Zeitschrift: Bulletin de la Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles
Herausgeber: Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles
Band: 124 (2001)

Artikel: L'originalité du vivant
Autor: Siegenthaler, Paul-André
DOI: https://doi.org/10.5169/seals-89549

Nutzungsbedingungen
Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation
L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use
The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 14.12.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

L'ORIGINALITÉ DU VIVANT

PAUL-ANDRE SIEGENTHALER

Institut de Botanique de l'Université, Laboratoire de Physiologie végétale, rue Emile-Argand 13, CH-2000 Neuchâtel 7, Suisse.

Résumé

Original se dit de ce qui est nouveau par sa conception, sa réalisation, qui n'a pas eu de modèle mais qui peut en être un. Tout, chez les êtres vivants, est original. Dans cet essai, nous considérons tout d'abord deux phénomènes, qui se côtoient simultanément: l'un est la stabilité des espèces et l'autre leur évolution. Pour l'essentiel, tous deux reposent sur l'invariance duplicative de l'ADN ainsi que sur la cohérence téléonomique. En outre, l'évolution dépend de la sélection naturelle. Puis nous considérons les frontières actuelles de la connaissance en biologie. Elles sont multiples. Notre choix s'est porté sur trois d'entre elles: les deux premières se situent aux extrémités de l'évolution, à savoir l'origine des premiers systèmes vivants et la phénoménale complexité du système nerveux central de l'homme. La troisième touche à la prodigieuse capacité d'adaptation des êtres vivants. Deux exemples de symbiose illustrent notre propos. Le premier se réfère à la théorie de l'endosymbiose en série qui fournit une explication cohérente sur l'origine des cellules végétales. Cette symbiose est l'un des mécanismes les plus efficaces et les plus rapides de l'évolution. Le deuxième exemple concerne la symbiose entre une légumineuse (le haricot) et une bactérie - une association de type mutualiste qui est bénéfique aux deux partenaires. En guise de conclusion, nous nous interrogeons sur la "force créatrice" qui guide l'évolution des êtres vivants. Bien qu'il n'y ait pas de réponses définitives à cette question très controversée, une piste de réflexion intéressante est proposée: la théorie des propriétés émergentes.

Summary: *Originality of living beings*

The term original denotes that which is new in its conception and manifestation, having not had a previous model but in itself may become one. In living systems, everything is original. In this essay, two simultaneously existing phenomena are considered. One is the stability of species and the other their evolution. Both essentially depend on the duplicative invariance of DNA as well as the teleonomic consistency. On the other hand, evolution also depends on natural selection. The present limits of knowledge in the realm of biology are also considered. These limits are numerous. Three have been chosen for consideration. The first two concern the two extremities of evolution's path: the origin of the very first living system and the phenomenal complexity of man's central nervous system. The third limit touches on the extraordinary capacity of living beings to adapt to their environment. Two examples of symbiosis are taken to illustrate their capacity. The first concerns a series of endo-symbiosis, which provide a coherent explanation of the origin of eukaryote cells. This symbiosis is one of the most effective and rapid mechanisms of evolution. The second example concerns the symbiosis between a leguminous plant (bean) and a particular bacterium. This association is found to be mutually beneficial to both partners. In conclusion, we question the existence of a creative force guiding the evolution of living beings. Although there is

no definitive answer to this highly controversial question, a possible and interesting approach is suggested: the theory of emerging properties.

En guise de préambule, citons ces quelques lignes écrites en 1970 par Jacques Monod dans un article intitulé "Les frontières de la Biologie": "Lorsqu'on songe à l'immense chemin parcouru par l'évolution des êtres vivants depuis peut-être trois milliards d'années, à la prodigieuse richesse des structures qu'elle a créées, à la miraculeuse efficacité des êtres vivants, de la bactérie à l'homme, on peut bien se reprendre à douter que tout cela puisse être le produit d'une énorme loterie, tirant au hasard des numéros parmi lesquels une sélection aveugle aurait désigné de rares gagnants. Aujourd'hui cette conception est bien la seule qui soit compatible avec les faits (notamment avec les mécanismes moléculaires de la réplication de l'ADN et de l'expression du code génétique). On retrouve la certitude intuitive de l'évolution des êtres vivants, mais non pour autant une compréhension immédiate dans son ensemble" (MONOD, 1970 a,b).

François Mauriac s'écriait alors: "Le miracle est expliqué, il nous paraît encore plus miraculeux que nous l'avions supposé. Ce que dit ce professeur est bien plus incroyable encore que ce que nous croyons, nous autres pauvres chrétiens."

1. PHÉNOMÉNALE COMPLEXITÉ DES ÊTRES VIVANTS

Commençons par considérer la physique moderne. Il est vrai que notre entendement ne parvient pas à se faire une image satisfaisante de certaines **abstractions de la physique.** Pour la physique microscopique ou cosmologique, nous percevons la cause de notre incompréhension intuitive: l'échelle des phénomènes transcende celle de notre expérience immédiate. Seule l'abstraction peut suppléer à cette infirmité, sans la guérir. Mais nous savons aussi que de telles difficultés ne peuvent être prises pour argument contre une théorie qui a pour elle les certitudes de l'expérience et de la logique (MONOD, 1970 b).

Pour la **biologie**, la difficulté est d'un autre ordre. Les processus élémentaires moléculaires, biochimiques et physiologiques sur lesquels repose le "Vivant" sont d'appréhension relativement plus aisée, grâce à leur caractère mécanistique. *Le terme "mécanistique" évoque simplement le fait que l'échelle à laquelle se produisent les réactions moléculaires est accessible à l'expérimentateur.* En fait, c'est la **phénoménale complexité des systèmes vivants** qui défie toute représentation intuitive globale. En biologie, comme en physique, il n'y a pas, dans ces difficultés subjectives, d'argument contre une théorie qui, pour l'essentiel, repose sur l'expérimentation (Monod, 1970 b).

On peut dire aujourd'hui que les mécanismes de l'évolution sont en principe compris. La solution trouvée est d'autant plus intéressante qu'il s'agit des mécanismes mêmes qui assurent la stabilité des espèces c'est-à-dire l'**invariance réplicative de l'ADN** et la **cohérence téléonomique** des organismes.

Invariance réplicative

Pour illustrer de manière plus précise notre propos sur l'invariance réplicative quelques explications préliminaires sont nécessaires (ALBERTS *et al.*, 1983; RICHTER 1993). La figure 1a représente la structure secondaire d'un fragment d'acide désoxyribonucléique (ADN):

• Cette structure est constituée de deux chaînons ou deux brins juxtaposés comprenant plusieurs nucléotides (onze dans le

