'on puisse anticiper lequel sera dominant. La croissance est décalée et aléatoire. L'expérience A3 est similaire à A2, l'expérimentateur ajoute seulement un stimulus dissymétrique : des piqûres avec une aiguille de verre effectuées sur un seul de deux cotylédons en même temps que le découpage de l'apex. Dans ce cas, la croissance est décalée, un des deux bourgeons se développe avant le second. Dans 60 à 100 pourcents des cas, la situation est spécifiée. C'est le bourgeon du côté non stimulé qui est dominant.

⁵⁷ On suppose que le bourgeon terminal, nommé aussi apex, exerce sa dominance en attirant l'essentiel des nutriments et en émettant des substances hormonales, privant ainsi les bourgeons sous-jacents des nutriments nécessaires à leur développement.

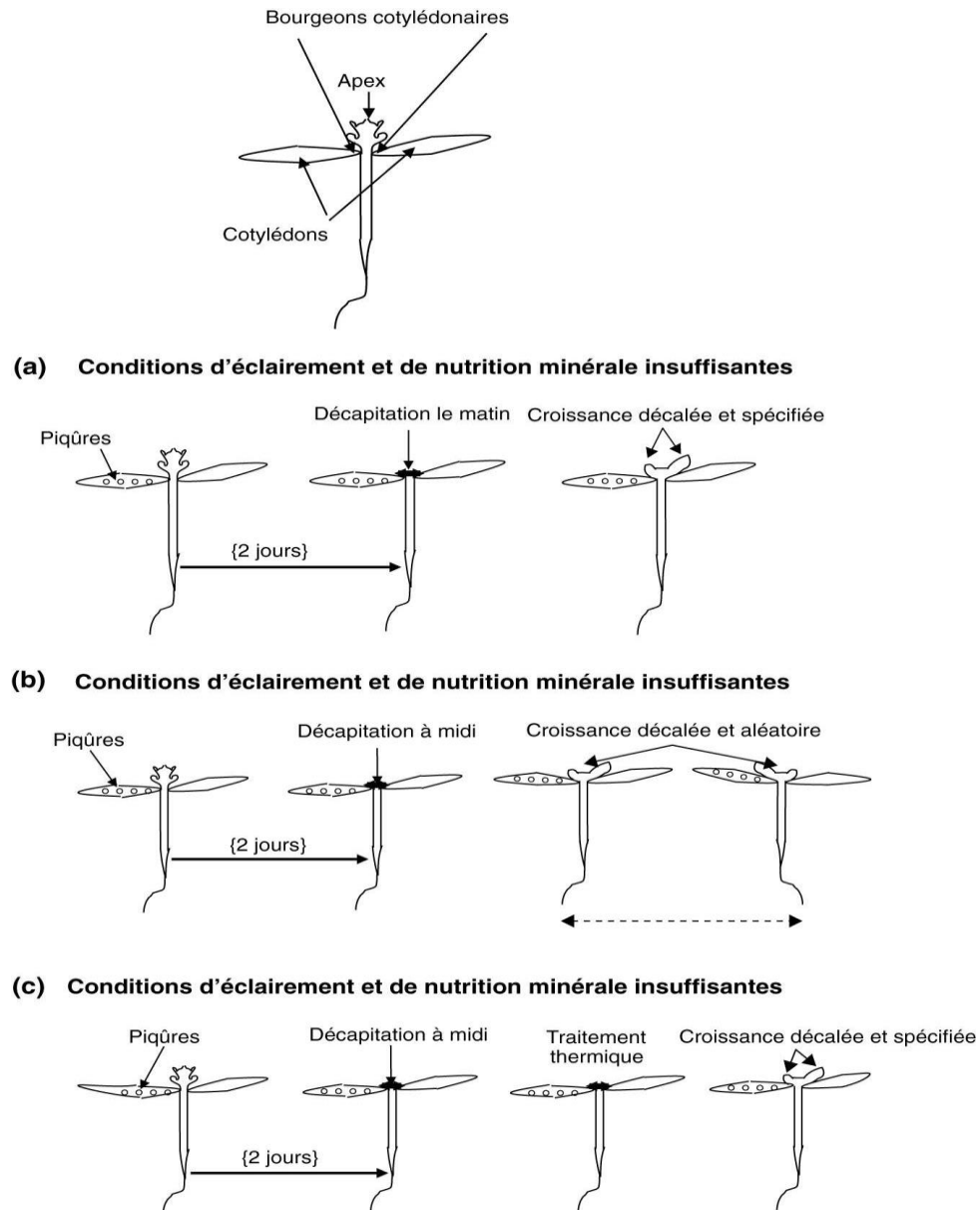
Afin de mettre en évidence une forme de mémorisation, Thellier réitère une série d'expérience B dans des conditions similaires et étend l'intervalle entre les stimuli (piqûres dissymétriques et découpage de l'apex) (fig. 3.1 p. 109). Lors de l'expérience B1 (fig. 3.1a), le plant est dans des conditions d'éclairage et de nutrition insuffisantes. L'expérimentateur lui administre un stimulus dissymétrique : des piquûres sur un cotylédon. Après deux jours, il coupe l'apex le matin. Les résultats sont similaires à A3, la croissance des bourgeons est décalée et spécifiée : le bourgeon du côté non piqué est dominant. Le traumatisme des piquûres provoque le stockage d'une information de spécification de la dominance pendant au moins deux jours. Cette information est rappelée lors du deuxième stimulus traumatisant qui est la décapitation de l'apex. La mobilisation de l'information conduit à une réponse morphologique (croissance spécifiée du bourgeon). Le temps de latence est représenté par les deux jours séparant le premier stimulus dissymétrique du début de la croissance (Thellier 2015, p. 40).

L'expérience B2 (fig. 3.1b) se réalise dans les mêmes conditions que B1, cependant la décapitation est effectuée à midi et pas le matin.

Cette différence conduit à une croissance décalée et aléatoire du bourgeon : les deux bourgeons ont des chances égales de devenir dominant. La première hypothèse émise par les chercheurs pour expliquer ce phénomène est que la décapitation, lorsqu'elle est réalisée à midi (milieu de la période d'éclairement) efface l'information de spécification de la dominance. Le résultat est donc le même que s'il n'y avait pas eu de stimulation dissymétrique.

Cependant, l'expérience B3 (fig. 3.1c) vient contredire l'hypothèse et éclaircir le fonctionnement de la mémoire végétale. Les conditions sont les mêmes que celle de l'expérience B2, mais après la décapitation réalisée à midi, le plant est soumis à un choc thermique : refroidissement intense suivi d'un lent réchauffement. Le résultat est le même que ceux des expériences A3 et B1, autrement dit, le bourgeon du côté non piqué est dominant.

Figure 3.1 : Mise en évidence d'une mémoire végétale sous forme de stockage et de rappel de l'information, selon Thellier (2015, p. 39).



Ces séries d'expérience mettent en évidence deux choses. Tout d'abord, la décapitation à midi n'efface pas l'information de spécification de dominance. Le stockage de l'information se réalise toujours cependant le plant est *inapte* à rappeler cette information. D'autre part, le choc thermique rend possible l'utilisation de cette information. La plante mobilise l'information stockée après le choc (Thellier 2015, p. 40-41). Les conditions environnementales jouent donc un rôle dans le processus de rappel de l'information stockée par la plante.

Afin d'approfondir la compréhension de cette « mémoire morphogénétique », les chercheurs entreprennent une autre série d'expériences (J) sur l'allongement journalier de l'hypocotyle⁵⁸ des plants de *Bidens pilosus* (Thellier 2015, p. 47-50). Lors de la première expérience (J1), deux lots de germes sont cultivés dans une solution nutritive classique. Le premier lot subit quatre piqûres au 6^{ème} jour sur les deux cotylédons et le second lot témoin ne subit pas de piqûres. Aucune différence significative n'est constatée dans l'allongement journalier de l'hypocotyle des deux lots : la croissance est similaire.

Lors de la deuxième expérience (J2), les deux lots sont cultivés dans une solution très diluée et les stimuli sont identiques à ceux appliqués aux lots précédents (J1). L'allongement de l'hypocotyle du lot piqué est de 30 pourcents moindres que celui du lot témoin. Les piqûres appliquées aux plants dans la solution diluée provoquent une réduction de l'allongement. Enfin, lors d'une dernière expérience (J3), les deux lots sont cultivés les premiers jours avec une solution nutritive et à partir du 8^{ème} jour avec une solution diluée pendant cinq jours complémentaires. Le lot témoin ne subit aucune piqûre, alors que l'autre lot est soumis aux mêmes quatre piqûres le 6^{ème} jour. L'allongement des plants piqués reste similaire à ceux des plants témoins jusqu'au 8^{ème} jour.

⁵⁸ Partie de la tigelle située entre la base et les premiers cotylédons

Mais dès que les plants sont déplacés dans la solution diluée, l'allongement de l'hypocotyle des plants piqués est réduit de 30 pourcents par rapport à l'allongement de l'hypocotyle des plants non piqués. Le rappel de l'information stockée se réalise lorsque la plante est dans des conditions nutritives insuffisantes.

Les séries d'expériences mettent en évidence deux capacités de la « mémoire morphogénétique » à long terme chez les végétaux⁵⁹. La première capacité est le stockage de l'information morphogène après perception d'un stimulus. Les chercheurs ont administré plusieurs autres stimuli abiotiques traumatiques (blessures) et non traumatiques (frottements) qui ont eux aussi conduit au stockage d'une information. Les piqûres ne sont donc pas les seuls stimuli capables d'activer cette fonction. Dans le cas de la série J, les chercheurs ont constaté que l'information stockée est quantitative. Le pourcentage de réduction de l'allongement est relatif au nombre de piqûres administrées. Pour toutes les séries d'expériences, une fois que l'information est stockée, les chercheurs n'ont pas réussi à inverser ou annuler le stockage qui semble irréversible et peut rester en mémoire pendant environ deux semaines.

La deuxième capacité est le rappel de l'information stockée. L'aptitude de rappel est associée au rythme circadien interne de la plante et au moment de la journée auquel le deuxième stimulus est effectué (Thellier 2015, p. 43-44). Notons que les deux capacités, bien que complémentaires, sont indépendantes l'une de l'autre. Pour la série B, le fait que le stimulus dissymétrique soit administré avant ou après que la plante soit *apte* à rappeler l'information ne modifie pas la spécification de la dominance de croissance par exemple. De plus, en fonction des expériences, les deux capacités induisent une modification de la biosynthèse de certaines protéines.

⁵⁹ Environ 60 000 plants ont été soumis à plusieurs expérimentations relatives au fonctionnement de la mémoire végétale sous forme de stockage et de rappel (morphogénétique). D'autres espèces ont aussi été testées, tel que le lin et les tomates. Les résultats ont été concluants. Cette mémorisation est une capacité que l'on peut généraliser à tous les jeunes plants de type dicotylédones (plantes supérieures possédant deux cotylédons).

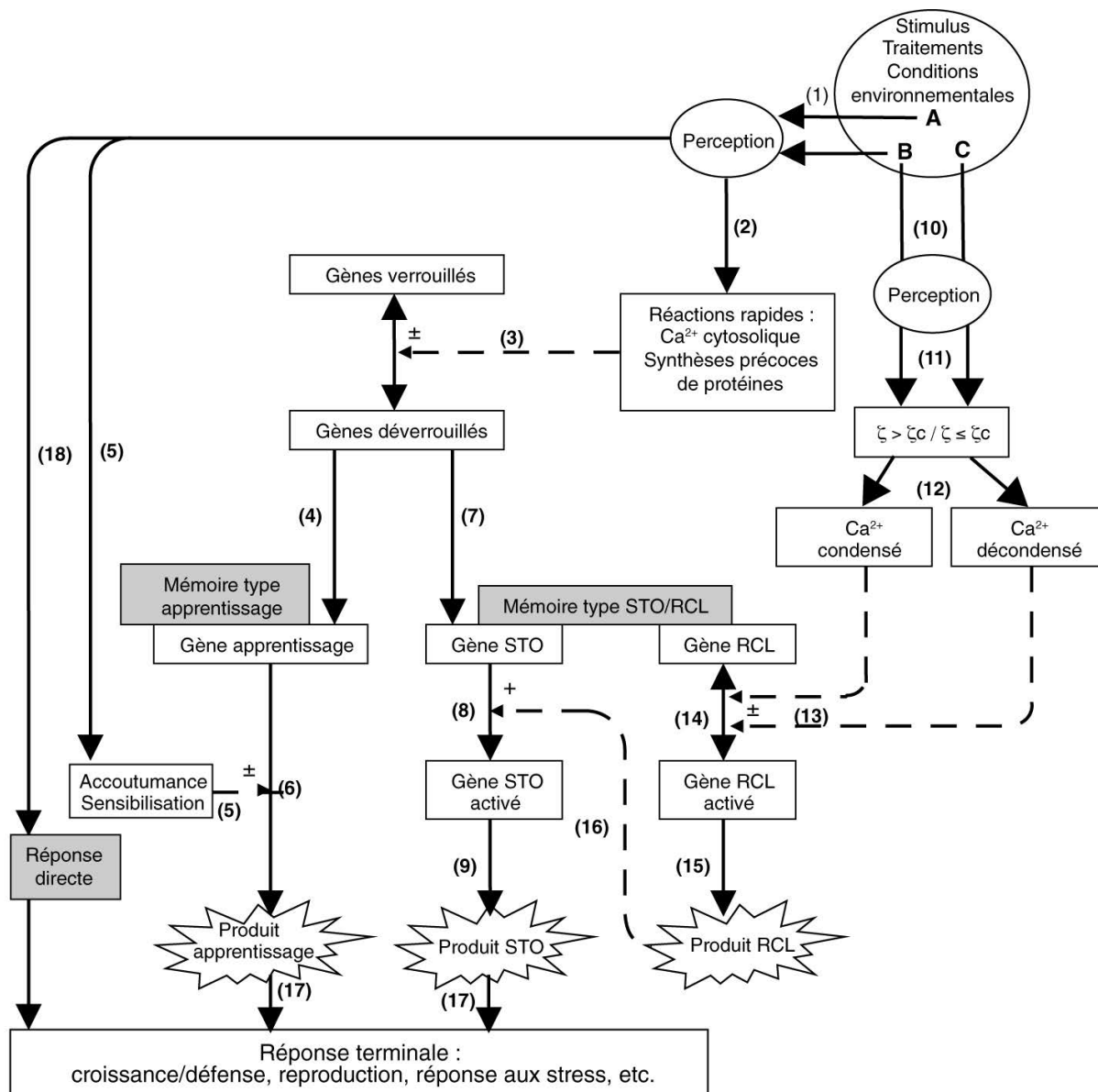
Par exemple, la biosynthèse des protéines 37 et 41kDa implique la réduction de l'allongement et les protéines 20, 48 et 49 kDa sont impliqués dans le processus de rappel lors du déplacement du plant dans la solution diluée. Comme pour la mémoire à « court terme », la perception du stimulus est reliée à une élévation de la teneur en ions calcium cytosolique. Dans la solution nutritive, certains agents bloquent la disponibilité ou l'absorption cellulaire du calcium, ainsi l'information ne peut pas être stockée. Le stockage d'une information dépend de l'élévation du niveau de calcium cytosolique (Thellier 2015; Volkov, Adesina, et Jovanov 2007). En revanche, l'aptitude à rappeler cette information est rendu possible par une privation ou une absence de calcium. Si la concentration de calcium est basse dans la solution nutritive, alors le plant est *apte* à mobiliser l'information stockée. Au contraire, si le niveau de calcium est élevé, le plant est *inapte* à rappeler l'information.

