



L'orchidée *Epipactis helleborine* est mixotrophe : elle se nourrit par photosynthèse (à gauche) et en mangeant ses champignons mycorhiziens. Cela autorise la survie de mutants sans chlorophylle (à droite).

BIBLIOGRAPHIE

M.-A. SELOSSE, *Jamais seul : ces microbes qui construisent les plantes, les animaux et les civilisations*, Actes Sud, 2017.

M.-A. SELOSSE ET AL., *Mixotrophy everywhere on land and in water: the grand écart hypothesis*, *Ecology Letters*, vol. 20, pp. 246-263, 2017.

J. ARCHIBALD, *One Plus One Equals One: Symbiosis and the evolution of complex life*, Oxford University Press, 2016.

M.-A. SELOSSE ET M. ROY, *Les plantes qui mangent des champignons...*, Dossier *Pour la Science* « Les végétaux insolites », n° 77, pp. 102-107, 2012.

F. HALLÉ, *Éloge de la plante. Pour une nouvelle biologie*, Seuil, 2004.

Ces dernières décennies, une découverte majeure sur le plancton, où s'est particulièrement illustrée la Station biologique de Roscoff, en Bretagne, est que... beaucoup d'algues unicellulaires ne sont pas totalement autotrophes. Certaines sont capables, comme des petites algues vertes ou des Euglènes, de pomper des molécules organiques dans l'eau, qui couvrent jusqu'à 50% de leurs besoins! D'autres se comportent comme des plantes carnivores, attrapant parfois une autre cellule qu'elles capturent par phagocytose et digèrent pour en collecter l'azote, le phosphate et des sucres.

Ce mélange d'hétérotrophie et d'autotrophie est la mixotrophie (voir *Le règne des plantes-garous*, par A. Mitra, page 78). Il est plus rare dans le monde visible, mais mon équipe, au Muséum, a découvert une mixotrophie chez des plantes de nos forêts, dont certaines orchidées. Privées d'une lumière suffisante par les arbres, elles complètent leurs besoins en exploitant des champignons qui colonisent leurs racines! En effet, la plupart des plantes vivent associées à des champignons du sol, en une symbiose nommée mycorhize. Habituellement, la plante cède du sucre au champignon, en échange d'eau, d'azote et de phosphate que celui-ci collecte dans le sol. Le fonctionnement est modifié par les plantes mixotrophes, qui reçoivent aussi de la matière organique des champignons: elles ne sont donc plus totalement autotrophes.

L'ORCHIDÉE ÉTAIT EN BLANC

Ainsi existe-t-il des mixotrophies « primitives », par conservation de la phagocytose chez des algues. Mais d'autres mixotrophies, secondaires dans l'évolution, nous racontent un retour évolutif à l'hétérotrophie partielle. Et parfois même, totale: certaines des orchidées forestières, nourries de leurs champignons, ont perdu la chlorophylle et la photosynthèse, comme la néottie nid-d'oiseau ou l'épipactis (voir figure ci-contre). Un basculement similaire vers l'hétérotrophie existe aussi chez les plantes parasites qui, à partir d'ancêtres mixotrophes, comme le gui, ont parfois perdu la photosynthèse, comme les Orobanches ou le *Rafflesia*, qui parasitent les racines voisines.

Une trop stricte opposition entre animal et végétal est donc un piège macroscopique: le monde microbien, qui abrite l'essentiel de la biodiversité, révèle des stratégies intermédiaires. Elles sont moins fréquentes dans le monde visible, mais pas absentes: pensons... aux symbioses coralliennes qui sont mixotrophes, après tout! Ces divers intermédiaires révèlent des passerelles évolutives, parcourues en tous sens, entre l'autotrophie et l'hétérotrophie pures. Il n'en reste pas moins que l'autotrophie construit, de façon répétée dans l'évolution, une organisation cellulaire originale et très différente de celle des animaux. ■

L'opposition entre végétal, autotrophe immobile, et animal, hétérotrophe mobile, est observable quotidiennement, mais sous le microscope la chose se complique... De nombreuses algues unicellulaires du plancton sont mobiles. Elles se déplacent grâce aux mouvements d'expansions cellulaires filiformes, les flagelles. L'Euglène a un flagelle qui remorque sa cellule; les Chlamydomonas en ont deux qui s'agitent comme vos bras quand vous nagez la brasse; Bolidomonas a deux flagelles, un qui remorque et l'autre qui sert de gouvernail. Cette cellule de 1,5 micromètre porte bien son nom, elle qui franchit 1000 fois sa taille par seconde!