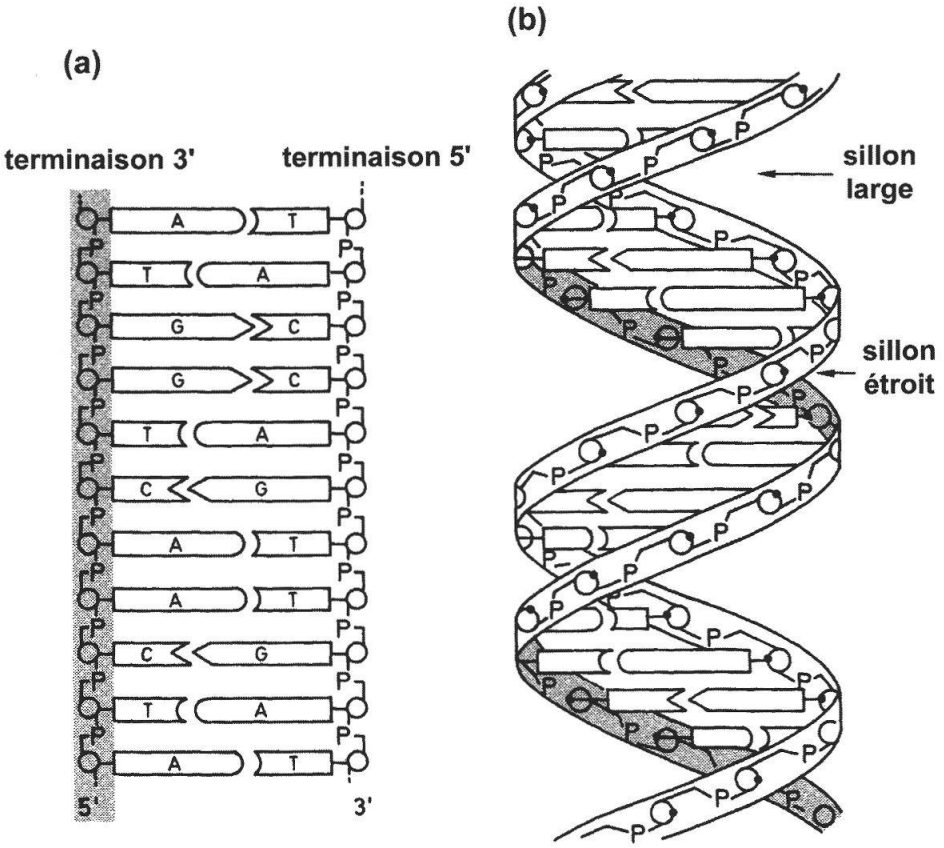


Figure 1: **(a)** Structure secondaire d'un fragment d'acide désoxyribonucléique (ADN) constitué de deux brins ou chaînons juxtaposés comprenant chacun 11 nucléotides (voir explications dans le texte). Symboles: A, Adénine ; T, Thymine ; G, Guanine ; C, Cytosine ; O, désoxyribose ; P, acide phosphorique. **(b)** Modèle de la double hélice d'ADN.

cas de la fig. 1a). Chaque nucléotide est formé d'une base (cytosine, C ; guanine, G ; thymine, T ou adénine, A), un sucre (le désoxyribose, d; symbole O dans la fig. 1a), identique dans chacun des nucléotides, et d'un acide phosphorique (P) qui assure la liaison entre deux nucléotides. Ce qui est important dans cette structure est que chaque nucléotide composant le chaînon polynucléotidique est caractérisé par sa base. En raccourci, cette séquence se note

Pour le brin de gauche (3'→5')
...dA-dT-dG-dG-dT-dC-dA-dA-dC-dT-dA...
Pour le brin de droite (5'→3')
...dT-dA-dC-dC-dA-dG-dT-dT-dG-dA-dT...

• Les notations 5'→3' et 3'→5' représentent l'orientation de la séquence d'ADN dans chacun des deux brins, par rapport à la position des carbones sur le désoxyribose.
• Des mesures quantitatives sur des préparations d'ADN de haut poids moléculaire ont montré que le rapport molaire est de 1, aussi bien pour le couple **A**dénine/**T**hymine que pour le couple **G**uanine/**C**ytosine. Ces proportions particulières ont attiré l'attention et conduit Watson, Crick et Wilkins à développer leur modèle de la structure de l'ADN, pour lequel ils ont obtenu le prix Nobel en 1962. Ce modèle a été testé, puis confirmé par de nombreuses expériences, et universellement accepté. Le principe en est l'appariement des deux bases **T**hymine/**A**dénine ou **C**ytosine/**G**uanine.

En d'autres termes, la suite des bases d'un premier brin dicte obligatoirement la séquence des bases du second: en effet, une **T**hymine ne peut se lier qu'à une **A**dénine (par deux liaisons hydrogène) et seule une **C**ytosine peut se lier à une **G**uanine (par trois liaisons hydrogène). L'existence de ces liaisons rend possible la formation d'une double chaîne d'ADN à partir de deux chaînons ou brins simples, à condition que les deux brins soient complémentaires, c'est-à-dire que la séquence des nucléotides de l'un soit telle qu'à chaque niveau, chaque base trouve en face, sur son partenaire la base complémentaire. Le modèle de l'ADN satisfait cette condition (fig. 1 a).

• Les deux chaînes polynucléotidiques subissent une torsion dans l'espace, autour d'un axe commun, de sorte qu'elles forment une double hélice enroulée. C'est le modèle de la double hélice d'ADN de Watson, Crick et Wilkins, comme le montre la figure 1b.

La structure de l'ADN est d'une originalité tout à fait remarquable. La réplication de l'ADN l'est tout autant. La figure 2 illustre le principe de cette duplication:

• La difficulté à laquelle les biologistes se sont d'abord heurtés au sujet de la réplication a été l'antiparallélisme des deux brins d'ADN (à gauche l'orientation 5'→3' et à droite 3'→5'). En effet, pour des raisons d'ordre enzymatique, la croissance d'un nouveau brin ne peut se faire que dans la direction 5'→3'.

• Grâce à des enzymes ADN-polymérases, la construction d'un nouveau brin se réalise à partir du point de croissance dans le sens 5'→3' (à droite), de manière **continue**. A gauche, pour respecter la direction de croissance 5'→3', la construction du brin doit s'effectuer de manière **discontinue**, par fragments (dits fragments d'Okazaki) de 100 à 200 nucléotides chez les eucaryotes. Grâce à ce mécanisme, les deux brins peuvent être répliqués avec la bonne polarité à partir du point de croissance.

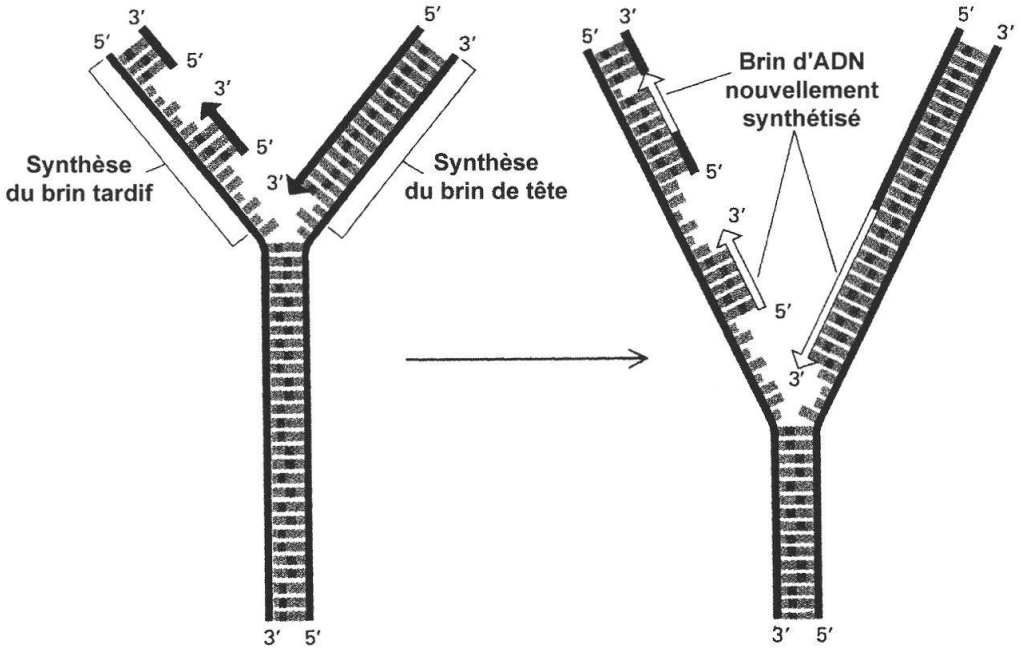


Figure 2: Principe de la réplication ou de la duplication de l'ADN (voir explications dans le texte).

• Ainsi, chacun des deux brins d'ADN sert de modèle et chacun est complété en une double hélice. En face de chaque nucléotide, le partenaire complémentaire (A/T, G/C) vient se placer sur la seconde chaîne en construction. Celle-ci s'accroît petit à petit le long du brin qui sert de modèle.

En résumé, **l'invariance réplicative** fait allusion au fait que la biosynthèse de l'ADN a lieu chaque fois qu'une division cellulaire est accompagnée du dédoublement du matériel génétique. Chacune des deux cellules filles formées possède finalement un ADN à double brin, identique à celui de la cellule mère. Le fait que, de génération en génération, l'information génétique soit transmise de cette manière repose uniquement sur la propriété de l'ADN à se répliquer identique à lui-même, c'est-à-dire à se synthétiser selon un plan préétabli.