Le schéma ci-dessous (fig. 3.2. p. 113) explique comment fonctionne cette mémoire morphogénétique sous forme de stockage et de rappel de l'information et identifie les étapes et les gènes impliqués⁶⁰. Lors de la perception d'un stimulus (1), la plante réagit relativement vite notamment par une élévation de la condensation de calcium cytosolique et par la biosynthèse de certaines protéines (2) (11) (12). L'intensité et la durée de l'élévation ainsi que la nature des protéines sont relatives au type de stimulus. Cette réaction interne induit (3) d'une part le verrouillage des gènes qui ne seront pas impliqués dans la réponse et d'autre part le déverrouillage des gènes qui seront impliqués.

L'élévation de calcium, appelée aussi vague de calcium (Trewavas 2003) est le déclencheur du processus de réponse. Certains des gènes déverrouillés interviennent dans la mémoire de type « stockage et rappel » (7) et permettent notamment le stockage (Gène STO). Cependant, pour que ce gène soit fonctionnel, il doit être activé. Cette activation est réalisée par un produit dérivant de l'activateur du gène de rappel (RCL).

⁶⁰ Les gènes impliqués dans ce processus n'ont pas encore été identifiés de manière précise.

Figure 3.2 : Schéma conceptuel du fonctionnement de la mémoire végétale morphogénétique et de l'apprentissage chez la *Bidens*, d'après Thellier (2015, p. 76).



L'activation du gène RCL découle de la perception du stimulus (10) qui conduit à une variation (ξ)⁶¹ du taux de calcium cytosolique. Il devient soit inférieur, soit supérieur ou égal au taux moyen (11). Cette variation provoque à son tour une condensation ou une décondensation de calcium Ca^{2+} (12).

Une condensation (élévation) n'active pas le gène RCL tandis qu'une décondensation (baisse) conduit à l'activation des gènes impliqués dans le rappel de l'information (13). Une fois que ces gènes sont activés (14), ils forment un produit de rappel (produit RCL) (15), qui agit comme activateur (16) du gène STO. Le gène STO est ainsi activé (8) grâce au produit RCL, ce qui donne lieu au produit STO (9). Il déclenche à son tour des réactions métaboliques, physiologiques ou morphologiques qui mènent à une réponse terminale (17) au stimulus de départ. Ce schéma clarifie le fonctionnement de la mémoire « morphogénétique » au niveau génétique et cellulaire. Il permet aussi de comprendre que l'information stockée par la plante concerne la réponse à apporter au stimulus et non pas le stimulus en lui-même (Theillier 2015, p. 78). En effet, les gènes déverrouillés et stockés sont ceux impliqués par le processus de réponse. Cette mémoire végétale crée un produit de stockage relatif à la réponse ou au comportement à adopter face à ce type de stimulus.

3.2.3 La graduation des mémoires inter-espèces

Nos recherches, dont le contenu ne dresse pas un tableau exhaustif⁶², mettent en évidence que les plantes sont des êtres vivants dotés de plusieurs processus de mémorisation. Une mémoire à « court terme » permet d'économiser de l'énergie grâce

⁶¹ ξ : désigne l'avancement ou la variation d'une réaction chimique.

⁶² D'autres recherches expliquent notamment le fonctionnement de la mémoire cellulaire ou intergénérationnelle. La vernalisation est aussi un processus qui est associé à une forme de mémoire végétale.

à un comportement adapté à l'environnement et aux besoins. Puis une mémoire à « long terme », dont le fonctionnement repose sur les capacités de stockage et de rappel de l'information. Ces différentes formes de mémorisation prouvent que les plantes satisfont le deuxième critère de l'intelligence.

Le fonctionnement des mémoires chez les plantes du point de vue cellulaire et comportemental démontre des ressemblances avec les mémoires humaines et animales. En effet, la mémoire végétale sous forme de stockage et de rappel (morphogénétique) fonctionne grâce à des étapes d'acquisition (stockage, inhibition, rappel) dont le rôle est semblable à celles des mémoires humaines et animales (encodage, stockage, rappel). D'autre part, la mémoire « morphogénétique » semble similaire à la mémoire procédurale que nous avons observée chez les humains et les animaux (Hiernaux 2020, p. 41). La mémoire procédurale est une mémoire à long terme qui enregistre les comportements et les manières de faire. Il s'agit de l'acquisition du savoir-faire. Or, la mémoire végétale « morphogénétique » stocke aussi sur le long terme les réactions et les comportements qui forment les réponses les plus adaptées au stimulus perçu. Ces deux types de mémoire retiennent donc des séquences d'opération.

Nous découvrons aussi que la mémoire végétale conduit notamment à la capacité d'anticipation qui est observée chez certaines plantes, notamment la *Lavatera cretica* (Marder 2012). Cette plante anticipe la direction du lever du soleil même après plusieurs jours sans exposition lumineuse.

Lors d'une expérience, les chercheurs ont remarqué que les feuilles du plant se tournent dans la direction du soleil pour capter le plus de lumière possible. Ils ont laissé le plant quelques jours dans un lieu sombre. Les feuilles ont continué à se tourner dans la direction du lever du soleil malgré l'absence de lumière. Premièrement, la plante a enregistré l'information directionnelle.

Deuxièmement, elle utilise cette information en adoptant un comportement d'anticipation qui permet une exposition lumineuse optimale. L'anticipation est aussi une compétence que l'on observe chez les humains et certains animaux dû à leur capacité de mémorisation.

Bien que la mémoire sous forme de stockage et rappel chez les plantes soit similaire à celle des animaux et des humains, elles ne sont pour autant pas identiques. Nous remarquons aussi que les animaux et les humains détiennent des formes de mémoires plus diverses et développées que les végétaux. Ainsi, les plantes sont situées en dessous de ces espèces dans la graduation des mémoires. En revanche, elles se situent au-dessus des unicellulaires étant donné qu'elles démontrent une variété sophistiquée de processus de mémorisation que l'on n'a pas encore découvert chez les unicellulaires (Dussutour 2017, p. 117-120).

3.3 Les processus d'apprentissage chez les végétaux

Les processus d'apprentissage comme nous avons pu le voir dans le second chapitre sont complémentaires à la mémorisation. Ils assurent une adaptation continue des comportements en actualisant les informations et les connaissances acquises.

Dans cette section nous allons décrire (a) les processus d'apprentissage non-associatif et (b) les processus d'apprentissage associatifs chez les végétaux. Puis nous évaluerons (c) le niveau de performance de cette fonction avec celle des unicellulaires, des animaux et des humains.

3.3.1 Les processus d'apprentissage non-associatifs

Dans l'introduction du présent document, nous avons expliqué comment la *Mimosa pudica* apprend grâce à un processus d'apprentissage non-associatif : l'accoutumance (Gagliano et al. 2014). Un apprentissage non-associatif ne prend en compte qu'un seul stimulus qui conduit à une réponse spécifique. Dans l'exemple, le stimulus est la goutte d'eau qui tombe à intervalle régulier. Face à ce stimulus répété à plusieurs reprises, la réaction des feuilles diminue. La plante s'habitue à cette stimulation et n'y répond plus. Notons que le mouvement de rétractation des folioles de la *Mimosa pudica* induit une baisse de soixante pourcents du rendement photosynthétique. En s'habituant au stimulus, la plante économise son énergie en évitant un mouvement coûteux pour son organisme. Cet exemple, qui peut être généralisé à d'autres espèces végétales nous apprend donc que les plantes sont capables d'apprendre par un processus non associatif.

Le schéma (fig. 3.2, p. 113) propose une lecture du mécanisme d'apprentissage non-associatif, tel que l'accoutumance et la sensibilisation, par l'intervention des gènes. Le début du schéma est commun au processus génétique de la mémoire sous forme de stockage et rappel. La plante perçoit un ou plusieurs stimuli (1), ce qui induit une vague de calcium et la biosynthèse de certaines protéines (2) qui conduit au déverrouillage des gènes impliqués dans la réponse à apporter (3). Certains gènes interviennent dans le processus d'apprentissage (gènes apprentissage) (4), ils sont plus ou moins activés en fonction du type d'apprentissage (5).

Dans le cas d'une accoutumance, le produit du gène est faible ou nul (6), dans le cas de la sensibilisation, le produit est abondant (6). Le résultat donne donc un produit d'apprentissage (17) qui donne lieu à une réponse terminale de la plante au stimulus de départ.

3.3.2 Les processus d'apprentissage associatifs

D'autre part, plusieurs expériences démontrent qu'il est possible pour les plantes d'apprendre grâce à des processus associatifs⁶³, notamment par essais et erreurs (Turkington et Harper 1979; Kelly 1992; Thellier 2015; T. Trewavas 2016). La méthode par essais et erreurs est utilisée pour résoudre un problème. Elle qualifie les divers essais entrepris par un être vivants jusqu'à ce qu'il parvienne au succès ou à l'arrêt de sa recherche. Darwin avait déjà émis cette hypothèse en observant le comportement de certaines plantes grimpantes qui corrigent et changent de support jusqu'à trouver le plus adapté à leur développement. Plus précisément, la *Cuscuta europaea* est une plante grimpante qui parasite plusieurs espèces végétales, telles que les orties, les houblons ou encore le chanvre. Dépourvue de racines, elle infecte son hôte en formant des cercles autour des tiges et des feuilles, puis pénètre le système vasculaire avec ses tissus pour absorber les nutriments. La *Cuscuta* utilise activement les ressources, elle peut les accepter (succès) ou de les rejeter (erreurs) en fonction de l'état de l'hôte. Elle fait plusieurs essais pour trouver un hôte adapté à ses besoins.

Les chercheurs ont conclu que la *Cuscuta* corrige son comportement jusqu'à trouver l'hôte le plus riche en nutriment (Kelly 1992). Elle prend le risque d'abandonner une première source de nutriment (rejet) sans savoir si elle en trouvera une meilleure. La capacité de rejet ou d'acceptation des ressources dépend de la quantité et de la qualité des ressources de l'hôte qui sont analysées par la plante parasite. Le parasite apprend - d'une certaine manière- qu'il est préférable de rejeter certains nutriments lorsqu'ils proviennent d'une plante hôte dont l'état n'est pas suffisamment riche, au profit d'une autre plante dont l'accumulation de ressources est optimale.

⁶³ L'apprentissage associatif se réalise soit par l'association entre plusieurs stimuli qui conduisent à une réponse significative, soit entre un nouveau stimulus et une information déjà acquise, soit entre un comportement et la conséquence de ce comportement.

Ce comportement adapté semble être le résultat d'une association progressive entre plusieurs actions et les résultats. Tout d'abord, la plante explore l'environnement (essais), puis elle élimine ou rejette les comportements inutiles (erreurs) et enfin, elle sélectionne les comportements adaptés (résultat). Cette forme d'apprentissage par essais et erreurs est la base du conditionnement opérant, selon lequel l'être vivant associe un comportement à une conséquence. Ici les comportements sont les actions de parasiter un hôte (essais) qui sont associés à des conséquences (acceptation ou rejet) en fonction de l'hôte. Ce processus est répété plusieurs fois et c'est pourquoi il prend la forme d'une méthode d'essais et erreurs.

Un autre processus d'apprentissage associatif a été observé chez certains végétaux (Trewavas 2014, p. 87-88), il s'agit du conditionnement classique qui réalise une association entre un stimulus neutre et un stimulus significatif de manière que le stimulus neutre conduise à la même réponse que le stimulus significatif. L'exemple le plus connu de conditionnement classique est celui des chiens de Pavlov que nous avons expliqué dans le second chapitre. Le mouvement d'ouverture et de fermeture des stomates qui permet entre autres la circulation du dioxyde de carbone dans les tissus et l'évaporation de l'eau illustre une forme d'apprentissage par conditionnement opérant et classique. L'ouverture des stomates se réalise lors d'une exposition lumineuse suffisante (journée) et la fermeture lors d'une absence de lumière (nuit). Néanmoins, en cas de sécheresse, les stomates restent partiellement ouverts, voir complètement clos en journée pour éviter une perte trop importante de la ressource en eau.

Le mécanisme qui guide l'ouverture et la fermeture des stomates résulte de l'accumulation d'acide abscissique qui est une hormone synthétisée par les racines et les branches en cas de diminution d'eau dans les tissus. Cette hormone est un signal qui permet de coordonner la croissance en impulsant des changements en fonction des facteurs environnementaux. Jusqu'ici il s'agit d'un mécanisme de type stimulus (augmentation de l'acide abscissique) et réponse (fermeture partiellement ou totale des stomates).

Une expérience va mettre en évidence les deux formes d'apprentissage par conditionnement opérant et classique (Goh, Nam, et Park 2003). Les chercheurs provoquent une augmentation de la teneur en acide abscissique dans les tissus en journée et pendant plusieurs jours. Ce mécanisme entraîne une réponse spécifique (fermeture des stomates) et un renforcement du gène régulateur de l'acide. Ils font une pause de quelques jours durant lesquels la plante n'est pas stimulée. Ensuite, ils augmentent de nouveau le taux d'acide abscissique. Ils observent que le gène régulateur de l'acide induit l'expression d'une réponse de plus en plus rapide et efficace (la fermeture des stomates).

Ce premier résultat montre que l'augmentation de la teneur en acide abscissique répétée provoque une fermeture des stomates plus rapide et donc plus adaptée. Le traitement répété a renforcé la réaction de la plante au stimulus. On constate donc une forme d'apprentissage par association qui est un conditionnement opérant. La plante a associé l'augmentation élevée du taux d'acide abscissique (comportement) à une fermeture plus rapide des stomates (conséquence). Même si ce phénomène se réalisait déjà avant l'expérience, la plante effectue cette association plus rapidement. Le processus a été renforcé. Le résultat est proportionnel à l'intensité de la répétition.

D'autre part, les chercheurs ont remarqué par la suite que les plantes stimulées associent l'exposition lumineuse à la synthèse des gènes spécifiques associés à la fermeture rapide des stomates, ce qui n'était pas le cas auparavant. La plante a donc associé l'exposition lumineuse (stimulus neutre) à l'augmentation de la teneur en acide abscissique (stimulus significatif) ce qui provoque la fermeture des stomates (réponse conditionnée). Cette fois-ci, on constate une forme d'apprentissage par conditionnement classique. Étant donné que l'expérience a été réalisée durant la journée, le stimulus neutre de l'exposition lumineuse est transformé en stimulus significatif. L'exposition lumineuse provoque donc la même réponse que le stimulus significatif : la fermeture des stomates.

La réponse significative (fermeture) est maintenant associée à deux stimuli dont un qui était auparavant neutre (exposition lumineuse). Cet apprentissage est une association négative, étant donné que l'exposition lumineuse provoque initialement l'ouverture des stomates permettant l'évaporation de l'eau et la circulation du dioxyde de carbone.