Si la photosynthèse ne produit pas assez d'énergie pour qu'une pâquerette bouge, une cellule unique capte assez de lumière pour se mouvoir, car sa surface est grande comparée à son poids. Les végétaux microscopiques ne sont donc pas tous immobiles; ils se déplacent pour se rapprocher de la lumière ou fuir des prédateurs. Étonnamment, les Chlamydomonas ont, dans la membrane de la cellule, des protéines sensibles à la lumière de la même famille que les opsines, les protéines qui, dans les yeux des animaux, perçoivent la lumière!



De majestueux baobabs,
à Madagascar.



© Damian Ryszawy / Shutterstock.com

DES ÊTRES D'EXCEPTION

Savez-vous disposer des objets en respectant le nombre d'or? Les plantes, très douées en mathématiques, le font tout naturellement. Ce n'est pas le seul de leurs talents. Plusieurs espèces sont passées maîtresses dans l'art de manipuler les animaux. Elles les exploitent pour se protéger, se nourrir, se reproduire... et même pour devenir mobiles. Les végétaux, particulièrement les plantes à fleurs, sont également étonnants par l'inventivité qu'ils déploient en termes de sexualité. Oubliez le modèle classique mâle et femelle, et explorez les multiples possibilités offertes par l'hermaphrodisme et l'autofécondation. Ça n'a rien à voir, mais en plus, certains spécimens d'arbres sont très beaux!

L'ESSENTIEL

- Au fil de leur croissance, les plantes produisent d'étonnants motifs géométriques.
- En particulier, chez nombre de végétaux, l'angle entre deux organes successifs n'est autre que l'angle d'or, relié au nombre d'or.
- Depuis quelques années, les biologistes ont identifié divers mécanismes intervenant dans la mise en place de ces motifs géométriques.
- Tout se passe dans les méristèmes, de minuscules niches de cellules souches où naissent les organes selon un plan qui n'est peut-être pas aussi déterministe qu'on le pensait.

LES AUTEURS



TEVA VERNOUX
directeur de recherche
au CNRS au sein du
laboratoire Reproduction
et développement des
plantes, à l'ENS de Lyon



CHRISTOPHE GODIN
directeur de recherche
à l'Inria au sein
du même laboratoire



FABRICE BESNARD
chargé de recherche
à l'Inra au sein
du même laboratoire

P

omme de pin, tournesol, ananas, marguerite, cactus, palmier... Quel est le point commun de ces végétaux ? Ils arborent des motifs spirales que l'on peut rapprocher d'un objet mathématique bien connu, la suite de Fibonacci dont chaque terme est la somme des deux précédents, en partant de 1 et 1 : 1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, 34, 55, 89... Ces arrangements et ces symétries quasi cristallines sont une source d'inspiration inépuisable pour l'art humain, comme le suggèrent les motifs déployés par exemple dans l'art musulman ou l'art nouveau.

Ces régularités mathématiques sont celles de la phyllotaxie (du grec *phyllo*, feuille, et *taxie*, ordre) c'est-à-dire de l'arrangement des feuilles (et par extension de tout élément botanique) le long des tiges d'une plante. Les mécanismes qui assurent l'autoorganisation de

géométries aussi complexes ont longtemps laissé les scientifiques perplexes. Comment émergent ces motifs réguliers, des molécules jusqu'à la plante entière ? Bref : comment les plantes font-elles des mathématiques ?

Au-delà des implications en termes d'évolution (voir l'encadré page 52), depuis plus de deux siècles, des chercheurs allient mathématiques, physique, informatique et biologie pour répondre à ces questions, mais ces vingt dernières années, des avancées majeures ont été obtenues. Depuis une dizaine d'années, notamment, plusieurs équipes interdisciplinaires, dont la nôtre, ont mis au point des approches qui combinent les dernières avancées de la biologie moléculaire et des outils de modélisation pour mieux disséquer le fonctionnement de ce système complexe. Et l'on comprend de mieux en mieux les dessous biologiques des mathématiques végétales.