La réplication de l'ADN est un mécanisme d'une impressionnante précision et fiabilité. En effet, la séquence des bases dans la molécule d'ADN est copiée avec moins d'une erreur par milliard de nucléotides ajoutés. C'est la raison pour laquelle nous avons parlé **d'invariance réplicative.** Très rarement, cependant, la machine omet ou rajoute quelques bases. Tout changement de ce type constitue une erreur génétique que l'on appelle **mutation**. Une telle erreur sera copiée dans toutes les générations futures des cellules et pourra avoir des effets importants, dépendant de l'endroit où la mutation s'est produite. Une altération dans la séquence d'ADN peut, par exemple, inactiver un enzyme crucial dans le métabolisme et causer la mort de l'individu. Dans ce cas la séquence modifiée de l'ADN est perdue. D'autre part, il peut y avoir des **mutations silencieuses** qui ne s'expriment pas. Enfin, très rarement, une erreur dans l'appariement des bases contribue à améliorer un gène et, par conséquent, la protéine codée par ce gène - par exemple, une protéine enzymatique qui pourrait avoir un pouvoir catalytique plus élevé. Dans ces rares cas, les organismes portant la mutation auront un avantage sur les autres individus et, finalement, le gène muté remplacera le gène d'origine dans la population des individus d'une même espèce, par la voie de la sélection naturelle. Nous sommes ici en présence d'un **mécanisme évolutif** (ALBERTS *et al.*,1983 ; CAMPBELL, 1996).

Dans la marche en avant des êtres vivants, deux phénomènes se côtoient constamment: d'une part, **la stabilité des espèces** représentée par l'invariance réplicative et, d'autre part, **l'évolution** sous-tendue par les mutations et la sélection naturelle.

Cohérence téléonomique

Le deuxième mécanisme qui assure la stabilité des espèces est la **cohérence téléonomique des organismes**. *"Téléonomique"* est un emprunt fait par Monod dans son livre "Le Hasard et la Nécessité" au vocabulaire philosophique. La téléonomie désigne, en philosophie, l'étude de la finalité (du grec *telos:* fin ou but). Pour MONOD (1970 a,b), ce terme évoque plutôt le fait que chaque constituant de la cellule ait pour fonction d'assurer le développement et la survie de l'organisme, et non pas une quelconque finalité de l'évolution. En biologie, l'évolution n'en demeure pas moins la notion centrale destinée à enrichir et à préciser, longtemps encore, le monde vivant. Pour l'essentiel, cependant, le problème est résolu et l'évolution ne figure plus aux frontières de la connaissance. Alors, quelles sont les frontières en biologie ?

2. LES FRONTIÈRES DE LA CONNAISSANCE EN BIOLOGIE

Pour de nombreux biologistes, ces frontières se situent tout d'abord aux deux extrémités de l'évolution: l'origine des

premiers systèmes vivants d'une part et, d'autre part, le fonctionnement du système le plus intensément téléonomique qui n'ait jamais émergé auparavant, c'est-à-dire le système nerveux central de l'homme. Enfin, une autre frontière de la connaissance des organismes vivants est leur extraordinaire capacité à s'adapter et à survivre aux changements qui interviennent dans leur environnement.

L'origine des premiers systèmes vivants

Arrêtons-nous un instant sur cette première frontière de la connaissance, l'origine des premiers systèmes vivants. On pourrait penser que la découverte des mécanismes universels sur lesquels reposent les propriétés essentielles des êtres vivants a éclairé la solution du problème des origines. En fait ces découvertes récentes, en renouvelant presque entièrement la question, posée aujourd'hui en termes beaucoup plus précis, l'ont révélée plus difficile qu'on le supposait.

Par exemple, le développement des systèmes métaboliques pose des problèmes herculéens. Ces systèmes ont dû "apprendre" à mobiliser le potentiel chimique et à synthétiser de nouveaux constituants cellulaires à mesure que s'appauvrissait la *soupe primitive* (OPARIN, 1964). La soupe primitive est une allusion aux constituants chimiques susceptibles d'entrer dans la synthèse des premiers êtres vivants (par exemple le méthane, l'ammoniac et l'eau) et aux sources d'énergie disponibles (rayons ultraviolets, décharges électriques, radioactivité et activités volcaniques), toutes conditions qui prévalaient sur la terre au moment où la vie prit naissance.

Il en est de même pour l'émergence de la membrane à perméabilité sélective sans laquelle il ne peut y avoir de cellule viable. La perméabilité sélective des membranes qui entourent les cellules ainsi que tous les organites cellulaires est une propriété fondamentale des êtres vivants qui permet de sélectionner et de contrôler les échanges de toutes les molécules qui entrent ou sortent de la cellule ou des divers compartiments cellulaires. Mais le problème majeur demeure l'origine du code génétique et la mise en place du mécanisme de sa traduction. En fait, ce n'est pas de problème dont il faudrait parler, mais plutôt d'une véritable énigme.

Le code n'a pas de sens à moins d'être traduit. Sans entrer dans les détails, rappelons que le transfert de l'information génétique se fait en trois étapes principales. La figure 3 résume ces étapes (ALBERTS *et al.*, 1983 ; RICHTER, 1996):

• Le transfert d'information commence par le phénomène de la **réplication,** qui est nécessaire à la conservation de l'information génétique (invariance réplicative).

• Il se poursuit par la **transcription**, phénomène qui permet le passage de l'information de l'ADN en divers ARN messagers (ARN_m).

• Enfin, le transfert de l'information se termine par l'étape de **traduction**, qui permet de synthétiser des protéines spécifiques, grâce à l'information contenue dans les ARN_m qui, eux-mêmes, sont synthétisés sur le modèle de l'ADN initial.

Cette machine à traduire comporte au moins cinquante constituants macromoléculaires qui sont eux-mêmes codés dans l'ADN. Le code ne peut être traduit que par des produits de traduction, avons-nous dit. C'est l'expression moderne de *Omne vivum ex ovo* (tout ce qui est vivant provient d'un œuf, aphorisme de l'Anglais William Harvey, 1653). Quand et comment cette séquence d'événements s'est-elle