3.3.3 La graduation inter-espèces des processus d'apprentissage

Nos recherches montrent que les plantes sont capables d'apprendre de plusieurs manières. Les processus d'apprentissage provoquent une modification épigénétique à l'origine d'un changement d'état interne dans le traitement de l'information qui produit un nouveau comportement. Les informations acquises grâce aux processus d'apprentissage peuvent être mises en mémoire à plus ou moins long terme. Certaines plantes de la lignée verte satisfont le deuxième critère du continuum multidimensionnel de l'intelligence.

De récentes recherches ont découverts qu'un unicellulaire -le blob- apprend de ses expériences. Cependant, ces processus sont moins développés et divers que ceux des végétaux. En effet, les blobs ne semblent pas capables de réaliser une forme d'apprentissage par un conditionnement classique, en revanche, ils apprennent par accoutumance (Dussutour 2017, p. 129-136). Quant à elles, les plantes apprennent grâce au moins à une forme d'apprentissage non-associative : l'accoutumance et trois apprentissages associatifs : essais et erreurs, conditionnement classique et opérant. Les végétaux détiennent donc des processus d'apprentissage similaires à ceux de certains animaux et des humains. Ils sont capables de modifier leur comportement pour le rendre de plus en plus adapté aux situations en actualisant les informations acquises au cours des expériences. Ces processus sont cependant moins sophistiqués et divers.

Nous avons vu dans le deuxième chapitre que les humains et certains animaux apprennent aussi grâce à des processus d'apprentissage sociaux que l'on n'observe pas -encore- chez les végétaux.

Néanmoins, les plantes développent cette fonction de manière plus ou moins performante, ce qui nous conduit à les situer de nouveau entre les unicellulaires et les animaux sur le continuum de l'apprentissage.

3.4 Les formes de communications végétales⁶⁴

Les plantes de la lignée verte sont les sujets de plusieurs études sur les différents modes de communication dont elles font usages pour transmettre diverses informations entre elles et certains insectes. Dans cette section, nous allons étudier (a) la communication aérienne et (b) les réseaux mycorhiziens qui sont deux formes différentes de communications végétales, pour (c) évaluer le niveau de performance et de développement de cette fonction comparativement à celle des animaux et des humains.

3.4.1 Les voies aériennes

Depuis plusieurs années de nombreuses recherches ont été effectuées sur la communication aérienne entre les plantes, incluant parfois certains insectes (Karban, Yang, et Edwards 2014; Bournérias et Bock 2006; Holopainen et Blande 2012).

⁶⁴ Dans cette section, nous n'étudions pas la communication interne que nous avons déjà analysée dans nos recherches.

Plusieurs espèces de plantes diffusent des substances volatiles lors d'une attaque ce qui a pour conséquence de prévenir les plantes voisines capables de détecter le message et d'analyser ces substances. En milieu naturel, le signal se diffuse à une trentaine de centimètres de la plante et en fonction des conditions environnementales (vent, pluie), le message peut se propager à plusieurs mètres. La communication aérienne se réalise habituellement entre les plantes de la même espèce mais elle peut aussi se faire parfois entre plantes d'espèces différentes (Meents et Mithöfer 2020). La plupart des substances impliquées dans cette communication sont des composés volatiles, souvent odorants, tels que les terpénoides (monoterpène C10, hémiterpène C5, sesquiterpène C15, homoterpènes), les phénylpropanoïdes (dérivés de l'acide aminé phénylalanine), ou des aldéhydes (hexenal) (Meents et Mithöfer 2020).

Les chercheurs ont observés que les saules pleureurs voisins de ceux qui subissent une attaque de chenilles sont moins infectés que les arbres isolés (Rhoades 1983). En effet, les arbres sains (voisins de ceux infectés) résistent à l'attaque en raison d'un taux élevé de substances toxiques phénoliques et tanniques dans leurs feuilles qui deviennent indigestes pour les chenilles. Au contraire, les arbres isolés sont plus facilement attaquables et ne présentent pas de substances toxiques dans leurs tissus. Les arbres sains et les arbres attaqués ne sont pas reliés physiquement entre eux, que ce soit par les racines ou par un contact entre les branches. Rhoades émet alors l'hypothèse d'une communication aérienne entre ces individus. Une expérience en laboratoire est réalisée quelques mois plus tard et confirme cette hypothèse (Baldwin et Schultz 1983).

Deux boîtes hermétiques rassemblent chacune des pousses d'érables à sucre *Acer saccharum* et de peuplier *Populus* qui n'ont aucun contact physique entre elles au niveau racinaire. Dans la première boîte, quinze pousses sont coupées (comme si elles avaient été attaquées par un herbivore) et quinze autres sont intactes. La deuxième boîte regroupe les pousses témoins intactes. Deux jours après, sur les plants dont quelques feuilles ont été coupées toutes les autres feuilles du même plant ont un niveau élevé de substances chimiques et toxiques (composés phénoliques et tanniques).

De plus, les pousses voisines ont aussi une teneur élevée de ces mêmes substances toxiques. Dans la boîte témoin, les pousses ne présentent aucune augmentation de ces substances. L'hypothèse consiste à dire que les feuilles endommagées diffusent des signaux aériens gazeux qui permettent aux autres feuilles et aux plantes voisines d'anticiper une attaque en augmentant la toxicité de leurs tissus.

Des critiques ont été émises sur l'absence de contrôle adapté lors des expériences et les résultats furent parfois réduits à des interprétations abusives (Tassin 2016).

En effet, certains chercheurs considèrent que ce phénomène n'est pas une forme de communication *authentique*. Selon Tassin, les messages diffusés par la voie aérienne auraient tout simplement pour objectif d'informer les autres parties de la plante, la communication aurait lieu d'une branche à l'autre. La captation du message par une plante voisine serait une erreur. La communication entre les plantes ne serait donc pas intentionnelle⁶⁵. Il n'en demeure pas moins que le message est perçu et utilisé par la plante voisine.

En 2007, de nouvelles expériences étudient les haricots de Lima sauvages, au nom latin *Phaseolus lunatus*. Les chercheurs découvrent non seulement une communication aérienne entre les plantes mais aussi une interaction entre plantes et insectes (Heil et Bueno 2007). Lors d'une attaque de coléoptères (insecte à quatre ailes), un plant de haricot peut réagir de deux manières. En premier lieu, les feuilles attaquées diffusent un bouquet de substances chimiques similaires à celles découvertes dans les expériences précédentes. Ces substances sont perçues par les plantes environnantes ce qui déclenche une réaction de défense. En second lieu, les fleurs encore intactes situées à côté de l'attaque produisent un nectar spécifique qui attire les prédateurs du coléoptère.

⁶⁵ Nos recherches ne sont pas le lieu pour expliciter ce débat plus en détail. L'intention comme condition nécessaire même à la communication humaine est discutable, voir (Hiernaux 2020, p. 36).

Il existe en effet une évolution complémentaire entre les plantes et les arthropodes insectivores qui reconnaissent les substances volatiles émises par les végétaux ce qui leur permet de trouver de la nourriture.

Des expériences complémentaires ont confirmé les résultats de Rhoades, Baldwin et Heil (Yi et al. 2009; Heil 2009). Elles ont notamment permis d'identifier deux substances volatiles particulières. Lors d'une attaque bactérienne, certains végétaux diffusent un gaz dénommé salicylate de méthyle, tandis que dans le cas d'une attaque d'herbivore, ils produisent du jasmonate de méthyle. Le salicylate de méthyle est une hormone de défense relâchée dans l'air par les tissus attaqués.

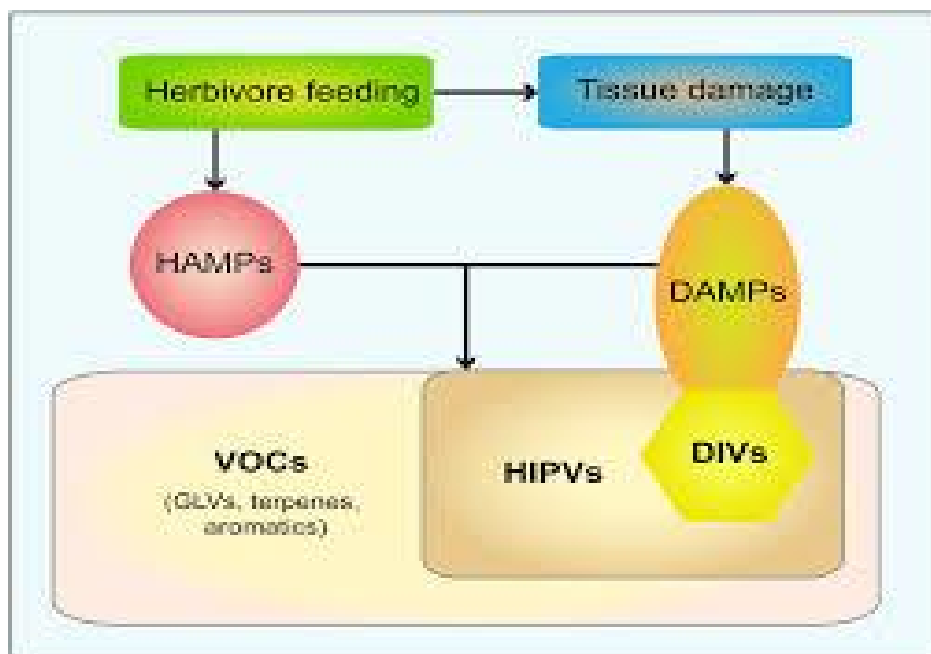
Les parties saines y réagissent soit en provoquant la mort des bactéries (quand cela est possible), soit en ralentissant la propagation en produisant une barrière de cellules mortes autour du lieu de l'infection. Le jasmonate de méthyle est une hormone de croissance et de développement. Elle est traitée par la plante grâce au système ubiquitine/protéasome⁶⁶ ce qui permet l'activation de certains gènes de défense.

Plus spécifiquement (fig. 3.3, p. 126), au niveau cellulaire une attaque d'insecte induit la production de molécules associées aux attaques d'herbivores : des HAMPs (herbivory-associated molecular patterns). Cette attaque cause un dommage des tissus qui génèrent à leur tour des molécules associées : les DAMPs (damage-associated molecular patterns).

La combinaison des HAMPs et des DAMPs provoque l'émission de substances volatiles : les HIPVs (herbivory-induced plant volatiles). Elles font partie du groupe des VOCs (volatile organic compounds) qui incluent notamment les GLVs (green leaf volatile), la terpène (hydrocarbure naturel) et des composés aromatiques.

⁶⁶ Ce système joue un rôle dans la protéolyse intracellulaire qui est impliqué entre autres dans l'élimination des protéines anormales et dans la réponse aux stimuli extracellulaires.

Figure 3.3 : Schéma des relations entre les groupes de composés organiques volatiles induits par les dégâts des tissus, d'après Meents et Mithöfer (2020, p. 3).



Dans le cas d'une attaque d'insecte, la plante analyse l'enzyme de l'herbivore ce qui lui permet de diffuser des substances volatiles spécifiques (VOCs) à l'attention de ses congénères et des autres parties du même plant (Bricchi et al. 2010; Meents et al. 2019). Certaines plantes sont aussi capables de diffuser des substances volatiles (HIPVs) qui vont attirer le prédateur de l'herbivore (Kessler et Baldwin 2002; Arimura et Pearse 2017). Parfois, les dommages sont causés par des stimuli abiotiques. Les tissus peuvent générer des substances volatiles spécifiques : les DIVs (damage-induced volatiles) sans la combinaison avec les HAMPs.

Les voies aériennes sont donc le lieu de communication entre plusieurs parties d'une même plante, entre plusieurs plantes relativement proches qui peuvent être d'espèces différentes et entre une plante et les prédateurs des herbivores dont elle subit les dommages.

Lorsque les plantes voisines analysent le message transporté par les substances volatiles, elles réagissent par un changement métabolique, par exemple en augmentant le taux de tanin de leurs tissus afin de rendre leurs feuilles indigestes. Les messages transmis sont dans la plupart des cas des messages d'alerte pour prévenir les espèces végétales d'une attaque ainsi que des messages d'appel à l'attention des insectes prédateurs. Ce mécanisme par voie aérienne est soumis à quelques inconvénients, à savoir que les facteurs environnementaux peuvent entraver la diffusion du message. Un vent dans une mauvaise direction, une hausse soudaine de la température ou l'humidité sont plusieurs exemples de facteurs qui rendent imperceptible les substances volatiles et les messages qu'elles contiennent (Meents et Mithöfer 2020, p. 3-4).

3.4.2 Les voies souterraines

Comme nous venons de l'étudier, les parties supérieures des plantes sont capables de communiquer des messages d'alerte sous plusieurs formes. Nous allons analyser les réseaux souterrains qui sont aussi le lieu de plusieurs interactions et communication inter et intra espèces. Le terme mycorhize, du grec *myco* qui signifie champignon et *rhiza* racine, désigne une association dite symbiotique entre le mycélium⁶⁷ d'un champignon composé par des hyphes et les racines d'une plante. Lors de cette association, les fins filaments des hyphes colonisent les racines et forment un manteau fongique à partir duquel des échanges de matière s'effectuent. Les champignons sont hétérotrophes vis-à-vis du carbone et de nombreuses vitamines ; ils se nourrissent de ces substances organiques dont ils ne peuvent pas effectuer eux-mêmes la synthèse.

⁶⁷ Le mycélium est la partie végétative des champignons qui puise les minéraux dans le sol et les redistribue aux végétaux.

Ils sont obligés de s'associer aux végétaux pour obtenir ces nutriments indispensables à leur croissance et survie. Les plantes les leur offrent sous forme de saccharose, glucose et fructose (sucres élaborés grâce à la photosynthèse) (Johnson et al. 2002). En contrepartie, les champignons procurent aux végétaux des nutriments, notamment de l'azote et des phosphates. Le phosphore est un constituant important des acides nucléiques qui supportent l'information génétique des végétaux (et des êtres vivants). Or, les phosphates sont presque insolubles et se déplacent peu dans les sols. Les hyphes sont capables d'explorer une grande surface de sol avec un moindre coût énergétique que les racines⁶⁸. Ils transportent plus facilement du phosphore dans leurs tissus qu'ils peuvent échanger aux végétaux (Smith et Read 2008).

Les mycorhizes sont apparus très tôt au cours de l'évolution ; ils sont formés par les champignons supérieurs et microscopiques ainsi que par les plantes ligneuses vivaces et herbacées. Cette association est répandue, notamment en forêt. Elle participe activement à la formation et au maintien des écosystèmes (Humphreys et al. 2010). On trouve deux types de mycorhizes : les mycorhizes ectotrophes et endotrophes.

Les mycorhizes ectotrophes forment des anneaux autour des radicelles (racines secondaires) qui s'épaississent. Les racines sont entourées d'une multitude de filaments fongiques qui les relient au mycélium. Cette association est visible à l'œil nu et elle se développe à l'extérieur des cellules végétales. L'ectomycorhize concerne principalement les arbres feuillus, par exemple les Pin sylvestres et autres conifères, les bouleaux, les chênes, les hêtres, mais aussi les champignons impliqués sont à 80 pourcents des champignons supérieurs (macromycètes), vivants en forêt, tels que les Amanites, Hébelomes, Hydrophores, Inocybes, Chanterelles ou encore Russules. Ces champignons ont un appareil reproducteur visible nommé le sporophore.