LE POUVOIR DU MÉRISTÈME

Tout commence au bout des tiges, dans les petites zones des plantes où s'élabore la phyllotaxie : les méristèmes, des tissus spécialisés qui contiennent des cellules souches et produisent en permanence de nouveaux organes (voir la photo page 55). Dans cet espace réduit (plus petit qu'une tête d'épingle chez de nombreuses plantes), chaque nouvel organe se forme à un

© Bringolo/Shutterstock.com

Les nombreuses feuilles d'*Aloe polyphylla*, une espèce originaire d'Afrique du Sud, forment de magnifiques spirales qui tournent dans les deux sens.



Quand les plantes font des maths

**Spirales croisées, arrangement régulier
des feuilles le long des tiges, organisation
des écailles de pommes de pin...**

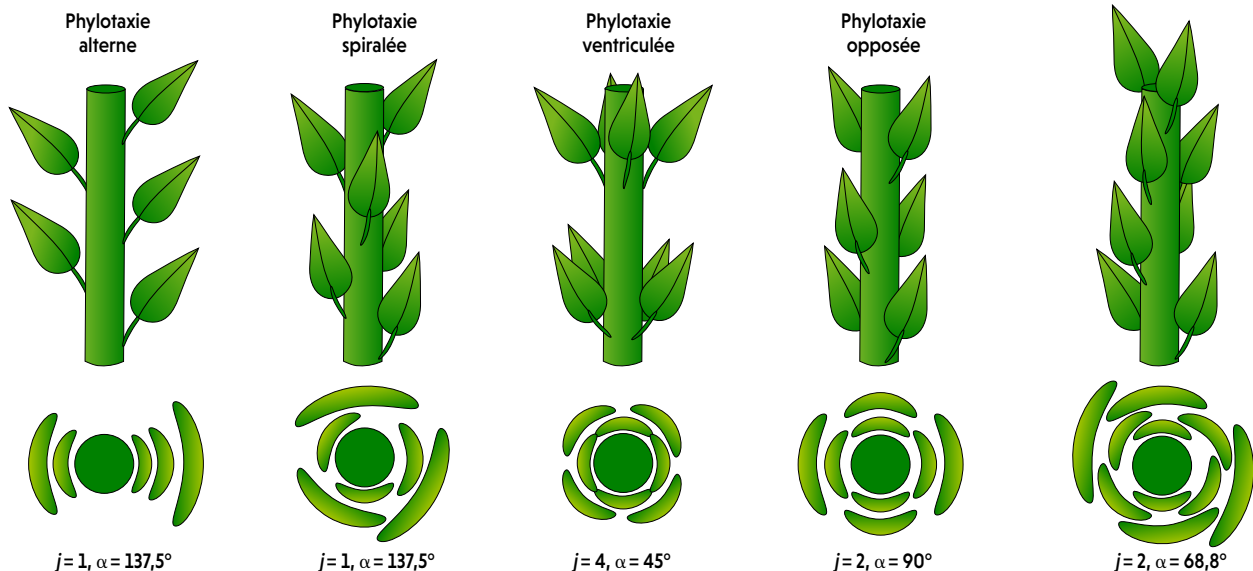
**Les végétaux fabriquent des géométries
complexes où le nombre d'or apparaît
souvent. On commence à comprendre la
biologie de ces mathématiques végétales.**

À QUOI ÇA SERT ?

Mais à quoi ça sert, demande-t-on souvent en biologie ? Dans le cadre de la théorie de l'évolution, elle se reformule plutôt ainsi : les phyllotaxies procurent-elles aux plantes un avantage sélectif particulier ? Nous l'ignorons, mais il faut toutefois se méfier de la tendance spontanée de l'esprit humain à considérer tout élément biologique comme étant le fruit d'une sélection positive *ad hoc*. Le lieu commun selon lequel la phyllotaxie serait une adaptation permettant de capter au mieux la lumière, car elle minimiserait le recouvrement entre feuilles, ne résiste pas longtemps à l'analyse. D'abord, elle fait fi de la diversité des phyllotaxies existantes : beaucoup de plantes présentent une phyllotaxie avec des recouvrements importants et pourtant manifestement viable. De plus, la phyllotaxie ne détermine que l'insertion des feuilles sur la tige. Dans bien des cas, les feuilles se réorientent par des mouvements de croissance, de flexion ou de torsion mécanique dans la direction de la lumière. Par ailleurs, toutes les plantes n'ont pas intérêt à maximiser leur exposition au soleil, en particulier dans les environnements arides. À notre connaissance, il n'a en outre pas été établi de corrélation entre le taux de recouvrement des phyllotaxies et le taux d'ensoleillement que les plantes subissent. Enfin, cet argument ignore la nature des structures impliquées. La phyllotaxie ne concerne pas que les feuilles, mais aussi