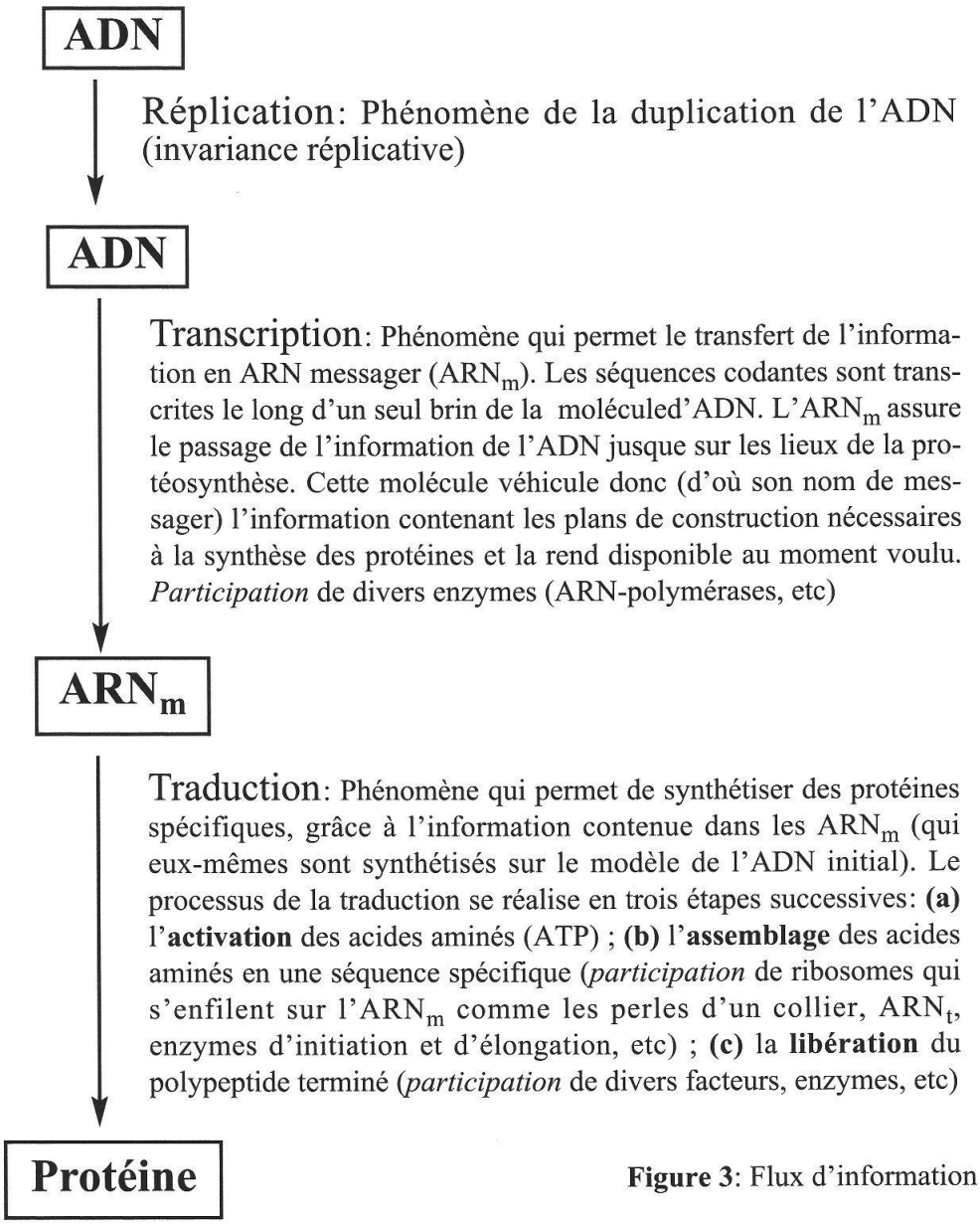


Figure 3: Flux d'information génétique.

mise en place ? Il est excessivement difficile de l'imaginer. L'énigme demeure, qui masque aussi la réponse à une question d'un profond intérêt. La vie est apparue sur la terre: quelle était avant l'événement la probabilité qu'il en fût ainsi ? L'hypothèse n'est pas exclue que l'événement décisif ne se soit produit qu'une seule fois. Ce qui signifierait que sa probabilité *a priori* était quasi nulle. Cette idée est très inconfortable pour la plupart des hommes de science. D'un événement unique, le biologiste ne peut rien dire ni rien faire. Il ne peut discourir que sur des événements formant une classe et dont la probabilité *a priori*, si faible soit-elle, est finie. Cette idée n'est pas seulement déconcertante pour les biologistes en tant qu'hommes de science. Elle heurte notre tendance humaine à croire que toute chose réelle dans l'univers actuel était nécessaire, et de tout temps. Il nous faut toujours être en garde contre ce sentiment si puissant du destin. Le destin s'écrit à mesure qu'il s'accomplit, pas avant (MONOD, 1970 a, b).

En termes plus intuitifs et poétiques, MACHADO (1907-1917) l'exprimait ainsi: "Marcheur, ce sont tes traces, et rien de plus - Marcheur, il n'y a pas de chemin, le chemin se construit en marchant - Marcheur, il n'y a pas de chemin, seulement des sillages sur la mer ".

Le destin n'était pas écrit avant que n'émerge l'espèce humaine, seule dans la biosphère à utiliser un système logique de communication symbolique aussi perfectionné. Autre événement qui, s'il fut unique, comme peut-être le fut l'apparition de la vie elle-même, n'avait pratiquement aucune chance de se produire. Cet événement peut être considéré comme d'une originalité exceptionnelle, c'est-à-dire sans référence à un modèle existant.

Le fonctionnement du système nerveux central

Il est temps d'évoquer maintenant ce que l'on peut considérer comme étant la deuxième plus grande frontière de la connaissance en biologie, celle qui se trouve à l'autre extrémité de l'évolution, le système nerveux central de l'homme.

Je ne prendrai qu'un exemple pour illustrer le fonctionnement énigmatique du cerveau. Dès les années 50, CHOMSKY (1968, 1971) prétendait que la linguistique traditionnelle ne pouvait rendre compte de la capacité du sujet parlant à produire et à comprendre instantanément de nouvelles phrases, différentes de celles qu'il a précédemment entendues. Existe-t-il des structures innées du langage ou bien le langage est-il pour l'essentiel le produit de l'apprentissage ? Dès sa thèse de doctorat, Chomsky tranche en faveur de la première hypothèse et montre que les préjugés sur l'apprentissage découlent de plusieurs siècles de doctrine empiriste et n'ont aucune base de fait. Il n'y a aucune raison aujourd'hui d'adopter sérieusement la deuxième hypothèse qui, étant donné les performances complexes de l'être humain, attribue l'apprentissage du langage entièrement à quelques années d'expérience, plutôt qu'à des milliers d'années d'évolution. Dès 1955, Chomsky tentera avec obstination d'explorer sa première intuition qu'il existe une **grammaire universelle** qui structure à la fois le langage et la pensée (1968). Selon lui, il paraît vraisemblable de supposer qu'un enfant ne peut pas ne pas construire un type particulier de grammaire transformationnelle pour gérer et rendre compte des données auxquelles il est confronté. Ainsi, il est très possible que les traits généraux de la structure linguistique reflètent moins la progression de l'expérience du sujet que le caractère général de sa capacité à acquérir la connaissance, dont ses idées et ses principes innés. "L'étude de la grammaire universelle ainsi comprise est une étude de la nature des capacités intellectuelles de l'homme" (CHOMSKY, 1968).

Notre propos n'est pas de développer ici les thèses de Chomsky, mais plutôt de nous faire prendre conscience de la très grande difficulté qu'éprouvent les linguistes et les biologistes à explorer la faculté la plus originale et la plus raffinée de l'homme – celle de parler, de comprendre, de discourir et de communiquer. Ce phénomène unique est une frontière de la biologie, car les instruments d'investigation pour l'appréhender sont encore largement insuffisants par rapport à la complexité de l'énigme.

3. L'ORIGINALITÉ DU VIVANT

Considérons maintenant le thème de l'exposé: **l'originalité du Vivant**. *Original se dit de ce qui est nouveau par sa conception, sa réalisation, qui n'a pas eu de modèle mais qui peut en être ou en devenir un.*

Définir le vivant, la vie ou les êtres vivants est plus difficile, car on se pose immédiatement deux questions: Quelles

sont les structures minimales et quelles sont les fonctions nécessaires et suffisantes pour qu'un système soit qualifié de vivant ? Les réponses des chercheurs se classent en deux grandes catégories (LUISI, 2000).

Pour une partie d'entre eux, les plus nombreux, la vie tire son origine et se poursuit grâce à la capacité de certaines molécules à s'auto-répliquer. On pourrait donc dire que *"La vie est un système chimique auto-entretenu capable d'évolution darwinienne "*. Cette définition conduit à réaliser des expériences en vue de rechercher une ou des molécules capables de s'auto-répliquer, comme par exemple les acides nucléiques. De bons arguments semblent indiquer que l'ARN a précédé l'apparition des protéines et de l'ADN. Dans cette optique, une autre définition pourrait être: *"La forme de vie minimale repose sur une population de molécules ARN (une quasi-espèce) capables de s'auto-répliquer et d'évoluer dans ce processus"* (LUISI, 2000 ; FORTERRE, 2000).

Un autre groupe de chercheurs considère que les organismes sont, comme les cellules vivantes actuelles, délimités par une membrane. Une deuxième définition pourrait se formuler ainsi: "*La forme de vie minimale est un système circonscrit par un compartiment semi-perméable de sa propre fabrication et qui s'auto-entretient en produisant ses propres éléments constitutifs par la transformation de l'énergie et des nutriments extérieurs à l'aide de ses propres mécanismes de production "*. Cette définition conduit à des expériences où des vésicules, contenant des enzymes ou des acides nucléiques, sont utilisées comme des modèles de proto-cellule (OURISSON *et al.*, 2000).

Ces deux définitions ne sont pas antagonistes mais plutôt complémentaires.

A la question posée, ma réponse est simple: Tout, chez les êtres vivants, est original. De la bactérie à l'homme, de leur origine à leur accomplissement le plus ultime, tous les mécanismes moléculaires choisis au cours de l'évolution, tout est original. Pour l'homme de science qui est engagé dans la recherche en biologie, la mise en lumière de cette originalité est un émerveillement quotidien. L'homme qui, pourtant, est le détenteur des acquis les plus perfectionnés de l'évolution n'aurait jamais imaginé une telle diversité, un tel raffinement: il ne peut être qu'un observateur admiratif et tenter de comprendre. Le sujet est donc très vaste, amplifié qu'il est par la diversité des mécanismes élaborés par les plantes et les animaux au cours de l'évolution pour assurer leur reproduction et leur survie et parer aux conditions souvent drastiques de l'environnement. Deux autres exemples, pris dans le domaine de la physiologie végétale, devraient nous convaincre de la très grande originalité du vivant.