⁶⁸ La surface d'exploration moyenne des racines est multipliée par 10 000 grâce aux mycorhizes, ce qui multiplie par 10 la croissance de la plante.

Pour leur part, les mycorhizes endotrophes possèdent des filaments qui pénètrent à l'intérieur des cellules végétales. L'endomycorhize n'est pas visible à l'œil nu et les champignons se développent à l'intérieur de la plante. Elle est formée par des champignons microscopiques qui n'ont pas d'appareil reproducteur visible. Elle est présente chez les plantes herbacées, principalement les orchidées⁶⁹, les bruyères, les myrtilles et les phanérogames.

Dans leur ensemble, les mycorhizes forment des réseaux interactifs d'échanges de nutriments, entre une seule ou plusieurs espèces végétales (Simard et Durall 2004). Les réseaux mycorhiziens favorisent une meilleure résistance des plantes et des racines aux pathogènes et à certaines maladies en synthétisant des antibiotiques, en induisant la formation de tanins et en aidant la flore microbienne (Whipps 2004). Ce réseau participe aussi à la production d'hormones végétales qui améliorent la croissance des arbres. De plus, il favorise une résistance à la sécheresse et à certaines variations climatiques (Smith et Read 2008). Gorzelak décrit ce système comme un réseau social et adaptatif complexe : « The MN (mycorrhizal networks) can thus integrate multiple plant species and multiple fungal species that interact, provide feedbacks and adapt, which comprise a complex adaptive social network. »⁷⁰ (Gorzelak et al. 2015, p.1).

En effet, ce réseau met en relation plusieurs espèces végétales et plusieurs champignons à travers des connections qui agissent comme un système d'interaction. Il permet notamment la mutualisation des nutriments, certains arbres *nourrissent* les nouvelles pousses qui évoluent à l'ombre et dont la survie dépend du partage des ressources.

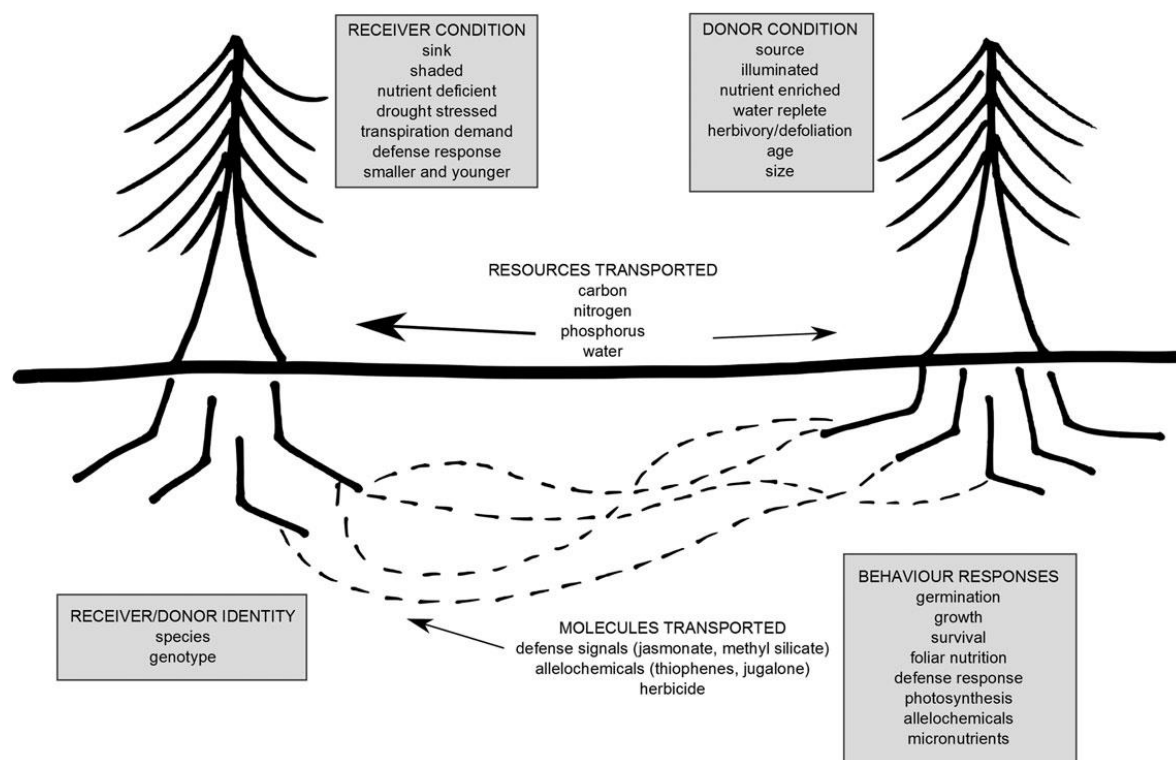
⁶⁹ Chez les orchidées, les mycorhizes sont particuliers. Les orchidées ne peuvent pas se développer sans cette association qui commence dès la germination avant que l'autotrophie chlorophyllienne se constitue. L'orchidée forme un organisme souterrain non vert nommé le protocorme, ce qui lui permet de se développer grâce à la relation mycorhizienne symbiotique.

⁷⁰ « Le réseau mycorhizien peut intégrer plusieurs espèces végétales et plusieurs espèces de champignons qui interagissent, assurent une rétroaction et s'adaptent, ce qui forme un réseau social adaptatif complexe. »[Notre traduction]

Ce réseau a aussi un effet positif sur l'adaptation des individus grâce au partage des informations relatives aux facteurs environnementaux. Il influence la survie, la reproduction, la santé, la compétition, la physiologie et le comportement des plantes grâce aux informations qui sont transmises par des signaux biochimiques et électriques (Song et al. 2010; Babikova et al. 2013; Baluška 2006).

La figure 3.4 met tout d'abord en évidence les échanges de nutriments tels que le carbone, le nitrogène, le phosphore et l'eau, entre un individu (à gauche) qui manque de lumière, de nutriments et de force dû à sa taille et son âge et un émetteur (à droite) dont les besoins en nutriments sont comblés grâce à son âge, sa force et sa situation.

Figure 3.4 : Schéma documenté des ressources et des signaux échangés à travers le réseau mycorhizien qui montre le transfert de molécules entre un émetteur et un récepteur, d'après Gorzelak *et al.* (2015, p.3).



Le destinataire est dans une position de défense face à des stimuli biotiques et abiotiques qui causent un stress. La plante riche en nutriment sert de source à la plante voisine pauvre en ressources. Les connections endotrophes et ectotrophes réalisent des transferts rapides en nutriments entre plusieurs espèces végétales de la même espèce.

Ensuite, la figure montre aussi le transfert de molécules qui transportent un signal de défense. Song et al. (2014; 2010) ont découverts en étudiant des plants de tomate qu'un plant attaqué par un insecte transfère un signal de stress à travers le réseau mycorhizien. Lors de l'expérience, le plant de tomate donateur est infecté par une chenille *Spodoptera litura*. Le plant envoie de l'acide jasmonique à travers le réseau mycorhizien. Six heures après le transfert, le plant récepteur produit des enzymes de défense qui augmentent sa résistance contre l'attaque de chenilles.

D'autres expériences similaires ont confirmé que l'acide jasmonique et l'acide salicylique sont impliqués dans la production de six gènes de défense qui activent des enzymes protectrices entre 6 à 65 heures après réception⁷¹. Les recherches démontrent qu'il existe une communication entre toutes les plantes incluses dans le réseau mycorhizien grâce à des signaux et des transferts de molécules.

Le réseau mycorhizien est donc le lieu d'échanges d'information sous la forme de signaux de détresse biochimiques qui donnent lieu à une réponse métabolique adaptée. Il est le lieu d'une forme de communication intra et inter espèces. Comme nous l'avons vu, Gorzelak considère que le réseau mycorhizien a des effets sur le comportement végétal et participe à l'adaptation de l'individu. En effet, le réseau induit de rapides changements par exemple au niveau de la croissance (racines et branches), de la production photosynthétique, de la nutrition des feuilles et de la défense chimique de l'organisme (Gorzelak et al. 2015, p. 4-5).

⁷¹ Nous pourrions parler de la relation génétique entre les plants pour expliquer cet échange de nutriment. En revanche, le phénomène de communication se produit chez des plants d'espèces différentes via le réseau mycorhizien.

Grâce au réseau mycorhizien, la plante reçoit plus d'informations qui participent à une meilleure adaptation individuelle. Gorzelak décrit ce fonctionnement de la manière suivante : « These studies show that plant behavioural responses to resource transfer via MNs are dynamic, asymmetrical at times and dependant on the identity of the plants, the source sink patterns in the MN and the environmental conditions of the system »⁷² (Gorzelak et al. 2015, p. 6).

Selon cet auteur, la plante réagit aux informations transmises par le réseau en fonction de sa situation et de l'organisation de ses ressources internes, tout en prenant en compte les ressources du réseau et les conditions environnementales dans lesquelles elle se situe. Les informations transmises par le réseau sont des stimuli significatifs, qui induisent des changements ponctuels, ne remettant pas en cause la stabilité de l'entité. Ils participent à son adaptation en favorisant une meilleure lecture de l'environnement et de ses conditions. L'auteur précise dans cette citation que la réponse comportementale est dynamique. Autrement dit, l'individu n'actualise pas passivement un mécanisme génétiquement programmé.

Au contraire, la plante prend en compte tous les éléments à disposition (ressources internes, ressources du réseau, facteurs environnementaux) afin de produire une réponse adaptée à ses besoins individuels et à la situation.

3.4.3 La graduation des modes de communication inter-espèces

Nos recherches concluent que les végétaux détiennent la quatrième fonction du continuum multidimensionnel de l'intelligence sous plusieurs formes.

⁷² « Ces études montrent que les réponses comportementales des plantes aux ressources transférées par le réseau mycorhizien sont dynamiques, parfois asymétriques et dépendent de l'identité de la plante, des structures de provenance du réseau et des conditions environnementales du système » [Notre traduction].

Les réseaux et les techniques de communication étudiées relèvent d'une sophistication étonnante, qui nous pousse à croire que les végétaux échangent à un degré égal aux animaux. En effet, les deux sont capables (a) de communiquer avec les membres de leur espèce. Par exemple, les abeilles, les fourmis ou encore les loups peuvent échanger des informations, que ce soit par un son ou des comportements spécifiques. Pareillement, les plantes communiquent certaines informations par la voie aérienne à des individus de la même espèce.

De plus, la plupart des animaux et des végétaux peuvent (b) communiquer avec les membres d'une espèce différente faisant partie de leur règne. Certains oiseaux alertent d'un danger leur mammifères hôtes, par exemple les rhinocéros ou les animaux présents dans leur environnement, comme les grands singes capables d'analyser le message. Les plantes transmettent des informations d'alerte par le réseau mycorhizien à tous individus connectés qui sont de plusieurs espèces différentes. Enfin, certains animaux et végétaux sont capables (c) de communiquer avec des espèces d'un règne différent. Par exemple, les végétaux transmettent un message d'appel grâce à un bouquet de substances volatiles au prédateur de l'herbivore dont ils subissent l'attaque.

Les chiens et les chats expriment certains de leurs besoins aux humains, comme leur faim ou leur mécontentement par le grognement. La plupart des espèces animales et des espèces végétales ont (d) plusieurs voies de communication différentes. Par exemple, les animaux peuvent émettre des sons -mélodie pour les oiseaux, grognements pour les canidés, rugissement pour les félins-, faire des mouvements particuliers – danse de la séduction pour certains oiseaux tropicaux, taper sur le torse pour les grands singes qui expriment leur supériorité- ou encore le sens du toucher – frottement pour partager de l'affection. Les plantes utilisent la voie aérienne – différentes substances volatiles en fonction du message- et la voie souterraine – entre les racines et les champignons mycorhiziens. Les animaux ont donc plus de canaux de communication que les végétaux.

Néanmoins, aucun animal n'utilise d'une manière aussi sophistiquée un autre être vivant d'une espèce et d'un règne différent comme canal de communication, tel que le fait les plantes avec les champignons mycorhiziens. En effet, c'est à travers les champignons que plusieurs espèces végétales communiquent des informations. Cette forme de communication végétale est similaire à un mode de communication humain via les réseaux internet qui permettent de mettre en commun plusieurs informations à l'usage de différents individus – de la même espèce. Le réseau mycorhizien est donc capable non seulement de mutualiser et d'échanger les informations comme le réseau internet, mais il peut aussi transmettre ces informations à plusieurs espèces végétales.

À l'issue de cette analyse, nous situons les végétaux de la lignée verte au même niveau que les animaux. Les humains ont développé des techniques de communication plus sophistiquées notamment par le langage verbal. Les végétaux et les animaux se situent donc entre les unicellulaires qui restent les moins développés dans ce domaine et les humains dont le niveau de performance est très élevé.

3.5 L'intelligence végétale sur le continuum multidimensionnel

Au cours de nos recherches, nous avons appliqué notre cadre conceptuel à l'activité des plantes. Les végétaux de la lignée verte satisfont les quatre critères de notre définition de l'intelligence en termes de continuum multidimensionnel : le comportement, la mémoire, l'apprentissage et la communication.

Dans une première section, nous avons analysé les différentes formes du comportement végétal à travers plusieurs phénomènes. Les plantes développent des comportements individuels variables qui leur permettent de répondre aux facteurs environnementaux tout au long de leur durée de vie.

Par exemple, les mouvements d'évitement ou encore la recherche de nutriments sont des activités qui valident au moins un des quatre critères de la théorie non-binaire du comportement (Muszynski et Malaterre 2019).

Dans un deuxième temps, nous avons analysés les deux formes principales des mémoires végétales à « court terme » et à « long terme ». Les végétaux détiennent des capacités de mémorisation variables en fonction de leurs activités. Par exemple, la *Dionnée* a une mémoire à « court terme » ce qui assure une économie d'énergie lorsqu'elle active son piège (Volkov, Adesina, et Jovanov 2007). Quant à elle, la mémoire « morphogénétique » ou mémoire sous forme de stockage et de rappel a de nombreux points communs avec la mémoire procédurale des animaux et des humains. Cette mémoire végétale peut se généraliser tous les jeunes plants de type dicotylédones (plantes supérieures possédant deux cotylédons).

Dans un troisième temps, nous avons mis en évidence les différents processus d'apprentissage chez les plantes, notamment avec l'accoutumance, le conditionnement classique et opérant. L'apprentissage végétal est la fonction qui assure une adaptabilité individuelle et variable des organismes en influençant et corrigeant les comportements (Goh, Nam, et Park 2003). Elle fonctionne de pair avec la mémoire.

Enfin, nous avons identifié plusieurs formes de communication végétale notamment par les voies aériennes et la diffusion de substances volatiles ainsi que par les réseaux mycorhiziens et les divers signaux électro-chimiques. Les plantes communiquent et échange des informations sur les stress et les dangers de leur environnement aux espèces voisines (Gorzelak et al. 2015). Elles sont capables de communiquer avec des plantes d'une même espèce, des plantes d'espèces différentes et avec des êtres vivants d'un règne différent : les insectes.