beaucoup d'éléments botaniques, telles les écailles de pomme de pin, non photosynthétiques, pour qui la maximisation de l'éclairement n'est pas pertinente. Hormis l'optimisation de la captation de la lumière, d'autres intérêts adaptatifs possibles ont été proposés. Par exemple, dès 1873, le médecin anglais Hubert Airy suggérait que le caractère compact de ces structures protégerait les jeunes organes des stress externes (températures, blessures, prédation...). Aussi intéressantes soient-elles, ces hypothèses posent un problème majeur : elles sont difficiles à tester expérimentalement, car il est difficile de comparer différentes phyllotaxies ou de les modifier expérimentalement sans que d'autres caractères de la plante ne changent. Sans compter que mesurer rigoureusement des avantages sélectifs n'est pas chose aisée. Une alternative à ces hypothèses adaptationnistes serait que les motifs géométriques des phyllotaxies ne soient qu'une conséquence indirecte – et donc non objet de la sélection en tant que tel – de la façon dont les plantes se développent, véritable objet de la sélection. La façon dont les plantes fabriquent leurs organes explique beaucoup des propriétés géométriques des phyllotaxies. Mais cette explication n'exclut pas que ces propriétés émergentes ne puissent conférer un avantage sélectif particulier, qui *in fine* favoriserait la sélection des mécanismes contrôlant la formation des organes...

Les principaux types de phyllotaxie, caractérisés par le nombre j d'organes insérés au même nœud de la tige, et par l'angle α de divergence entre les organes successifs.



> moment précis et à une place précise tout près du centre du méristème. La croissance continue de la tige et des organes dilate ensuite cet arrangement microscopique et produit les motifs phyllotaxiques visibles à l'œil nu. Cette phase d'allongement secondaire des organes n'apporte pas en général de changement critique dans leur disposition relative. La phyllotaxie est donc déterminée de façon très précoce, au moment même de l'apparition des organes dans le méristème. Comment alors le groupe de quelques cellules à l'origine du futur organe est-il déterminé

au sein d'un tissu de quelques centaines de cellules ? Pour comprendre, observons d'abord l'organisation des motifs phyllotaxiques.

L'analyse quantitative de ces motifs géométriques a révélé des propriétés étonnantes. Il existe différentes phyllotaxies, que l'on classe en utilisant deux critères : le nombre d'éléments insérés sur un nœud, c'est-à-dire au même endroit de la tige et l'angle de divergence qui sépare deux éléments (ou groupes d'éléments) successifs. Quelques grands types sont ainsi définis (voir l'encadré ci-dessus).

Des études botaniques, certes non exhaustives, indiquent que les phyllotaxies spiralées sont les plus répandues. Et c'est leur étude qui a propagé un parfum d'ésotérisme sur la phyllotaxie. En effet, on distingue plusieurs spirales dans ces arrangements. La première relie les organes dans l'ordre où ils ont été produits dans le temps, du plus jeune au plus vieux, par exemple. Souvent peu visible, cette spirale génératrice s'enroule longitudinalement autour de la tige, feuille après feuille, comme les marches d'un escalier en colimaçon.

L'ANGLE D'OR DES PLANTES

Lorsque les structures restent compactes, comme dans une pomme de pin, la proximité visuelle des éléments voisins dessine d'autres spirales, bien visibles cette fois, les unes tournant dans un sens, les autres dans l'autre. Et si l'on compte le nombre de ces spirales, nommées parastiches, dans chaque sens, on trouve dans la grande majorité des plantes deux nombres qui ne doivent rien au hasard, comme le fit remarquer en 1831 le botaniste allemand Alexander Braun. Ce sont deux nombres consécutifs de la suite de Fibonacci. Ainsi, une pomme de pin fait en général apparaître 8 spirales dans un sens et 13 dans l'autre, une marguerite 21 spirales dans un sens et 34 dans l'autre, etc.