4. L'EXTRAORDINAIRE CAPACITÉ D'ADAPTATION DES ÊTRES VIVANTS

Après avoir considéré les origines de la vie et le haut degré de complexité du cerveau humain, c'est l'extraordinaire capacité d'adaptation des organismes vivants qui va retenir notre attention. Par rapport à un moment donné de leur structure et de leurs fonctions associées, les êtres vivants doivent impérativement, pour assurer la continuité de l'espèce, être **capables de s'adapter** aux conditions imposées par leur environnement. Ceux qui n'ont pas été aptes à le faire ont disparu ou vont disparaître. Les contraintes sont nombreuses: les variations de température, la qualité et l'intensité de la lumière (pensons par exemple à l'augmentation actuelle des rayons ultraviolets), à la photopériode (c'est-à-dire à la durée et à l'alternance des jours et des nuits), à l'excès ou à la carence en sels minéraux dans le sol, aux variations de

concentrations en gaz carbonique et en oxygène, aux agents pathogènes ou aux prédateurs, etc. La liste est impressionnante.

Pour illustrer la capacité d'adaptation des êtres vivants, considérons deux exemples de symbiose. Mais qu'est-ce qu'une symbiose ? Il s'agit de l'association prolongée de deux sortes d'êtres vivants, trouvant chacun un ou plusieurs avantages à cette association. Un cas célèbre, souvent cité, est celui du *bernard-l'hermite*, crustacé se logeant à l'intérieur d'un coquillage abandonné, et d'une *espèce d'anémone de mer* qui se fixe à l'extérieur de la coquille. L'anémone de mer protège le bernard-l'hermite grâce à ses tentacules urticants et, en retour, elle profite des déchets alimentaires du crustacé. Maintenant j'aimerais présenter une symbiose encore plus raffinée. Elle s'est produite au cours de l'évolution et, aujourd'hui encore, a des conséquences immenses et bénéfiques sur tous les êtres vivants. Cette symbiose est décrite dans la théorie de l'endosymbiose en série (MARGULIES & SAGAN, 1985 ; ALBERTS *et al.*, 1983 ; CAMPBELL, 1996).

Théorie de l'endosymbiose en série

Depuis quelques décennies, il est apparu que la distinction fondamentale entre les êtres vivants se situe, non pas entre végétaux et animaux, mais entre deux groupes appelés **procaryotes** (*pro*: avant ; *karyon*: noyau) et **eucaryotes** (*eu:* bon, authentique; *karyon:* noyau).

Les procaryotes sont des êtres vivants dont les cellules n'ont pas de noyaux. Beaucoup d'entre eux sont des unicellulaires de petites dimensions (un micron environ ou moins), comme les *bactéries*. Il existe cependant des procaryotes pluricellulaires comme les *cyanobactéries* (algues bleues): ce sont des organismes filamenteux (fig. 4c), très répandus dans les sols, les océans et les eaux douces. Les cyanobactéries contiennent déjà un système récepteur de lumière (sous forme de phycobilisomes) et sont donc capables d'effectuer la photosynthèse mais sans production d'oxygène moléculaire. D'autre part, elles ne possèdent qu'un seul chromosome dans le cytoplasme, généralement sous forme circulaire. Les mitochondries sont absentes et les enzymes de la respiration cellulaire sont localisés dans la membrane cytoplasmique (fig. 4 b).

Les eucaryotes, de leur côté, sont des êtres vivants dont les cellules sont dotées d'un noyau délimité par une membrane. Il s'agit soit d'unicellulaires (comme les *amibes* et les *paramécies*, etc.) de taille généralement plus grande que les bactéries (de 10 à 100 microns et plus), soit d'organismes pluricellulaires comme les *plantes*, les *invertébrés* et les *vertébrés*. Les organites cellulaires des cellules eucaryotes sont représentés dans la figure 4d. Chacun de ces compartiments cellulaires (chloroplastes, mitochondries, noyau, dictyosomes, etc.) présente une structure et des fonctions différentes. Enfin, la grandeur relative des cellules procaryotes et eucaryotes est illustrée dans la figure 4a.

Manifestement, l'organisation interne complexe des cellules eucaryotes suggère qu'elles soient apparues après les cellules procaryotes. Mais comment le passage entre les deux catégories d'êtres vivants s'est-il produit? Selon la **théorie dite autogène**, la cellule eucaryote est apparue grâce à la formation progressive au sein du cytoplasme de compartiments spécialisés: **le noyau** contenant le matériel génétique ; **les mitochondries** contenant les enzymes nécessaires à la respiration cellulaire ; **les plastes** contenant les pigments et les enzymes nécessaires à la photosynthèse (fig.4d). Cependant, si les organites des cellules eucaryotes sont réellement apparus de cette façon, pourquoi ne trouve-t-on aucune forme fossile intermédiaire ? C'est pourquoi une autre théorie nous paraît plus acceptable, formulée pour la première fois à la fin des années 1960.

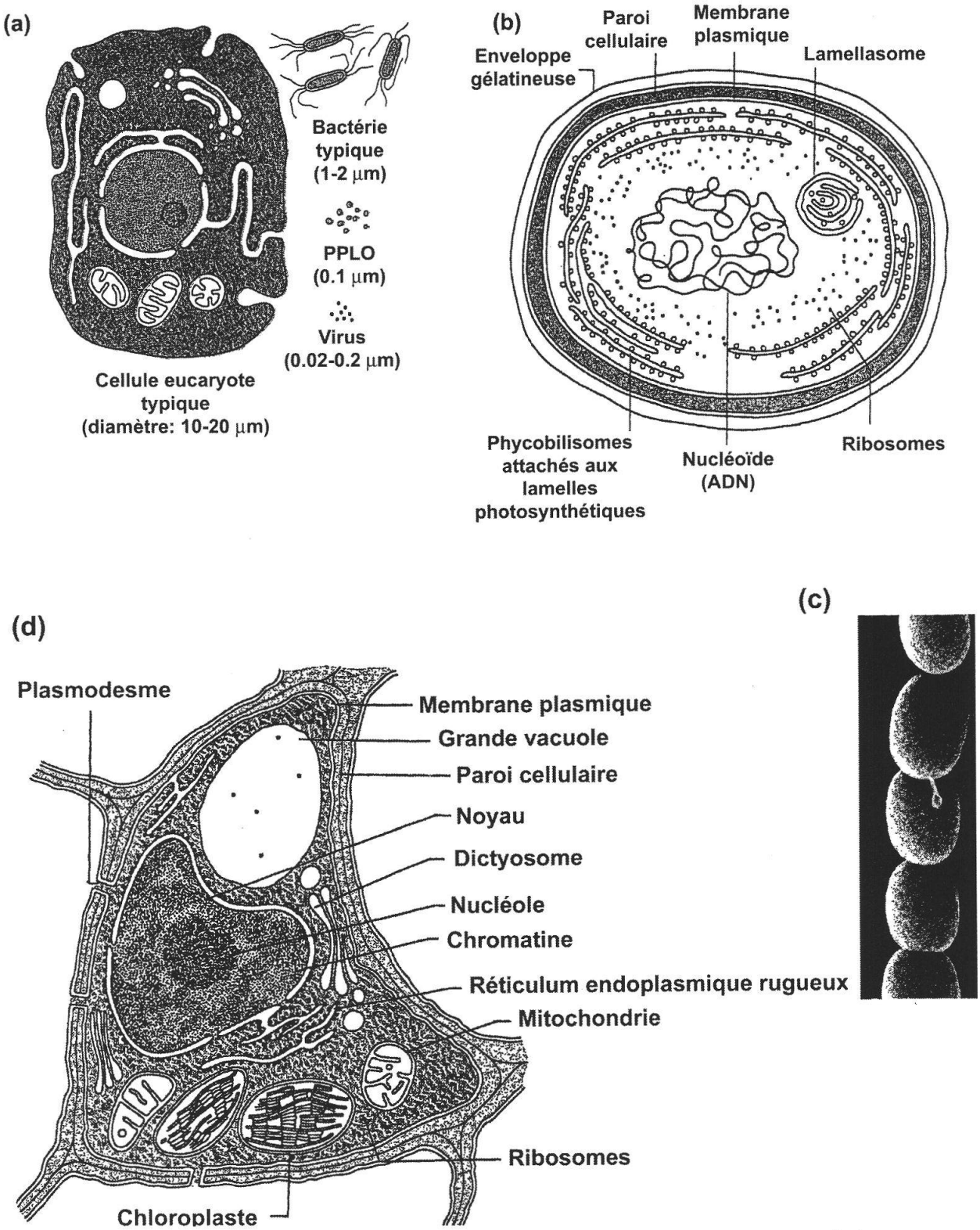


Figure 4: Structure des cellules procaryotes et eucaryotes. **(a)** Grandeur relative d'une cellule eucaryote, d'une bactérie, de PPLO (Pleuropneumonia-like organism) et d'un virus ; **(b)** Cellule d'une algue bleue ou cyanobactérie (*Anabaena*) ; **(c)** Filament de cellules de la cyanobactérie *Anabaena* ; **(d)** Cellule eucaryote végétale (cellule foliaire).