Au regard de notre analyse scientifique, nous savons que les végétaux de la lignée verte sont inclus dans le continuum multidimensionnel de l'intelligence. L'activité végétale est dans la plupart des cas plus sophistiquée que celle des unicellulaires. En effet, bien que les recherches sur les capacités adaptatives des organismes unicellulaires se multiplient (Dussutour 2017), les végétaux fonctionnent grâce à un système cellulaire dont les mécanismes de traitement manifestent des phénomènes plus complexes que ceux des unicellulaires. En revanche, pour les quatre critères de l'intelligence, les végétaux se situent majoritairement à un niveau de sophistication moindre que ceux des animaux et des humains. Les animaux *supérieurs* -humains inclus- sont capables de se déplacer dans l'espace. Cette capacité rend possible une variabilité comportementale bien plus diverse que celle des végétaux. Les humains et certains animaux détiennent aussi un système cognitif et nerveux dont les différents processus mènent au développement de fonctions très sophistiquées. Grâce notamment à la capacité d'abstraction et de représentation mentale, ces êtres vivants mémorisent et apprennent par des processus plus diversifiés que les plantes. Par exemple, les humains peuvent mémoriser une information pendant des années et certains animaux apprennent grâce à des processus sociaux.

Néanmoins, nous avons identifié que les végétaux se situent au même niveau de performance que certains animaux quant à la fonction de communication. En effet, ces êtres vivants ont des capacités de communication similaires, notamment inter et intra espèces. Par exemple, un animal de compagnie exprime une envie à son maître et une plante transmet un message de secours à certains insectes. Les animaux et les végétaux ont des canaux de transmission tout aussi complexes les uns que les autres – mélodies, grognements, substances volatiles, mycorhizes. Par exemple, le cas des substances volatiles ressemble beaucoup à celui des phéromones chez les animaux. Les formes de communication des animaux et des végétaux sont donc différentes et pourtant ont un degré de sophistication égale.

Les langages -verbal, symbolique, mathématique- utilisés par les humains leur confèrent un degré de performance plus important que le reste des êtres vivants concernant la fonction de communication. Ainsi, même si les végétaux détiennent les quatre fonctions de la définition de travail de l'intelligence, ils n'atteignent pas ou rarement le degré de performance des animaux supérieurs et des humains. L'intelligence végétale a donc un degré de sophistication moins important que l'intelligence animale et humaine.

D'autre part, nous ne pouvons pas nous assurer que toutes les plantes de la lignée verte détiennent les quatre fonctions de l'intelligence. En effet, dans notre étude, les critères sont analysés avec des exemples qui font références à des plantes d'espèces différentes. Seule la *Bidens* apparaît à la fois dans l'étude sur la mémoire sous forme de stockage et de rappel et dans celle sur l'apprentissage par accoutumance (Thellier 2015). Nous n'avons pas trouvé une plante qui soit capable de réaliser les quatre fonctions. Par exemple, nous avons vu que la *Mimosa pudica* est capable d'apprendre par accoutumance, la *Dionnée* a une mémoire à « court terme » et que le haricot de Lima peut communiquer par voie aérienne. Mais nous ne savons pas -encore- si à l'inverse, la *Dionnée* a une mémoire à « long terme », si la *Mimosa* communique par les voies aériennes ou si le haricot de Lima a une mémoire à « court terme ». En effet, les fonctions de type mémoire, apprentissage et communication sont des processus cellulaires complexes à évaluer et la question de savoir si une plante détient les quatre fonctions en même temps n'est pas encore résolue. Nous allons apporter des éléments de réponse à cette question ouverte en trois points.

Tout d'abord, dans la section sur les comportements, il semble que certains phénomènes étudiés soient des activités que l'on retrouve chez la plupart des plantes de la lignée verte. Par exemple, le développement des racines, la recherche de nutriments ou encore l'orientation des feuilles sont des mouvements présents chez la grande majorité des espèces végétales.

Nous pouvons alors émettre l'hypothèse suivante : toutes les plantes de la lignée verte ont des comportements même s'ils ont un degré de sophistication faible. En effet, les exemples précédents ne satisfont pas les quatre critères de la théorie non-binaire du comportement, néanmoins ils manifestent un degré rudimentaire de variabilité comportementale. Selon cette hypothèse, la majorité des plantes détiennent au moins une fonction de l'intelligence sur quatre.

Ensuite, certains chercheurs ont remarqué que l'étude des plantes en milieu naturel mènent à des résultats plus importants quant au degré de satisfaction de ces fonctions que les études en laboratoire (Calvo et al. 2020). En effet, en milieu naturel les végétaux sont exposés à une multitude de stimuli biotiques et abiotiques qui provoquent plus de réactions métaboliques, morphologiques, comportementales et physiologiques qu'en milieu contrôlé dans lequel l'environnement est moins stimulant. Lorsqu'une plante est stimulée par les facteurs environnementaux, les quatre fonctions de l'intelligence ont un niveau de performance élevé pour répondre aux variations et maintenir par exemple la survie de l'organisme. Nous avons donc plus de chance de trouver une plante qui satisfait les quatre critères de l'intelligence en cherchant dans l'environnement naturel qu'en laboratoire.

Enfin, les critères de l'intelligence sont satisfaits à des degrés variables pour chaque individu-plante en fonction de la durée de vie, de la croissance et du milieu (Calvo et al. 2020). Il est possible qu'une plante satisfasse à un haut degré de performance un critère à un moment t puis que ce critère soit ensuite réduit à un degré de performance moyen ou bas. Par exemple, en cas d'attaque d'herbivore, une plante va communiquer activement, ce qui correspond à un degré haut de sophistication. Lorsqu'elle aura transmis les informations et survécu à l'attaque, la fonction de communication ne sera plus utilisée. Ce critère ne sera plus observable selon un haut degré de performance. Nous pouvons observer le même phénomène chez les animaux et les humains. Par exemple, un étudiant passe un examen oral d'histoire et géographie. Pendant l'examen,

il utilise sa mémoire, ses processus d'apprentissage et ses compétences orales au plus haut degré. En revanche, une fois l'examen terminé, il est possible que son niveau de concentration baisse et qu'il ne soit plus capable de mobiliser ses connaissances avec la même force. Il retrouvera tout le potentiel de ses capacités après un temps de repos. Le degré de performance des fonctions pourrait donc varier en fonction de l'accumulation d'énergie de la plante et de ses activités. Il semble donc que l'observation continue des végétaux en milieu naturel soit nécessaire pour repérer l'ampleur et le degré de performance des quatre fonctions de l'intelligence.

Nous avons analysé quelques limites inhérentes au concept d'intelligence végétale notamment concernant son niveau de sophistication. Malgré ces questionnements et ces observations, nous avons mis en évidence avec nos recherches que les végétaux ont un degré d'intelligence que nous ne pouvons plus ignorer. Dans le monde végétal, certains individus satisfont un ou plusieurs des critères de notre définition de travail de l'intelligence en termes de continuum multidimensionnel. Les fonctions de l'intelligence végétale sont satisfaites majoritairement selon un degré moyen entre le degré rudimentaire qui prend en compte les unicellulaires et qui fait référence à la définition *incluse* de l'intelligence et le degré sophistiqué qui qualifie l'activité des animaux supérieurs et la définition *cognitive* de l'intelligence.

CONCLUSION

Dans notre mémoire, nous avons tenté de répondre à la problématique : est-ce que les plantes expriment une forme d'intelligence à travers leurs comportements et leurs activités ? Nous avons suivi trois voies complémentaires qui répondent aux trois grandes questions qui structurent notre recherche : la définition du végétal, la définition du concept d'intelligence végétale et ses controverses, la définition de l'intelligence en termes de continuum multidimensionnel.

Dans le premier chapitre, nous avons mis en évidence le sujet d'étude ainsi que le contexte épistémologique dans lequel le concept d'intelligence végétale apparaît. Nous nous sommes questionnés sur la signification du terme « végétal ». Nous avons exploré le domaine de la biologie végétale afin de situer les plantes dans la classification scientifique du vivant ce qui nous a permis d'identifier le processus de photosynthèse comme une caractéristique principale. Les végétaux sont les seuls êtres vivants dotés de cellules eucaryotes photosynthétiques. Ils sont par conséquent autotrophes ce qui leur confère la possibilité de se nourrir tout en étant immobile spatialement. Nous avons décrit la composition de la lignée verte ; sous-domaine particulièrement investi par les recherches scientifiques sur le sujet qui nous préoccupe.

Nous avons ensuite identifié plusieurs capacités secondaires des végétaux qui leur permettent d'atteindre un niveau de complexité étonnant. En effet, les plantes de la lignée verte ont développé des aptitudes telles que la sensibilité, la plasticité phénotypique et le mouvement de l'organisme.

Les plantes perçoivent des stimuli biotiques et abiotiques auxquels elles réagissent grâce au mouvement métabolique, physiologique et morphologique.

Quant à elle, la plasticité phénotypique assure une adaptation individuelle de l'organisme face aux nombreux facteurs environnementaux. La découverte de ces capacités a suscité la curiosité et l'emploi du terme intelligence pour qualifier le fonctionnement des plantes.

Par la suite, nous avons introduit un débat entre deux scientifiques qui défendent des points de vue divergents sur la question de l'intelligence végétale. La description de leurs positions nous a permis d'identifier certaines problématiques : les différentes définitions de l'intelligence et leur usage, celle concernant le fonctionnement interne des plantes et la question de la cognition minimale. Les études en neurobiologie des plantes et en cognition végétale apportent des éléments de réponses notamment au niveau du système cellulaire des végétaux, système qui permet une communication accrue entre les parties, ainsi qu'une forme de coordination sensori-motrice permettant l'organisation des ressources internes. Ces études ont mis en évidence l'existence d'une mémoire, d'une communication et d'un apprentissage végétal, tant de fonctions qui contribuent au concept d'intelligence végétale. Cependant, des critiques sont émises à l'égard de ces domaines d'études. En effet, certains biologistes considèrent que l'emploi des termes – intelligence, comportement, apprentissage, mémoire, cognition – ne s'applique pas à l'activité des plantes. L'intelligence serait un concept réservé aux animaux humains et non-humains, êtres vivants pourvus d'un système nerveux et d'un cerveau. Il ressort de l'examen du débat que l'interprétation sémantique des définitions de l'intelligence posent problèmes à l'émergence du concept d'intelligence végétale.

Dans le deuxième chapitre, nous avons proposé une définition de travail de l'intelligence en termes de continuum multidimensionnel. Pour ce faire, nous avons utilisé les définitions de l'intelligence et leurs différences en fonction de leurs utilisations. Nous avons étudié la définition plus contemporaine de l'intelligence *exclusive*. Dans les modèles classiques, l'intelligence dépend des représentations mentales et des processus cognitifs.

De ce point de vue, l'intelligence réfère seulement aux moyens adaptatifs les plus développés qui sont possible grâce à la mémorisation, l'apprentissage et la communication. Puis nous avons étudié la définition *inclusive* de l'intelligence en introduisant une partie des recherches sur l'intelligence animale. Grâce notamment à l'éthologie, nous avons constaté que l'intelligence peut être graduelle. En effet, certains animaux ont des comportements similaires à ceux des humains mais avec un degré de sophistication moins élevé. L'étude de la définition *inclusive* de l'intelligence invite à conceptualiser ce concept en termes de continuum multidimensionnel.

Par conséquent, nous avons conclu que l'intelligence est un concept multidimensionnel, il repose sur plusieurs fonctions : comportement, communication, mémoire, apprentissage qui semblent transversales à la plupart des définitions. Nous avons décrit tour à tour ces fonctions en montrant qu'elles sont graduelles. Par exemple, les comportements ont plusieurs formes différentes, les mémoires et les apprentissages reposent sur de multiples processus et fonctions au sein de l'organisme et la communication est polymorphe. Ainsi, le concept de continuum multidimensionnel est une approche adaptée pour comprendre l'intelligence. Chaque être vivant aurait sa place sur ce continuum en fonction du degré de sophistication de ses capacités. La définition *cognitive* de l'intelligence définit le degré le plus sophistiqué de l'intelligence, tandis que la définition *inclusive* en termes de fonction adaptative serait un niveau plus rudimentaire.

Dans le troisième chapitre, nous avons appliqué notre cadre conceptuel à l'activité des plantes pour définir le degré de sophistication de l'intelligence végétale. Nous avons analysé le niveau de développement des fonctions de l'intelligence des plantes pour les situer sur le continuum multidimensionnel. Le comportement végétal prend plusieurs formes et il valide en moyenne 2 à 3 des critères de la théorie non-binaire des comportements.

Les plantes sont capables de comportements adaptatifs individuels qui leur permettent entre autres de survivre aux facteurs environnements. Ces comportements sont moins développés que ceux des animaux et des humains. Néanmoins, des mécanismes de traitement de l'information complexes permettent aux plantes de concevoir des comportements plus développés que des unicellulaires. Les végétaux se situent donc entre les unicellulaires qui ont des comportements rudimentaires et les animaux ainsi que les humains qui ont des comportements très sophistiqués.

Ensuite, les plantes stockent des informations de différentes façons non seulement grâce à une mémoire à « court terme » (plusieurs secondes) et une mémoire à « long terme » (plusieurs semaines voire plusieurs mois). Les recherches sont toujours en cours pour spécifier le fonctionnement des processus de mémorisation des plantes. Cependant, nous avons identifié plusieurs points communs dans le fonctionnement de la mémoire végétale sous forme de stockage et rappel avec la mémoire procédurale des animaux et des humains. Chez les animaux et les humains, les processus de mémorisation ont été étudiés en profondeur et démontrent une sophistication plus avancée que dans le règne végétal. Sur le spectre graduel de la mémoire, le végétal se situe entre l'unicellulaire qui est capable de mémoriser certaines informations et les animaux et humains qui grâce à leurs facultés cognitives ont des capacités de mémorisation plus développées.

En ce qui concerne l'apprentissage, les résultats sont similaires à ceux de la mémoire végétale. Il existe plusieurs processus par lesquels les plantes apprennent de leur environnement, tels que les processus non-associatifs – accoutumance- et les processus associatifs – essais et erreurs, conditionnement classique et conditionnement opérant. Ces résultats sont très encourageants, les plantes peuvent apprendre de plusieurs manières. Cependant, les animaux et les humains ont des capacités d'apprentissage qui paraissent plus développées que celles des végétaux. Les plantes se situent alors de nouveau entre les unicellulaires dont certains apprennent par accoutumance et les animaux.

La dernière étude concerne la communication inter et intra espèce chez les végétaux. Les résultats de cette recherche montrent que les végétaux communiquent entre autres des messages d'alerte ou de stress. Ils sont capables d'échanger avec des plantes de la même espèce, des plantes d'espèces différentes et d'autres espèces vivantes, comme des insectes. Les végétaux utilisent des canaux de communication très développés, notamment les mycorhizes et la voie aérienne. À l'issue de ces expériences, nous situons les végétaux au-dessus des unicellulaires qui sont capable de communiquer selon un niveau de performance moins développé. Nous plaçons les végétaux au même niveau que les animaux non-humains qui sont capables eux-aussi de communiquer plusieurs informations par différents canaux. Les animaux et les végétaux ont des possibilités de communication similaires, en ce sens, il nous paraît justifié de les situer au même niveau entre les unicellulaires et les humains.