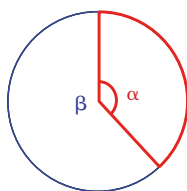
Identifiée et étudiée pour la première fois par Léonard de Pise (Leonardo Fibonacci) au XIII^e siècle, cette suite a de très nombreuses et remarquables propriétés mathématiques. En particulier, si l'on considère la suite constituée des rapports successifs entre deux termes consécutifs (1/1, 2/1, 3/2, 5/3, 8/5...), celle-ci converge et tend vers $(1 + \sqrt{5})/2$, c'est-à-dire le nombre d'or Φ (égal à environ 1,618). Pendant des siècles, ce nombre a été considéré comme une proportion harmonieuse, voire divine, dans les traités d'architecture, de dessin et même de musique. Dans le contexte des plantes, ce nombre est en particulier dissimulé dans l'angle relativement constant que forment deux organes successifs dans une phyllotaxie spiralée : cet angle vaut en moyenne 137,5 degrés, soit l'«angle d'or» : si l'on multiplie 137,5 par le nombre d'or 1,618, on trouve un angle de 222,5 degrés, soit exactement son angle complémentaire (leur somme fait 360 degrés).

Réciproquement, on montre mathématiquement que si un motif est généré en créant périodiquement des organes séparés successivement par un angle voisin de l'angle d'or dans un mouvement concentrique, alors des spirales secondaires apparaissent (les parastiches), et les nombres de spirales dans chaque sens sont deux nombres consécutifs de la suite de Fibonacci.

La présence de l'angle d'or rend la question de la formation de la phyllotaxie plus intrigante encore... Comment des cellules dans un tissu

ANGLE D'OR

En géométrie, il est défini comme le plus petit des deux angles complémentaires α et β tels que $\beta/\alpha = 2\pi/\beta$. Cette définition implique que $\beta/\alpha = \Phi$ (le nombre d'or) et que l'angle d'or $\alpha = 2\pi/\Phi^2$, soit environ 137,5°.



(le méristème) déterminent-elles avec une telle précision le lieu où un nouvel organe se forme? Et pourquoi l'angle d'or apparaît-il si fréquemment dans la croissance des plantes?

Au cours des XIX^e et XX^e siècles, devant l'impossibilité d'observer expérimentalement ce qui se passe précisément à l'intérieur des méristèmes, trop petits et très bien protégés par la plante, les scientifiques ont imaginé des mécanismes qui pourraient rendre compte de l'autoorganisation des motifs phyllotaxiques et de leur diversité. À l'instar de la façon dont les astrologues prénewtoniens avaient construit différents modèles du mouvement des astres dans le ciel, les chercheurs ont donc spéculé sur les mécanismes biologiques sous-jacents en se servant d'observations et d'expérimentations macroscopiques.

Plusieurs observations, par exemple, indiquent que l'angle de divergence n'est pas déterminé de façon intrinsèque à la plante, génétiquement notamment. En effet, on constate régulièrement des phyllotaxies différentes au sein de la même espèce, qui ne semblent donc pas héréditaires génétiquement. Par exemple, on a observé chez quelques spécimens de tournesol des phyllotaxies spiralées avec un angle de divergence proche de 99,5 degrés au lieu du classique 137,5 degrés, et des nombres de parastiches se conformant à la suite de Lucas (une variante de la suite de Fibonacci).

Ces variants sont assez spontanés dans la nature. Il existe même des plantes ayant des phyllotaxies différentes entre branches (pour autant génétiquement identiques)! Chez certains végétaux, un même méristème change parfois de phyllotaxie au cours de sa vie. Ces observations ont reçu une confirmation de poids avec les expériences originales menées par les Britanniques Mary et Robert Snow dans les années 1930.

LE TOURNANT DE L'ÉPILOBE

Grâce à des manipulations microchirurgicales, ils perturbèrent le fonctionnement de méristèmes chez différentes plantes. Dans une de leurs expériences clés, ils incisèrent en deux le méristème au sommet des tiges d'un épilobe à grandes fleurs (*Epilobium hirsutum*), une plante dont les feuilles sont opposées. Les deux moitiés des méristèmes ont alors continué à fonctionner indépendamment, mais cette fois avec une phyllotaxie spiralée! Ce résultat indique bien que l'angle de divergence n'est pas déterminé chez une plante. Il suggère aussi qu'un même mécanisme produit les différentes phyllotaxies.