Cette théorie appelée la **théorie de l'endosymbiose en série** (MARGULIES & SAGAN, 1985) se fonde sur les observations suivantes. Les mitochondries et les plastes ont des dimensions semblables à celles des bactéries. De plus, ces organites contiennent de l'ADN, de l'ARN messager, des ribosomes et des ARN de transfert. Ils peuvent se multiplier indépendamment du noyau cellulaire et synthétiser certaines de leurs protéines grâce à leurs propres gènes. Ces attributs suggèrent fortement que ces organites aient été jadis capables de s'autoreproduire et de synthétiser la totalité de leurs protéines. Ces organites ont probablement eu pour ancêtres des bactéries qui, originellement, vivaient indépendamment. Ces dernières seraient ensuite devenues les hôtes permanents de plus grosses bactéries, et il se serait établi ainsi des symbioses entre les différents partenaires, ce qui allait donner les premiers êtres unicellulaires eucaryotes.

Mais **quel est l'ancêtre des chloroplastes** ? Comme on l'a déjà mentionné, la photosynthèse existe chez les procaryotes comme les cyanobactéries. Dans les couches géologiques âgées de 1 à 3 milliards d'années, ne figurent d'abord que les cyanobactéries, Puis, il y a un milliard d'années, apparaissent les premières cellules eucaryotes. Donc, les cyanobactéries ont précédé dans l'histoire de l'évolution, les eucaryotes. Très certainement, les chloroplastes dérivent de cyanobactéries qui durent s'établir symbiotiquement au sein de cellules hôtes ayant déjà été colonisées par des mitochondries: d'où le nom **d'endosymbiose en série** donné à cette théorie de l'origine des cellules eucaryotes. Un argument important en faveur de l'origine symbiotique de ces dernières a été apporté en 1972 par le biologiste américain JEON. Ce chercheur observa des amibes infectées spontanément par une variété de bactéries: un grand nombre des cellules hébergeant ces procaryotes mouraient et celles qui survivaient étaient plus fragiles. Mais après cinq ans de culture en laboratoire, une souche d'amibe hébergeant ces bactéries avait récupéré une viabilité normale. Jeon montra que ces bactéries étaient passées du rôle de parasite pathogène au rôle de symbiote utile à l'amibe. En outre, il apporta la preuve que les bactéries étaient devenues indispensables à l'amibe. Cet exemple montre que la symbiose entre microbes peut s'établir rapidement. Une union symbiotique entre bactéries expliquerait pourquoi on ne trouve pas de formes intermédiaires entre cellules procaryotes et eucaryotes. Puisque les mitochondries ont aujourd'hui beaucoup moins d'ADN que les bactéries libres et que la plupart de leurs synthèses protéiques sont assurées par les gènes de l'ADN du noyau cellulaire, on peut supposer que la symbiose entre les ancêtres des mitochondries et leurs cellules hôtes a impliqué un transfert de gènes de l'ADN des mitochondries à l'ADN du noyau cellulaire.

Si la théorie de l'endosymbiose en série se révèle correcte, cela signifierait que la symbiose est l'un des mécanismes les plus importants et les plus rapides de l'évolution. Les procaryotes, organismes peu visibles et pourtant cruciaux, sont les **ancêtres primordiaux** de tous les êtres vivants actuels: ils ont d'ailleurs dominé la terre au cours de la plus grande partie de son histoire fossile.

La symbiose entre les légumineuses et les bactéries du genre Rhizobium

Quelques explications préliminaires sont nécessaires pour appréhender le deuxième type de symbiose. Les plantes vertes se procurent tous les éléments chimiques nécessaires à la synthèse des substances organiques cellulaires (protéines, lipides, glucides, acides nucléiques, etc.) à partir des substances minérales du milieu. Simultanément, elles se procurent l'énergie à partir de la lumière du soleil. Ces pro-

priétés sont les signes distinctifs de l'**autotrophie.** Outre le gaz carbonique (CO_2), l'eau (H_2O) et l'énergie solaire (hν), les plantes utilisent des ions minéraux. L'obligation de les avoir à disposition, de les absorber, de les transporter, puis ultérieurement de les utiliser en les transformant dans la cellule, a modelé le métabolisme des végétaux de façon décisive (BUCHANAN *et al.*, 2000). En bref, les plantes autotrophes sont capables de photosynthèse. La figure 5 illustre ce processus:

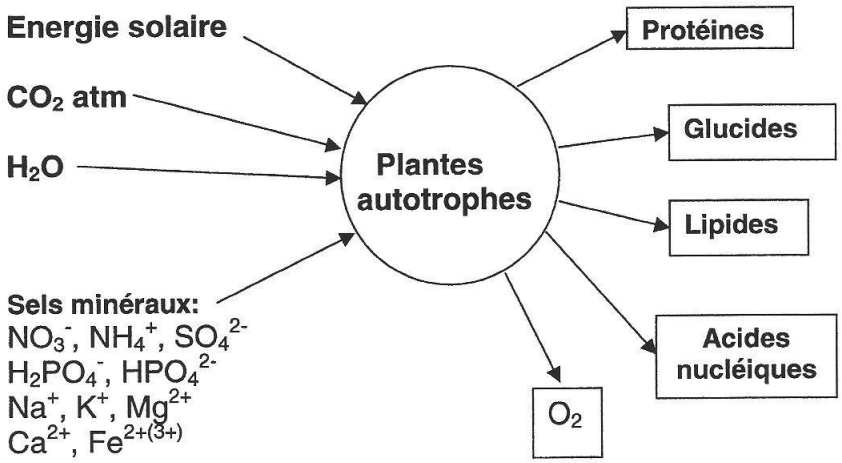
• La **photosynthèse** est un processus complexe au cours duquel les plantes contenant de la chlorophylle synthétisent, à partir de gaz carbonique et d'eau, la matière organique représentée essentiellement sous forme de protéines, de glucides, de lipides, d'acides nucléiques, etc. Dans ce processus, il se forme en général de l'oxygène moléculaire (O_2).

• Parmi les phénomènes qui dépendent de la lumière, la photosynthèse occupe une place privilégiée dans la mesure où l'énergie de rayonnement absorbé est utilisée à la synthèse de composés organiques à haute teneur en énergie, à partir de minéraux simples.

La figure 5 met en exergue deux autres aspects essentiels:

• L'azote représente, avec le carbone, l'hydrogène et l'oxygène, la plus grande partie des atomes contenus dans les molécules constituant la matière sèche des plantes. On le trouve associé à de nombreuses substances organiques, en particulier les acides aminés, les protéines et les acides nucléiques.

• La source d'azote principale pour les organismes autotrophes est le nitrate et l'ammonium, qui se trouvent en faible quantité dans le sol et dans les eaux. Ceci



Principaux atomes contenus dans les molécules élaborées au cours de la photosynthèse:

Protéines enzymatiques et structurelles: **C, H, N, O, P, S**
Glucides : **C, H ,O , P**
Lipides : **C, H , O, P , N**
Acides nucléiques (ADN, ARN) : **C , H , N, O**

Figure 5: Les plantes autotrophes ont la propriété d'effectuer la photosynthèse à partir de composés simples (CO_2, H_2O) qui se trouvent dans le sol et l'atmosphère, et utilisent, comme source d'énergie, la lumière du soleil.

explique les carences fréquentes et persistantes qui apparaissent lorsque le sol s'appauvrit en nitrate et qui se manifestent par la dégradation de la chlorophylle, suivie d'un jaunissement des feuilles et, d'une façon générale, de la diminution de la teneur en protéines cellulaires qui peut atteindre le seuil létal de la plante.