Ces recherches ont permis d'identifier que les fonctions de notre définition de travail de l'intelligence apparaissent sous plusieurs formes dans le monde végétal. Les plantes développent des capacités similaires à celles des animaux et des humains. La complexité de certains de leurs comportements, l'intrication de leur structure cellulaire ainsi que de leurs processus adaptatifs et communicationnels permettent de parler du concept d'intelligence végétale. Sur le continuum multidimensionnel, cette forme d'intelligence se situe entre la définition *inclusive* qui qualifie de manière générale tous les êtres vivants unicellulaires et la définition *exclusive* principalement appliquée aux humains et à certains animaux.

Le concept d'intelligence végétale soulève encore de nombreuses questions ouvertes. Par exemple, nous pourrions nous demander s'il ne reste pas encore plusieurs capacités végétales à découvrir à travers les études en neurobiologie des plantes et en cognition végétale. En effet, puisque nous n'avons pas étudié sérieusement cette option auparavant, il est possible que l'on ignore encore certaines formes de comportements intelligents et certaines capacités végétales telles que la conscience, l'intention ou l'abstraction.

Les recherches scientifiques sur le fonctionnement des unicellulaires ne cessent de nous surprendre et de nous mener sur des chemins insoupçonnés. Celles sur le fonctionnement et les capacités des plantes pourraient nous conduire à la découverte de capacités de plus en plus complexes et similaires à celles des animaux et des humains.

Nous nous posons aussi la question de savoir si les conclusions du mémoire pourraient être étendues à tous les végétaux notamment ceux des lignées brunes et rouges. Nous avons ciblé nos recherches aux végétaux de la lignée verte. Néanmoins, il est tout à fait possible que l'on découvre des fonctions similaires chez des végétaux d'une autre lignée et aussi chez des organismes vivants tels que les champignons.

Nous pourrions aussi nous demander si certains végétaux qui détiennent les fonctions de l'intelligence à un haut degré de développement ne sont pas plus intelligents que certains animaux. Nous avons constaté que certaines plantes pluricellulaires de la lignée verte sont plus développées que la plupart des unicellulaires ce qui comprend aussi les animaux unicellulaires tels que les *Favella* ou les *Haplofragmoides*. Or, il serait intéressant de savoir si certains végétaux ne sont pas plus développés que par exemple le *Porifera* (éponges) et le *Trichoplax*⁷³ qui n'ont aucun neurone ou encore que le *Caenorhabditis elegans*⁷⁴ qui possède environ 305 neurones et 7500 synapses.

Sur le continuum multidimensionnel de l'intelligence, certains végétaux très sophistiqués peuvent potentiellement dépasser le degré de performance de ces animaux moins complexes, bien qu'ils possèdent une variation comportementale assez développée.

⁷³ Espèce de placozoaires qui sont des animaux avec un organisme particulièrement simple : pas de symétrie, pas de système nerveux, pas d'organes ou de système digestif.

⁷⁴ Petit ver d'un millimètre transparent et non parasitaire.

Il semble donc que le positionnement des végétaux sur le continuum multidimensionnel de l'intelligence que nous avons proposé est encore un élément qu'il reste à étudier de manière plus précise.

Les végétaux de la lignée verte ne détiennent pas tous les quatre fonctions et ils ne les développent pas au même degré de sophistication en fonction notamment de leurs besoins et des facteurs environnementaux. Nous pourrions parler d'intelligence multiple comme le faisait Gardner. Ainsi, une plante pourrait être plus forte dans un domaine que dans l'autre. Il pourrait exister une différence entre les plantes, certaines auraient des fonctions de l'intelligence plus sophistiquées que d'autres. Par exemple, si la *Bidens* étudiée par Thellier mémorise grâce à des processus de stockage et de rappel, qu'elle apprend par un processus d'accoutumance ce qui influence ses comportements adaptatifs et qu'en plus elle communique grâce aux mycorhizes, elle aurait un degré d'intelligence plus élevé que la *Dionnée* qui jusqu'à présent n'est capable que de mémoire à « court terme ».

Ces observations soulèvent une autre question : est-ce qu'une plante possède réellement les quatre fonctions en même temps et à un niveau élevé de développement ? Si oui, elle aurait un niveau très sophistiqué d'intelligence végétale, potentiellement au même degré que certains animaux. Ainsi, nous pouvons nous demander de quel type d'intelligence une plante qui rencontrerait les quatre critères se rapprocherait-elle et si une telle plante existe.

À l'inverse, il est aussi possible qu'une plante ne développe qu'une seule fonction sur quatre, ce qui la positionnerait vers le niveau rudimentaire en compagnie des unicellulaires. L'intelligence est une capacité individuelle qui ne se développe pas au même degré chez tous les végétaux en fonction de leur croissance, leurs ressources et leurs milieux de vie. Dans tous les cas, nous avons mis en évidence qu'il y a des fonctions végétales plus ou moins sophistiquées qui nous permettent de parler d'intelligence, au moins minimale, chez tous les membres de la lignée verte.

Enfin, cette recherche contribue d'une certaine manière aux avancées de plusieurs domaines philosophiques, notamment à la philosophie du végétal (Coccia et al. 2019) et à l'énactivisme en sciences cognitives (Nanay 2015). En philosophie du végétal, tout comme nous l'avons envisagé dans ce mémoire, les plantes ne sont pas des sujets d'étude passifs dénués de sensations et de capacités. Au contraire, elles ouvrent de nouveaux angles d'approche pour comprendre certains concepts -l'intelligence, la mort ou encore la conscience- du point de vue de l'activité végétale.

Par exemple, lorsque l'on applique le concept d'intelligence aux végétaux, cela nous oblige à renoncer à certains biais anthropocentriques et anthropomorphiques pour ouvrir le concept à une nouvelle interprétation plus proche du réel. En effet, lorsqu'on applique certains concepts à des êtres vivants dont l'évolution est différente de la nôtre, cela questionne notre vision de l'humain *supérieur* à la nature. Ces recherches alimentent nos connaissances épistémologiques et conceptuelles d'un point de vue biocentrique.

D'autre part, l'énactivisme est une théorie selon laquelle la cognition est un des éléments fondamentaux de la vie. Cette conception est donc particulièrement inclusive puisque tout le vivant peut être dit, sinon intelligent, du moins cognitif. Selon l'énactivisme par exemple, la perception est un processus dynamique à travers lequel l'objet perçu n'est pas inerte, au contraire, il participe et agit sur notre perception sans avoir besoin de représentations mentales. Cette théorie encourage donc l'étude des plantes du point de vue de la cognition minimale et de la neurobiologie. Les fonctions que nous avons décrites : le comportement, la mémoire, l'apprentissage et la communication pourraient être des processus actifs et dynamiques issus de systèmes cognitifs non représentationnels.

La théorie de l'énactivisme exclut la nécessité de manipuler les représentations et par conséquent met de côté un des éléments qui fait obstacle à l'intégration des plantes dans le domaine des sciences cognitives.

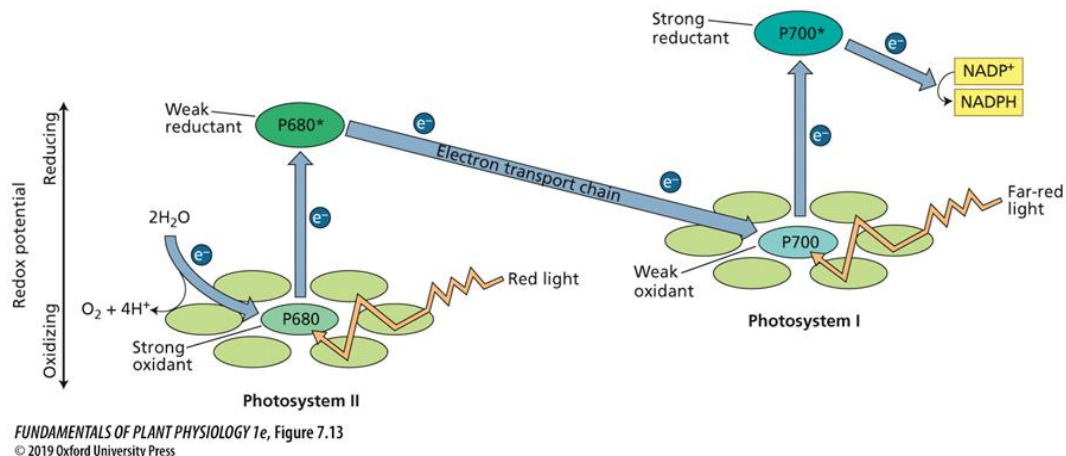
Les enactivistes ont défendus des thèses similaires à celle que l'on a exposé dans ce mémoire. Cette théorie pourrait être utilisée dans la suite des recherches, par exemple lors d'un potentiel doctorat, pour donner un autre tour au contenu que nous avons présenté.

ANNEXE A

LE PROCESSUS DE PHOTOSYNTHÈSE

Le processus de photosynthèse produit de l'énergie organique sous forme de glucide grâce à l'énergie lumineuse captée par les pigments photosynthétiques. La chlorophylle est le pigment photosynthétique qui confère la couleur verte aux organismes. D'autres pigments, comme le caroténoïde, existent et octroient les couleurs jaune, orange ou rouge aux organismes. Les différents pigments expliquent une partie des différences entre les lignées végétales. La lumière est constituée de photon et d'onde qui sont captés par ces pigments. Les pigments photosynthétiques perçoivent l'énergie solaire, surtout les lumières rouges et bleues. Ils sont capables de l'absorber en changeant leur statut électromagnétique.

Le système de photosynthèse I et II, d'après (Taiz et al. 2019, p. 191)



La phase claire de la photosynthèse se réalise à travers deux chemins de photosynthèse qui fonctionnent en série (Fig. 1.4). Le système de photosynthèse I a un complexe moléculaire appelé P700 alors que celui du système de photosynthèse II est nommé P680. Ces deux systèmes sont reliés par des transporteurs d'électrons liposolubles. Le complexe cytochrome b6f de la chaîne de ces transporteurs est uniformément réparti entre le stroma et les lamelles grana. Le système de photosynthèse II absorbe les lumières de 680 nm, mais il fonctionne mal avec des lumières rouges à hautes longueurs d'ondes. Ce système oxyde l'eau pour produire de l'oxygène, dans le lumen du thylakoïde. Durant les étapes d'oxydation, des protons sont relâchés dans la lumière. Le produit réduit de ce système photosynthétique est le PQH2. Il se retrouve dans un bassin commun, grâce aux transporteurs d'électrons, dans lequel le système photosynthétique I va les récupérer pour les réduire en ATP⁷⁵ et NADPH⁷⁶.

Le système de photosynthèse I absorbe les lumières d'onde de plus de 680 nm. Il réduit les NADP⁺ (Nicotinamide adénine Dinucléotide Phosphate) en NADPH qui est la source principale d'électrons utilisés dans les réactions biosynthétiques (Taiz et all. 2018, p. 181-211). Le système photosynthétique I est un réducteur alors que le système II consiste en l'oxydation.

La phase sombre de la photosynthèse est la phase d'assimilation du CO₂ qui utilise les molécules produites lors de la phase claire. Cette phase se réalise de manière cyclique, elle est nommée le *Cycle de Calvin*. Le cycle se réalise en quatre étapes. La première est la fixation du CO₂ sur le ribulose-biphosphate grâce à l'enzyme Rubisco. Cette enzyme forme une molécule de 6 carbones, qui se sépare en deux molécules de 3

⁷⁵ L'ATP est une molécule constituée d'adénine liée à un ribose, qui est attaché à une chaîne de trois groupements phosphate. Elle est un intermédiaire énergétique indispensable à la vie cellulaire. Autrement dit, il emmagasine et transporte de l'énergie. Ce transport se réalise à travers un mécanisme qui consiste au transfert d'un groupement phosphate sur une autre molécule.

⁷⁶ Les NADPH (et NADH) sont des réducteurs. Ils sont capables de fournir l'énergie nécessaire au transfert de leur atome d'hydrogène. Ils rendent possible les réactions de réduction des cellules. NADPH et l'ATP sont utilisés pour réduire le dioxyde de carbone et former du glucide.

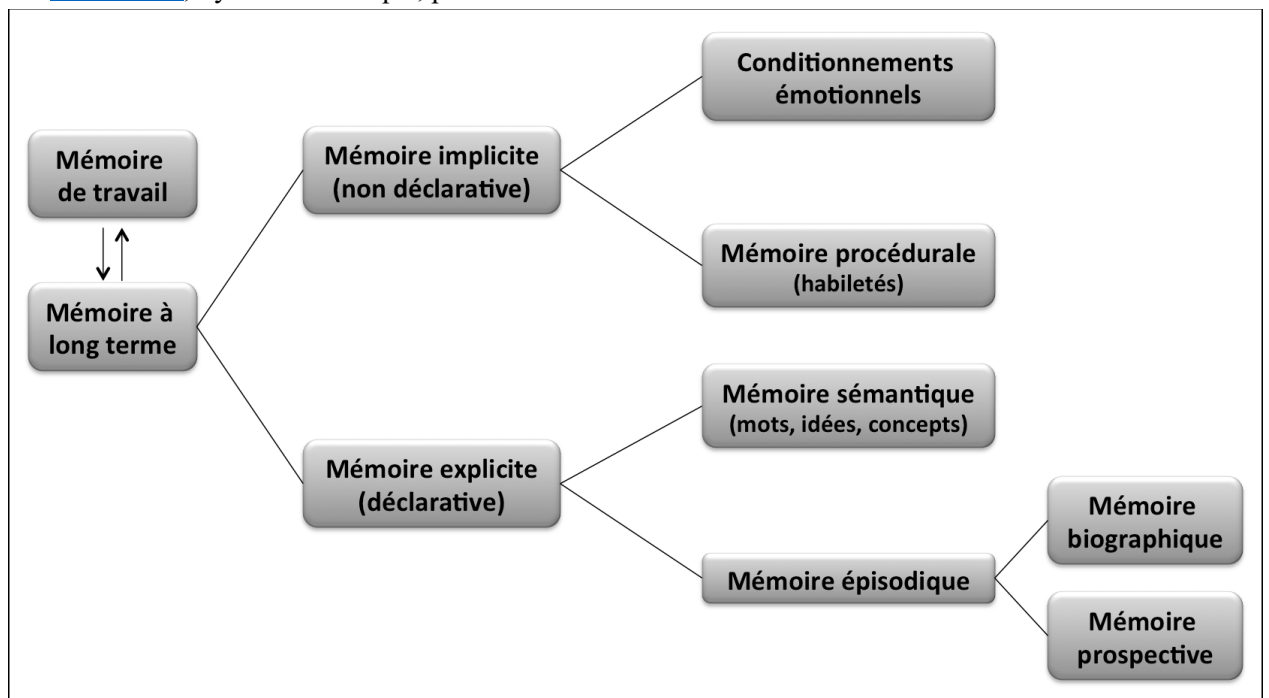
phosphoglycérate à 3 carbones. La deuxième étape est la réduction du 3-phosphoglycérate qui est phosphorylé par l'ATP ce qui produit un acide qui sera lui-même réduit par le NADPH pour former du sucre. En troisième lieu, le sucre produit est en partie utilisé par la cellule comme composant glucide et en partie utilisé pour poursuivre le cycle en reformant du ribulose-biphosphate pour de nouveau fixer du carbone. La quatrième étape concerne le sucre consommé par la cellule. Il sera transformé en glucide soit sous forme de saccharose (transportée dans la sève), soit sous la forme d'amidon (mise en réserve).

Le processus de photosynthèse, qui confère la capacité d'autotrophie, est la caractéristique première qui définit et différencie le végétal des autres êtres vivants. Les plantes sont des êtres qui se développent dans tous les milieux de vie (eau, terre, air) et peuvent prendre des formes, des tailles, des couleurs diverses et variées. Cependant, un point commun les relie et les regroupe dans le règne des végétaux, la photosynthèse, qui leur permet de créer leur propre énergie organique.

ANNEXE B

SCHÉMA DES DIFFÉRENTES FORMES DE MÉMOIRE À LONG TERME

Schéma des différentes formes de mémoire à long terme, d'après <http://www.noesis-reseau.com>, Système mnésique, p 13.



BIBLIOGRAPHIE

- Adams, Fred. 2018. « Cognition Wars ». *Studies in History and Philosophy of Science Part A* 68 : 20-30. <https://doi.org/10.1016/j.shpsa.2017.11.007>.
- Ainsworth, Claire. 2007. « Cilia : Tails of the Unexpected ». *Nature* 448: 638-41.
- Alexander, Patricia A., Diane L. Schallert, et Ralph E. Reynolds. 2009. « What Is Learning Anyway? A Topographical Perspective Considered ». *Educational Psychologist* 44 (3): 176-92. <https://doi.org/10.1080/00461520903029006>.
- Amigues, Suzanne, trad. 1988. *Théophraste. Recherches sur les Plantes. Tome I, livres I-II*. Paris: Les belles lettres.
- Arimura, Gen-Ichiro, et Ian S. Pearse. 2017. « From the lab bench to the forest: ecology and defence mechanisms of volatile-mediated ‘talking trees’ ». In *Advances in Botanical Research*, 82:3-17. Elsevier.
- Aristote. 2018. *De l'âme*. Traduit par Richard Bodéüs. Richard Bodéüs. Garnier-Flammarion. Paris: Flammarion.
- Atlan, Henri. 1999. *La fin du « tout génétique » ? : Vers de nouveaux paradigmes en biologie*. Editions Quae.
- Babb, Stephanie J., et Jonathon D. Crystal. 2005. « Discrimination of What, When, and Where: Implications for Episodic-like Memory in Rats ». *Learning and Motivation*, 36 (2): 177-89. <https://doi.org/10.1016/j.lmot.2005.02.009>.
- . 2006. « Discrimination of What, When, and Where Is Not Based on Time of Day ». *Learning & Behavior* 34 (2): 124-30. <https://doi.org/10.3758/BF03193188>.
- Babikova, Zdenka, Lucy Gilbert, Toby J.A Bruce, Michael Birkett, John C. Caulfield, Christine Woodcock, John A. Pickett, et David Johnson. 2013. « Underground signals carried through common mycelial networks warn neighbouring plants of aphid attack ». *Ecology Letters*, n° 13: 835-43. <https://doi.org/10.1111/ele.12115>.
- Baldwin, Ian T., et Jack C. Schultz. 1983. « Rapid changes in tree leaf chemistry induced by damage: evidence for communication between plants ». *Science* 221 (4607): 277-79.
- Baluška, František, éd. 2006. *Communication in Plants: Neuronal Aspects of Plant Life*. 1. ed., 2. print. Berlin: Springer.
- , éd. 2013. *Long-Distance Systemic Signaling and Communication in Plants*. Vol. 19. Signaling and Communication in Plants. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-36470-9>.
- Baluska, Frantisek. 2018. *Memory and Learning in Plants*. 1st edition. New York, NY: Springer Berlin Heidelberg.
- Baluška, František, et Stefano Mancuso. 2009. « Plant Neurobiology: From Sensory Biology, via Plant Communication, to Social Plant Behavior ». *Cognitive Processing* 10 (S1): 3-7. <https://doi.org/10.1007/s10339-008-0239-6>.

- Baluška, František, Stefano Mancuso, Dieter Volkmann, et Peter Barlow. 2009. « The 'root-brain' hypothesis of Charles and Francis Darwin: revival after more than 125 years ». *Plant signaling & behavior* 4 (12): 1121-27.
- Belter, Pamela R., et James F. Cahill Jr. 2015. « Disentangling root system responses to neighbours: identification of novel root behavioural strategies ». *AoB PLANTS* 7 (plv059). <https://doi.org/10.1093/aobpla/plv059>.
- Bert, Paul. 1867. *Recherches sur les mouvements de la sensitive (Mimosa pudica, Linn.)*. Paris.
- Blaye, Agnès. 2007. « Développement de la catégorisation ». In *Encyclopædia Universalis*, 3.
- Boscowitz, Arnold. 1867. *L'âme de la plante*. P. Ducrocq.
- Bournérias, Marcel, et Christian Bock. 2006. *Le génie des végétaux. Des conquérants fragiles*. Paris: Belin.
- Bradshaw, Anthony David. 1965. « Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. » *Adv. Genet.*, n° 13: 115-55.
- Bransford, John D., et Daniel L. Schwartz. 1999. « Chapter 3: Rethinking transfer: A simple proposal with multiple implications ». *Review of research in education* 24 (1): 61-100.
- Bricchi, Irene, Margit Leitner, Maria Foti, Axel Mithöfer, Wilhelm Boland, et Massimo E. Maffei. 2010. « Robotic mechanical wounding (MecWorm) versus herbivore-induced responses: early signaling and volatile emission in Lima bean (*Phaseolus lunatus* L.) ». *Planta* 232 (3): 719-29.
- Brown, Gordon D. A. 1992. « Cognitive Psychology and Second Language Processing: The Role of Short-Term Memory ». In *Advances in Psychology*, édité par Richard Jackson Harris, 83:105-21. Cognitive Processing in Bilinguals. North-Holland. [https://doi.org/10.1016/S0166-4115\(08\)61490-9](https://doi.org/10.1016/S0166-4115(08)61490-9).
- Bruning, Roger H., Gregory J. Schraw, et Royce R. Ronning. 1999. *Cognitive Psychology and Instruction. Third Edition*. Prentice-Hall, Inc.
- Burdon-Sanderson, John Scott. 1882. « I. On the electromotive properties of the leaf of *dionæa* in the excited and unexcited states ». *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, n° 173: 1-55.
- Cahill, James F. 2015. « Introduction to the Special Issue: Beyond traits: integrating behaviour into plant ecology and biology ». *AoB PLANTS* 7 (plv120). <https://doi.org/10.1093/aobpla/plv120>.
- Calvo Garzon, Francisco. 2007. « The Quest for Cognition in Plant Neurobiology ». *Plant Signaling & Behavior* 2 (4): 208-11. <https://doi.org/10.4161/psb.2.4.4470>.
- Calvo Garzón, Paco, et Fred Keijzer. 2011. « Plants: Adaptive Behavior, Root-Brains, and Minimal Cognition ». *Adaptive Behavior* 19 (3): 155-71. <https://doi.org/10.1177/1059712311409446>.
- Calvo, Paco. 2016. « The Philosophy of Plant Neurobiology: A Manifesto ». *Synthese* 193 (5): 1323-43. <https://doi.org/10.1007/s11229-016-1040-1>.
- Calvo, Paco, Monica Gagliano, Gustavo M. Souza, et Anthony Trewavas. 2020. « Plants Are Intelligent, Here's How ». *Annals of Botany* 125 (1): 11-28. <https://doi.org/10.1093/aob/mcz155>.
- Chamovitz, Daniel. 2014. *La Plante et ses sens: nouvelle édition*. Traduit par J. Oriol. Paris: Buchet Chastel.

- Chatton, Edouard. 1925. *Pansporella Perplexa. Réflexions sur la biologie et la phylogénie des protozoaires*. Ann. Sci. Nat. Zool. 10^e, VII :1-84.
- Clark, Robert E. 2004. « The classical origins of Pavlov's conditioning ». *Integrative Physiological & Behavioral Science* 39 (4): 279-94.
- Clayton, Nicola S., et Anthony Dickinson. 1998. « Episodic-like Memory during Cache Recovery by Scrub Jays ». *Nature* 395 (6699): 272-74.
<https://doi.org/10.1038/26216>.
- Clayton, Nicola, Kara Yu, et Anthony Dickinson. 2001. « Scrub-jays (*Aphelocoma coerulescens*) form integrated memory for multiple features of caching episodes ». *Journal of experimental psychology. Animal behavior processes* 27: 17-29.
<https://doi.org/10.1037/0097-7403.27.1.17>.
- Coccia, Emanuele, Denis Diagre-Vanderpelen, Jean-Marc Drouin, Sophie Gerber, Francis Hallé, et Michael Marder. 2019. *Philosophie du végétal*. Vrin. Analyse et Philosophie. Paris : Vrin.
- Crowder, Robert G. 2014. *Principles of Learning and Memory: Classic Edition*. Psychology Press.
- Cvrčková, Fatima, Viktor Žárský, et Anton Markoš. 2016. « Plant Studies May Lead Us to Rethink the Concept of Behavior ». *Frontiers in Psychology* 7 (avril).
<https://doi.org/10.3389/fpsyg.2016.00622>.
- Darwin, Charles. 1880. *The power of movement in plants*. Londres: John Murray publishers.
- De Reffye, Philippe. 1981. « Modèle mathématique aléatoire et simulation de la croissance et de l'architecture du caféier Robusta. I. Etude du fonctionnement des méristèmes et de la croissance des axes végétatifs ». *Café, Cacao, Thé*, 25 (2) : 83-104.
- Delsol, Michel. 2006. « Mémoire, conscience, intelligence dans le règne animal ? » *Laval théologique et philosophique* 62 (1): 81-90. <https://doi.org/10.7202/013574ar>.
- Dostál, Rudolf. 1967. « On integration in plants. ».
- Dussutour, Audrey. 2017. *Tout ce que vous avez toujours voulu savoir sur le blob sans jamais oser le demander*. Editions des Equateurs. Paris : Flammarion.
- Firn, Richard. 2004. « Plant Intelligence: An Alternative Point of View ». *Annals of Botany* 93 (4): 345-51. <https://doi.org/10.1093/aob/mch058>.
- Fugazza, Claudia, Ákos Pogány, et Ádám Miklósi. 2016. « Do as I ... Did! Long-Term Memory of Imitative Actions in Dogs (*Canis Familiaris*) ». *Animal Cognition* 19 (2): 263-69. <https://doi.org/10.1007/s10071-015-0931-8>.
- Gagliano, Monica, Michael Renton, Martial Depczynski, et Stefano Mancuso. 2014. « Experience Teaches Plants to Learn Faster and Forget Slower in Environments Where It Matters ». *Oecologia* 175 (1): 63-72. <https://doi.org/10.1007/s00442-013-2873-7>.
- Gallistel, Charles R. 1990. *The organization of learning*. The organization of learning. Cambridge, MA, US: The MIT Press.
- Garzón, Paco Calvo, et Fred Keijzer. 2009. « Cognition in Plants ». In *Plant-Environment Interactions*, édité par František Baluška, 247-66. Signaling and Communication in Plants. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-540-89230-4_13.
- Gianoli, Ernesto. 2015. « The behavioural ecology of climbing plants ». *AoB PLANTS* 7 (plv013). <https://doi.org/10.1093/aobpla/plv013>.

- Gibson, James J. 2014. *The Ecological Approach to Visual Perception: Classic Edition*. Psychology Press.
- Godfrey-Smith, Peter. 2018. *Le prince des profondeurs*. Paris : Flammarion.
- Goh, Chang-Hyo, Hong Gil Nam, et Yu Shin Park. 2003. « Stress memory in plants: a negative regulation of stomatal response and transient induction of rd22 gene to light in abscisic acid-entrained Arabidopsis plants ». *The plant journal* 36 (2): 240-55.
- Gorzelak, Monika A., Amanda K. Asay, Brian J. Pickles, et Suzanne W. Simard. 2015. « Inter-plant communication through mycorrhizal networks mediates complex adaptive behaviour in plant communities ». *AoB PLANTS* 7 (plv050). <https://doi.org/10.1093/aobpla/plv050>.
- Grasso, D. A., C. Pandolfi, N. Bazihizina, D. Nocentini, M. Nepi, et S. Mancuso. 2015. « Extrafloral-nectar-based partner manipulation in plant–ant relationships ». *AoB PLANTS* 7 (plv002). <https://doi.org/10.1093/aobpla/plv002>.
- Grenier, L. 1876. « Analyse de l'ouvrage de M. Ch. Darwin sur les plantes insectivores ». *Annales de la Société botanique de Lyon* 4 (1): 96-114. <https://doi.org/10.3406/linly.1876.16797>.
- Heil, Martin. 2009. « Airborne induction and priming of defenses ». In *Plant-Environment Interactions*, 137-52. Springer.
- Heil, Martin, et Juan Carlos Silva Bueno. 2007. « Within-plant signaling by volatiles leads to induction and priming of an indirect plant defense in nature ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104 (13): 5467-72.
- Hiernaux, Quentin. 2020. *Du comportement végétal à l'intelligence des plantes ?* éditions Quae. <https://doi.org/10.35690/978-2-7592-3173-7>.
- Hodge, Angela. 2009. « Root Decisions ». *Plant, Cell & Environment* 32 (6): 628-40. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2008.01891.x>.
- Hodick, Dieter, et Andreas Sievers. 1988. « The action potential of *Dionaea muscipula* Ellis ». *Planta* 174 (1): 8-18.
- Holmes, E, et G Gruenberg. 1965. « Learning in plants ? » *Worm runners' Dig* 7: 9-11.
- Holopainen, Jarmo K., et James D. Blande. 2012. « Molecular plant volatile communication ». In *Sensing in nature*, 17-31. Austin. New York: Springer Science and Business Media.
- Humphreys, Claire P., Peter J. Franks, Mark Rees, Martin I. Bidartondo, Jonathan R. Leake, et David J. Beerling. 2010. « Mutualistic Mycorrhiza-like Symbiosis in the Most Ancient Group of Land Plants | Nature Communications ». *Nature Communication* 1 (103). <https://www.nature.com/articles/ncomms1105>.
- Hutchinson, G. E. 1957. « Concluding Remarks ». *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22 (0): 415-27. <https://doi.org/10.1101/SQB.1957.022.01.039>.
- Johannsen, Wilhelm. 1909. « Elemente der exakten Erblchkeitslehre », 1909, G. Fisher édition.
- Johnson, David, Jonathan Leake, N. Ostle, David Read, et P. Ineson. 2002. « In situ ¹³CO₂ pulse-labelling of upland grassland demonstrates a rapid pathway of carbon flux from arbuscular mycorrhizal mycelia to the soil ». *New Phytologist*, n° 153: 327-34. <https://doi.org/10.1046/j.0028-646X.2001.00316.x>.
- Jonas, Hans, et Eleonore Jonas. 2001. *The Phenomenon of Life: Toward a Philosophical Biology*. Northwestern University Press.