Pour couvrir leurs besoins en azote, seuls quelques groupes de plantes supérieures, comme les légumineuses, ont réussi à exploiter l'immense réservoir d'azote atmosphérique, sous forme de N_2. C'est là qu'intervient la **symbiose avec les microorganismes procaryotiques** du genre *Rhizobium* (TAIZ & ZEIGER, 1991; RICHTER, 1993 ;). Cette symbiose est apparue au cours de l'évolution et s'est développée pour atteindre aujourd'hui un degré de raffinement extraordinaire et d'une très grande originalité.

Différentes espèces ou variétés de bactéries (dites nodulantes), vivant dans le sol, pénètrent dans les racines des plantes supérieures et provoquent l'apparition d'excroissances spéciales appelées nodules ou bactéroïdes (formes modifiées par rapport aux bactéries libres). Par exemple, les bactéries de la famile des *Rhizobiacées* préfèrent les Fabales (légumineuses), tandis que les actinomycètes sont des symbiotes de racines de plantes ligneuses exclusivement. Il existe donc une spécificité entre la bactérie et son hôte. La figure 6 montre des amas de nodules sur les racines d'une légumineuse (fig. 6 a) et une coupe à travers les nodules matures ou bactéroïdes (fig. 6 b). Sur la figure 6c, les bactéries s'attaquent à la pointe d'un poil absorbant qui se recourbe. Les microsymbiotes pénètrent d'abord dans l'épiderme, puis envahissent le parenchyme cortical de la racine.

Expérimentalement, on peut démontrer que des extraits de bactéroïdes accomplissent la réduction de l'azote moléculaire grâce à la **nitrogénase**, un enzyme-clé, qui est présent uniquement dans les bactéroïdes. La nitrogénase catalyse la réduction, via la ferrédoxine réduite, de l'azote gazeux (N_2) en ammoniac (NH_3), cette dernière forme d'azote étant plus accessible au métabolisme de la plante. *In vivo*, l'azote ainsi fixé par les bactéroïdes est cédé aux cellules hôtes. Après avoir été lié à un composé organique, il parvient dans le système conducteur du xylème (conduit de la sève ascendante) et se trouve ainsi à disposition du métabolisme de la plante. En contrepartie, la plante hôte fournit aux bactéroïdes des composés carbonés, de l'énergie ainsi que les mécanismes de protection nécessaire.

La formation des nodules, qui permet l'établissement de la **symbiose** est un processus complexe. Il se développe à partir d'un réseau d'interactions entre bactéries et plante-hôte. En voici quelques exemples connus (TAIZ & ZEIGER, 1983 ; RICHTER, 1996):

• La plante-hôte contribue au déclenchement de la formation des nodules en libérant par ses racines des substances déterminées du groupe des flavonoïdes, qui probablement induisent certains gènes spécifiques du *Rhizobium*.

• Le processus débute par une augmentation du nombre des bactéries au niveau de la racine. La plante-hôte interagit avec elles au niveau des poils absorbants, par l'intermédiaire d'une glycoprotéine du type lectine. Elle n'interagit qu'avec l'espèce de Rhizobium qui lui est spécifique.

• Il s'ensuit que le poil se recourbe et comprime la bactérie engagée à la surface de la paroi cellulaire. Ce processus est déclenché localement par des enzymes qui lysent (ou solubilisent) cette paroi. Il se forme alors dans le poil absorbant une poche d'infection qui s'agrandit en un filament infectieux qui progresse dans les cellules corticales de la racine.

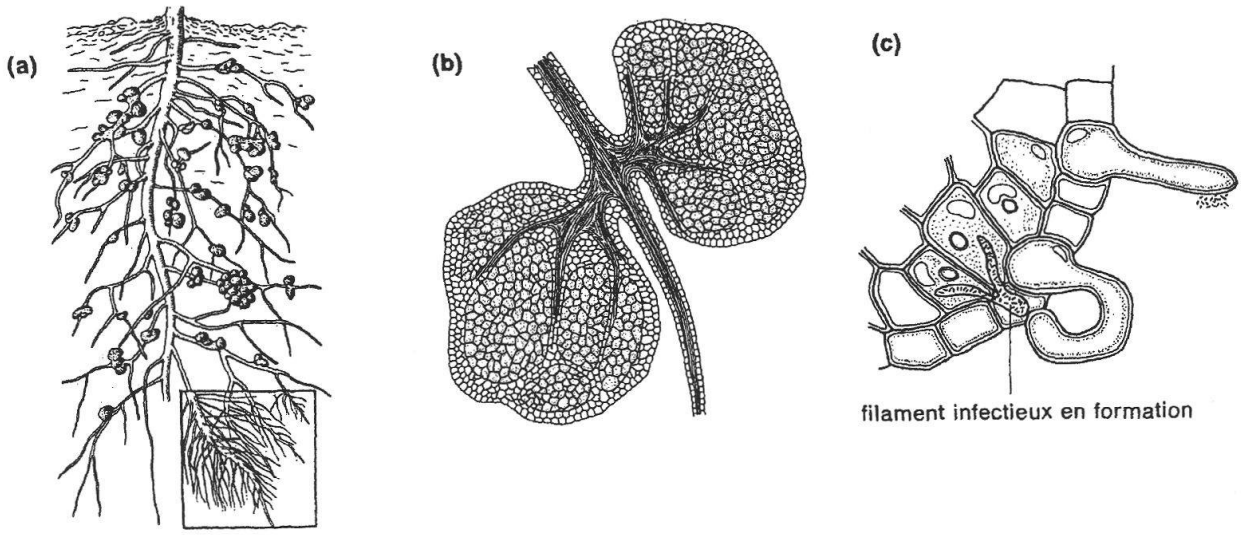


Figure 6: Formation de nodules ou bactéroïdes chez les plantes légumineuses. **(a)** Racines de pois sur lesquelles sont fixés des nodules (en encadré: zone des poils agrandie) **(b)** Coupe à travers des nodules matures contenant des bactéries. **(c)** Attaque des bactéries à la pointe d'un poil absorbant qui se courbe.

• Ce processus est caractérisé par l'apparition massive de **phytoalexines** (de *alexein*, défendre), substances de défense caractéristiques que les plantes produisent en cas d'infection ou de stress.

• Le cytoplasme des cellules pleines de bactéroïdes présentent souvent une coloration rougeâtre, due à la présence d'une protéine hémique à fer, la **léghémoglobine**. En effet, le gène de la plante-hôte codant pour cette protéine est activé après l'établissement de la symbiose.

• La fonction des léghémoglobines consiste certainement à lier l'oxygène et à l'introduire dans le catabolisme des bactéroïdes. Elles contribuent ainsi à optimiser considérablement la fixation d'azote par les symbiotes, celle-ci dépendant, d'une part d'une diminution de la pression partielle d'oxygène et, d'autre part, d'une augmentation de la production d'énergie liée à la respiration.

Ce qui est frappant dans cet exemple de symbiose est que la plante-hôte "facilite" par toutes sortes de moyens l'infection par la bactérie, comme si elle "savait" que le *Rhizobium* détenait la clé de son approvisionnement en azote. Pour sa part, la bactérie bénéficie du milieu protégé, favorable à sa multiplication et à sa croissance, que lui offre la plante. Dans le monde végétal, c'est ce que l'on appelle une symbiose de type **mutualiste** où les deux symbiotes sont bénéficiaires, par opposition à la symbiose de type **commensaliste,** où un seul des deux symbiotes est bénéficiaire mais sans aider ni nuire à l'autre partenaire, et à la symbiose de type **parasite,** où l'un des deux symbiotes, appelé dans ce cas parasite, bénéficie de tous les avantages aux dépens de l'autre.

CONCLUSIONS

A ce stade de nos réflexions, une grande interrogation demeure qui se presse dans notre esprit. Quelle est donc la "**force créatrice**" qui guide l'évolution des êtres vivants ? Serait-ce le résultat d'un projet, d'une finalité déterminée qui serait à l'origine

de tous les processus liés à la vie et à son évolution ? A vrai dire, c'est un peu tard pour aborder, dans ma conclusion, un sujet aussi controversé à propos duquel les scientifiques, les philosophes et les théologiens s'affrontent. Cette lutte est pourtant légitime, car elle concerne un problème fondamental touchant à l'origine de l'homme et au sens à donner à son existence.