- Karban, Richard. 2008. « Plant Behaviour and Communication ». *Ecology Letters* 11 (7): 727-39. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01183.x>.
- Karban, Richard, Louie H. Yang, et Kyle F. Edwards. 2014. « Volatile Communication between Plants That Affects Herbivory: A Meta-Analysis ». *Ecology Letters* 17 (1): 44-52. <https://doi.org/10.1111/ele.12205>.
- Keijzer, Fred. 2001. *Representation and Behavior*. MIT Press.
- Kelly, C. K. 1992. « Resource Choice in *Cuscuta Europaea* ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 89 (24): 12194-97. <https://doi.org/10.1073/pnas.89.24.12194>.
- Kessler, André, et Ian T. Baldwin. 2002. « Plant responses to insect herbivory: the emerging molecular analysis ». *Annual review of plant biology* 53 (1): 299-328.
- Kort, Selvino R. de, Anthony Dickinson, et Nicola S. Clayton. 2005. « Retrospective Cognition by Food-Caching Western Scrub-Jays ». *Learning and Motivation, Cognitive Time Travel in People and Animals*, 36 (2): 159-76. <https://doi.org/10.1016/j.lmot.2005.02.008>.
- Lapidge, Keryn L., Benjamin P. Oldroyd, et Marla Spivak. 2002. « Seven Suggestive Quantitative Trait Loci Influence Hygienic Behavior of Honey Bees ». *Naturwissenschaften* 89 (12): 565-68. <https://doi.org/10.1007/s00114-002-0371-6>.
- Lecointre, Guillaume, et Hervé Le Guyader. 2006. *Classification phylogénétique du vivant*. 3ème édition. Paris : Belin.
- Legg, Shane, et Marcus Hutter. s. d. « A Collection of Definitions of Intelligence », 12.
- Linné, Carl von. 1736. *Caroli Linnaei ... fundamenta botanica: quae majorum operum prodromi instar theoriam scientiae botanices per breves aphorismos tradunt*. Apud Salomonem Schouten.
- Loon, Leendert C. van. 2016. « The Intelligent Behavior of Plants ». *Trends in Plant Science* 21 (4): 286-94. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2015.11.009>.
- López-García, Purificación, et David Moreira. 2008. « Tracking Microbial Biodiversity through Molecular and Genomic Ecology ». *Research in Microbiology, 120 Years of The Institut Pasteur and 120 Years in Publishing*, 159 (1): 67-73. <https://doi.org/10.1016/j.resmic.2007.11.019>.
- Lyon, P., et F. A. Keijzer. 2007. « The Human Stain: Why Cognitivism Can't Tell Us What Cognition is & What It Does ».
- Lyon, Pamela. 2006. « The Biogenic Approach to Cognition ». *Cognitive Processing* 7 (1): 11-29. <https://doi.org/10.1007/s10339-005-0016-8>.
- Mancuso, Stefano, et Sergio Mugnai. 2006. « Long-Distance Signal Transmission in Trees ». In *Communication in Plants: Neuronal Aspects of Plant Life*, édité par František Baluška, Stefano Mancuso, et Dieter Volkmann, 333-49. Berlin, Heidelberg: Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-540-28516-8_23.
- Marder, Michael. 2012. « RESIST LIKE A PLANT! ON THE VEGETABLE LIFE OF POLITICAL MOVEMENTS » 5 (1): 9.
- McNickle, Gordon G., et Joel S. Brown. 2014. « When Michaelis and Menten met Holling: towards a mechanistic theory of plant nutrient foraging behaviour ». *AoB PLANTS* 6 (plu066). <https://doi.org/10.1093/aobpla/plu066>.
- Meents, Anja K., Shi-Peng Chen, Michael Reichelt, Hsueh-Han Lu, Stefan Bartram, Kai-Wun Yeh, et Axel Mithöfer. 2019. « Volatile DMNT systemically induces jasmonate-independent direct anti-herbivore defense in leaves of sweet potato (*Ipomoea batatas*) plants ». *Scientific reports* 9 (1): 1-13.

- Meents, Anja K., et Axel Mithöfer. 2020. « Plant–Plant Communication: Is There a Role for Volatile Damage-Associated Molecular Patterns? » *Frontiers in Plant Science* 11 (octobre). <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.583275>.
- Menczel, László, Gábor Galiba, Ferenc Nagy, et Pál Maliga. 1982. « Effect of Radiation Dosage on Efficiency of Chloroplast Transfer by Protoplast Fusion in *Nicotiana* ». *Genetics* 100 (3): 487-95.
- Menzel, R. 1993. « Associative Learning in Honey Bees ». *Apidologie* 24 (3): 157-68. <https://doi.org/10.1051/apido:19930301>.
- Mettrie, Julien Offray de La. 1748. *L'homme-plante*. Paris : Hachette Bnf.
- Miller, N. E., et J. Dollard. 1941. *Social learning and imitation*. Social learning and imitation. New Haven, CT, US: Yale University Press.
- Mony, Cendrine. 2003. « Plasticité phénotypique et compétitivité chez les hydrophytes : étude expérimentale et de modélisation de *Ranunculus peltatus* Schrank ». These de doctorat, Metz.
- Musial, M, F Pradère, et A Tricot. 2012. « Comment concevoir un enseignement ? » In , 12. Bruxelles: De Boeck.
- Muszynski, Eric, et Christophe Malaterre. 2019. « Best behaviour A proposal for a non-binary concep.pdf ». *Studies in History and Philosophy of Biol & Biomed Sci*.
- Nanay, Bence. 2015. « Perceptual Representation / Perceptual Content ». *Oxford Handbook for the Philosophy of Perception*. Oxford University Press : 153-167.
- Pouydebat, Emmanuelle. 2017. *L' Intelligence animale: Cerveille d'oiseaux et mémoire d'éléphants*. Paris : Odile Jacob.
- Purdy, Jesse E., Michael R. Markham, Bennett L. Schwartz, et William C. Gordon. 2001. *Learning and memory*. 2nd ed. Belmont, CA, US: Wadsworth/Thomson Learning.
- Raby, C. R., et N. S. Clayton. 2010. « Chapter 1 - The Cognition of Caching and Recovery in Food-Storing Birds ». In *Advances in the Study of Behavior*, édité par H. Jane Brockmann, Timothy J. Roper, Marc Naguib, Katherine E. Wynne-Edwards, John C. Mitani, et Leigh W. Simmons, 41:1-34. Academic Press. [https://doi.org/10.1016/S0065-3454\(10\)41001-3](https://doi.org/10.1016/S0065-3454(10)41001-3).
- Rehman, Ibraheem, Navid Mahabadi, Terrence Sanvictores, et Chaudhry I. Rehman. 2020. « Classical conditioning ». *StatPearls Publishing*.
- Rémon, Danaé. 2019. « Stratégies d'apprentissage et Mémoire à Long Terme d'associations Mot-Objet Chez Le Jeune Enfant et Le Chien ». Phd, Université de Toulouse, Université Toulouse III - Paul Sabatier.
- Rhoades, David F. 1983. « Responses of alder and willow to attack by tent caterpillars and webworms: evidence for pheromonal sensitivity of willows ». In . ACS Publications.
- Roberts, William A. 2006. « Animal Memory: Episodic-like Memory in Rats ». *Current Biology* 16 (15): R601-3. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2006.07.001>.
- Roth, Gerhard. 2015. « Convergent evolution of complex brains and high intelligence ». *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 370 (1684): 20150049. <https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0049>.
- Ruggiero, Michael A., Dennis P. Gordon, Thomas M. Orrell, Nicolas Bailly, Thierry Bourgoin, Richard C. Brusca, Thomas Cavalier-Smith, Michael D. Guiry, et Paul M. Kirk. 2015a. « A Higher Level Classification of All Living Organisms ». *PLOS ONE* 10 (4): e0119248. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0119248>.

- . 2015b. « A Higher Level Classification of All Living Organisms ». *PLOS ONE* 10 (4): e0119248. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0119248>.
- Scheppach, Joseph. 2018. *La plante ce formidable cerveau*. Traduit par Brice Germain. Marabout. Nature. Lille: Hachette.
- Scheutz, Matthias. 1999. « The Ontological Status of Representations ». In *Understanding Representation in the Cognitive Sciences: Does Representation Need Reality?*, édité par Alexander Riegler, Markus Peschl, et Astrid von Stein, 33-38. Boston, MA: Springer US. https://doi.org/10.1007/978-0-585-29605-0_4.
- Schmalhausen, Ivan. 1949. *Factors of evolution: the theory of stabilizing selection*. Blakiston Philadelphia.
- Silvertown', Jonathan, et Deborah M Gordon. s. d. « A Framework for Plant Behavior », 19.
- Simard, Suzanne W., et Daniel M. Durall. 2004. « Mycorrhizal Networks: A Review of Their Extent, Function, and Importance ». *Canadian Journal of Botany*, n° 82: 1140-65. <https://doi.org/10.1139/b04-116>.
- Singer, Jefferson A., et Pavel Blagov. 2004. « The Integrative Function of Narrative Processing: Autobiographical Memory, Self-Defining Memories, and the Life Story of Identity ». In *The self and memory*, 117-38. Studies in self and identity. New York, NY, US: Psychology Press.
- Smith, Sally E., et David J. Read. 2008. *Mycorrhizal Symbiosis*. 3ème ed. London: Academic Press.
- Smortchkova, Joulia. 2020. « Représentation Mentale (Version Académique) ». In *L'Encyclopédie Philosophique*.
- Sober, Elliott. 1998. « Morgan's canon. »
- . 2005. « Comparative psychology meets evolutionary biology ». *Thinking with animals: New perspectives on anthropomorphism* 85.
- Song, Yuan Yuan, Mao Ye, Chuanyou Li, Xinhua He, Keyan Zhu-Salzman, Rui Long Wang, Yi Juan Su, Shi Ming Luo, et Ren Sen Zeng. 2014. « Hijacking Common Mycorrhizal Networks for Herbivore-Induced Defence Signal Transfer between Tomato Plants ». *Scientific Reports* 4 (1): 3915. <https://doi.org/10.1038/srep03915>.
- Song, Yuan Yuan, Ren Sen Zeng, Jian Feng Xu, Jun Li, Xiang Shen, et Woldemariam Gebrehiwot Yihdego. 2010. « Interplant Communication of Tomato Plants through Underground Common Mycorrhizal Networks ». *PLoS ONE* 5 (10). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0013324>.
- Staddon, John ER, et Daniel T. Cerutti. 2003. « Operant conditioning ». *Annual review of psychology* 54 (1): 115-44.
- Steiner, Pierre. 2005. « Introduction cognitivisme et sciences cognitives ». *Labyrinthe*, n° 20 (avril): 13-39. <https://doi.org/10.4000/labyrinthe.754>.
- Taiz, Lincoln, Daniel Alkon, Andreas Draguhn, Angus Murphy, Michael Blatt, Chris Hawes, Gerhard Thiel, et David G. Robinson. 2019. « Plants Neither Possess nor Require Consciousness ». *Trends in Plant Science* 24 (8): 677-87. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2019.05.008>.
- Taiz, Lincoln, Eduardo Zeiger, Ian Max Moller, et Angus Murphy. 2018. *Fundamentals of Plant Physiology*. New York: Oxford University Press.
- Tassin, Jacques. 2016. *A quoi pensent les plantes?* Paris: Odile Jacob.
- Thellier, Michel. 2015. *Les plantes ont-elles une mémoire?* Versailles: Quae.

- Trewavas, A. 2003. « Aspects of Plant Intelligence ». *Annals of Botany* 92 (1): 1-20.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcg101>.
- Trewavas, A. J. 2014. *Plant Behaviour and Intelligence*. First edition. Oxford, United Kingdom: Oxford University Press.
- Trewavas, Anthony. 2002. « Plant Intelligence: Mindless Mastery ». *Nature* 415 (6874): 841-841. <https://doi.org/10.1038/415841a>.
- . 2005. « Green Plants as Intelligent Organisms ». *Trends in Plant Science* 10 (9): 413-19. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2005.07.005>.
- Trewavas, Tony. 2016. « Plant Intelligence: An Overview ». *BioScience* 66 (7): 542-51.
<https://doi.org/10.1093/biosci/biw048>.
- Turkington, R., et John L. Harper. 1979. « The growth, distribution and neighbour relationships of *Trifolium repens* in a permanent pasture: IV. Fine-scale biotic differentiation ». *The Journal of Ecology*, 245-54.
- Turton, W., et Ch Linne. s. d. *A General System of Nature through the Three Grand Kingdoms of Animals, Vegetables, and Minerals*. Рипол Классик.
- Vauclair, Jacques. 2016. *L'Intelligence de l'animal*. Média Diffusion.
- Vauclair, Jacques, et Michel Kreutzer. 2004. *L'éthologie cognitive*. Editions OPHRYS.
- Volkov, Alexander G., Tejumade Adesina, et Emil Jovanov. 2007. « Closing of Venus flytrap by electrical stimulation of motor cells ». *Plant signaling & behavior* 2 (3): 139-45.
- Volkov, Alexander G., Justin C. Foster, Talitha A. Ashby, Ronald K. Walker, Jon A. Johnson, et Vladislav S. Markin. 2010. « Mimosa Pudica: Electrical and Mechanical Stimulation of Plant Movements ». *Plant, Cell & Environment* 33 (2): 163-73.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.02066.x>.
- Waal, Frans De. 2016. *Sommes-nous trop « bêtes » pour comprendre l'intelligence des animaux ?* Paris : les liens qui libèrent.
- Waddington, Conrad Hal. 1942. « Canalization of development and the inheritance of acquired characters. » *Nature*, n° 150: 563-65.
- Westerhoff, Hans V., Aaron N. Brooks, Evangelos Simeonidis, Rodolfo García-Contreras, Fei He, Fred C. Boogerd, Victoria J. Jackson, Valeri Goncharuk, et Alexey Kolodkin. 2014. « Macromolecular Networks and Intelligence in Microorganisms ». *Frontiers in Microbiology* 5. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2014.00379>.
- Whipps, John M. 2004. « Prospects and Limitations for Mycorrhizas in Biocontrol of Root Pathogens ». *Canadian Journal of Botany*, n° 82: 1198-1227.
<https://doi.org/10.1139/b04-082>.
- Whiten, Andrew, et Deborah Custance. 1996. « Studies of imitation in chimpanzees and children ». In *Social learning in animals: The roots of culture*, 291-318. San Diego, CA, US: Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-012273965-1/50015-7>.
- Witzany, Günther, et F. Baluška, éd. 2012. *Biocommunication of Plants*. Signaling and Communication in Plants. Heidelberg ; New York: Springer.
- Woltereck, Richard. 1909. « Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveränderung, speziell über das Wesen quantitativer Artunterschiede bei Daphniden. » *Verh. Deutsc. Zool. Ges.*, n° 19: 110-72.
- Yi, Hwe-Su, Martin Heil, Rosa M. Adame-Alvarez, Daniel J. Ballhorn, et Choong-Min Ryu. 2009. « Airborne induction and priming of plant defenses against a bacterial pathogen ». *Plant Physiology* 151 (4): 2152-61.