La théorie des **propriétés émergentes** est une source de réflexions intéressantes à cet égard et peut nous apporter une réponse partielle (BECK, 1994 ; CAMPBELL, 1996 ; THUAN, 1998).

Un **élément** est une substance qui ne peut pas être cassé ou transformé en une autre substance par des réactions chimiques. A ce jour, les chimistes ont recensé 92 éléments, comme par exemple le carbone, l'oxygène, l'azote, l'hydrogène, le calcium, le sodium, le chlore, etc. Deux ou plusieurs éléments peuvent se combiner dans des proportions fixées pour produire un **composé ou une molécule**. Par exemple le sel de cuisine est le chlorure de sodium (NaCl), un composé formé à partir de sodium (Na) et de chlore (Cl). Le sodium pur est un métal et le chlore pur est un gaz toxique. Combinés chimiquement, cependant, ils donnent naissance à un composé comestible. C'est un exemple simple montrant que la matière organisée a des **propriétés émergentes**.

A chaque étape gravie au sein de **la hiérarchie de l'ordre biologique**, de nouvelles propriétés émergent qui n'étaient pas présentes à des niveaux plus simples d'organisation. Ces propriétés émergentes sont issues des interactions, non plus entre des atomes de sodium et de chlore du NaCl, comme dans l'exemple précédent, mais entre des molécules, puis des structures plus élaborées, comme des membranes, des organites cellulaires, des cellules procaryotes et eucaryotes, des tissus, des organes, des organismes et, enfin, des populations qui interagissent au sein d'écosystèmes. Une protéine ou une cellule a des attributs qu'on ne retrouve dans aucun de ses éléments constitutifs. De même, un organisme est une entité vivante supérieure à la somme de ses parties.

Le thème des propriétés émergentes pourrait sembler, au premier abord, soutenir la **doctrine du vitalisme,** qui considère la vie comme un phénomène supranaturel, au-delà des frontières des lois chimiques et physiques. Cependant, le concept des propriétés émergentes souligne simplement l'importance de l'arrangement des structures et s'applique autant à la matière inanimée qu'à la vie. Les propriétés uniques des êtres vivants résident dans la manière dont les parties sont arrangées et interagissent les unes avec les autres, et non pas dans des forces ou un pouvoir surnaturels. Ainsi, la vie n'opère pas par des "forces vitales" qui défient toute explication, mais par des principes de chimie et de physique qui s'appliquent à de nouveaux territoires. Les propriétés émergentes de la vie reflètent simplement une hiérarchie de l'organisation structurale qui n'a pas d'équivalent parmi les objets inanimés.

Parce que les propriétés de la vie émergent de l'organisation complexe de ses structures, les scientifiques qui cherchent à comprendre les processus biologiques sont confrontés à un sérieux dilemme. Le premier aspect de ce dilemme est que nous ne pouvons pas expliquer un niveau supérieur d'ordre en le fragmentant en ses diverses parties: une cellule fractionnée en ses divers ingrédients chimiques n'est plus une cellule. D'après la **théorie holistique** (qui ramène la connaissance du particulier à celle du tout dans lequel il s'inscrit), perturber un système vivant interfère avec ses propriétés et ses processus internes. Dès lors, il devient difficile de donner une explication valable. L'autre aspect du dilemme est qu'il est très difficile d'analyser un objet aussi complexe qu'un organisme ou une

cellule sans les fragmenter en ses parties. Nous savons que **l'approche réductionniste**, qui consiste à réduire des systèmes complexes en ses composés les plus simples, plus faciles à étudier, est une stratégie expérimentale puissante en biologie. C'est grâce à cette approche que Watson, Crick et Wilkins ont pu trouver la structure de l'ADN. Mais le rôle central de l'ADN fut mieux compris lorsqu'il devint possible d'étudier ses interactions avec d'autres composés de la cellule. Dès lors, on comprend bien que le biologiste soit pareil à un funambule. Il doit équilibrer la stratégie du pragmatisme réductionniste tout en ayant pour objectif lointain de comprendre comment les parties de la cellule et de l'organisme sont intégrées dans un système global fonctionnel. Cette vision intégrée de la vie où des propriétés nouvelles émergent au sein de la hiérarchie de l'ordre biologique croissant est sans doute de nature à apporter des réponses aux questions que nous nous posons depuis des siècles.

REMERCIEMENTS

Cet essai représente la partie principale d'un exposé qui a été donné, sous l'égide de la Société de Philosophie de Neuchâtel, ainsi que de la Société neuchâteloise des Sciences naturelles et de la Faculté des Sciences, le 8 novembre 2000. Je remercie très sincèrement Monsieur Charles Gagnebin, secrétaire de la Société de philosophie de Neuchâtel, pour l'intérêt qu'il a manifesté pour le sujet traité dans cet article, ainsi que pour les encouragements constants qu'il m'a prodigués. Mes remerciements s'adressent également à Thomas Eggmannn pour l'aide qu'il m'a apportée pour l'informatisation des figures et à mon épouse pour la lecture attentive de ce manuscrit.

BIBLIOGRAPHIE

Les données scientifiques de cet essai présentant un caractère général, des informations complémentaires ou des explications plus détaillées peuvent être trouvées dans les quelques livres indiqués par un astérisque (*):

*ALBERTS, B., BRAY, D., LEWIS, J., RAFF, M., ROBERTS, K. & WATSON, J. D. 1983. Molecular Biology of the Cell. *Garland Publishing, Inc., New York & London.*

BECK, H. 1994. Comment le physicien voit la réalité. *Bulletin de l'Institut de recherches herméneutiques et systématiques de l'Université de Neuchâtel*, juin 1994, pp. 35-55.

*BUCHANAN, B. B., GRUISSEM, W. & JONES, R. L. 2000. Biochemistry & Molecular Biology of Plants. *American Society of Plant Physiologists, Rockville, Maryland, U.S.A.*

*CAMPBELL, N. A. 1996. Biology. 4th ed. *The Benjamin / Cummings Publishing Company, Inc., California, U.S.A.*

CHOMSKY, N. 1968. Le langage et la pensée. *Traduction Payot. "Petite bibliothèque classique"* 1970.

CHOMSKY, N. 1971. Théorie linguistique et apprentissage. *L'article original a été reproduit dans La Recherche* 331: 27-28. 2000.

FORTERRE, P. 2000. Origine du génome. *La Recherche* 336: 34-39.

JEON, K.W. 1972. Development of cellular dependence on infective organisms: Micrurgical studies in Amoebas. *Science* 176: 1122-1123.

LUISI, P. L. 2000. Avant la vie, des molécules... L'assemblage des macromolécules. *La Recherche* 336: 25-29.

MACHADO, A. 1907-1917. Campos de Castilla. *Ed. Geoffrey Ribannans, Madrid Cátedra*, 1989.

MARGULIES, L. & SAGAN, D. 1985. L'origine des cellules eucaryotes. *L'article original a été reproduit dans La Recherche* 331: 81-84. 2000.

*MONOD, J. 1970a. Le hasard et la nécessité. *Editions du Seuil, Paris.*

MONOD, J. 1970b. Les frontières de la biologie. *L'article original a été reproduit dans La Recherche* 331: 21-24. 2000.

*OPARIN, A. I. 1964. The chemical origin of life. Translation from the Russian by Ann Synge. *Springfield, Illinois, USA*: *C.C. Thomas Cop.*

OURISSON, G., DANNENMULLER, O., DESAUBRY, L. NAKATANY, Y & DEVIENNE, F. M. 2000. Avant la vie, des molécules... Ebauche de cellules. *La Recherche* 336: 29-31.

*RICHTER, G. 1993. Métabolisme des végétaux: Physiologie et biochimie. *Presses polytechniques et universitaires romandes, Lausanne, Suisse.*

*TAIZ, L. & ZEIGER, E. 1991. Plant Physiology. *The Benjamin / Cummings Publishing Company, Inc., Redwood City, California, U.S.A.*

*THUAN, T.X. 1998. Le chaos et l'harmonie. La fabrication du réel. *Editions Fayard. Collection "Le Temps des Sciences"*