Ces expériences ont peu à peu conduit à l'hypothèse que ce sont les interactions entre organes et les conditions initiales (nombre et position des organes présents avant la formation d'un nouveau) qui sont responsables de la formation du motif. Un principe que l'on peut résumer avec cette règle simple : un organe se ➤

► forme à la périphérie de la zone centrale du méristème au moment et à l'endroit où la croissance lui laisse une place suffisante.

Au cours de la seconde moitié du xx^e siècle, divers chercheurs ont exploré le potentiel de ce principe autoorganisateur. De nombreux modèles ont ainsi été élaborés à l'échelle du tissu et des organes en formation. Ces travaux ont abouti à l'identification d'un principe élémentaire commun à tous les systèmes phyllotaxiques: les organes récemment créés à l'extrémité des tiges d'une plante inhibent la formation de nouveaux organes dans leur voisinage immédiat en diffusant autour d'eux un signal d'inhibition. La superposition de tous ces signaux crée un champ d'inhibition à la surface des méristèmes, qui détermine le moment et le lieu de croissance des nouveaux organes. C'est ainsi que, au début des années 1990, Yves Couder et Stéphane Douady, à l'École normale supérieure, à Paris, ont construit un modèle physique de la phyllotaxie.

Les deux physiciens ont observé que des gouttelettes de fluide métallique placées dans un champ magnétique reproduisent, en se repoussant et en s'éloignant du centre, les grands types de phyllotaxie. Ils ont ensuite repris le principe de cette expérience dans un modèle mathématique avec l'objectif de synthétiser et unifier les efforts de modélisation précédents. Dans ce modèle, le méristème en croissance est considéré comme un système dynamique déterministe. Il confirme qu'il est possible de générer des angles de divergence d'une très grande précision sans qu'ils soient fixés à l'avance: l'angle entre deux organes consécutifs comme le temps qui les sépare sont des propriétés émergentes des mécanismes d'inhibition entre organes et de la croissance de la plante.

UN MODÈLE UNIQUE

Mais la plus grande force de ce modèle est sa puissance explicative: le même mécanisme permet de reproduire l'ensemble des phyllotaxies observées – les grands types (voir l'encadré page 52), ainsi que les motifs plus rares, les transitions naturelles entre phyllotaxies et même certaines expériences de perturbation comme celles de Mary et Robert Snow. Dans ce modèle, l'émergence du motif de phyllotaxie est contrôlée par la variation d'un paramètre géométrique unique, $\Gamma = d/R$, où d est la portée du champ inhibiteur émis par chaque organe et R le rayon de la zone centrale, où aucun organe ne peut se former (voir la figure page ci-contre).

Au début de la croissance d'un axe, le méristème est petit (donc R , qui varie avec la taille du méristème, est petit et Γ est grand). Imaginons que le premier organe crée dans l'espace du méristème un large champ d'inhibition. Le prochain organe a alors plus de chance d'apparaître à l'opposé du premier organe, c'est-à-dire à 180 degrés. Puis le méristème grossit

(R augmente et Γ diminue). L'organe suivant, lui, ne pourra pas apparaître exactement à 180 degrés du dernier, car il subira encore une légère influence du premier organe si la croissance n'est pas trop rapide. Il apparaîtra alors à un angle un peu inférieur à 180 degrés, etc.

On montre que, à mesure que la croissance se poursuit et que le paramètre de contrôle Γ diminue, les organes suivants seront piégés entre des angles de type $2\pi(1-1/b)$, où b est un élément de la suite des ratios de Fibonacci.

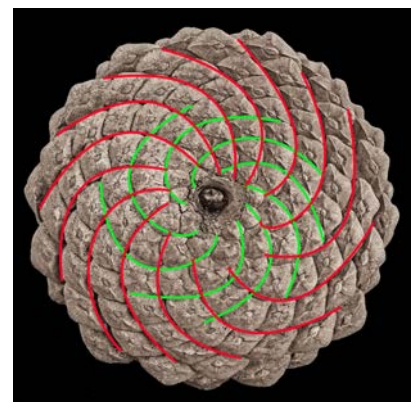
Les cactus arborent souvent de magnifiques motifs géométriques, comme celui-ci, de phyllotaxie de type (8,13), à l'instar de la pomme de pin.

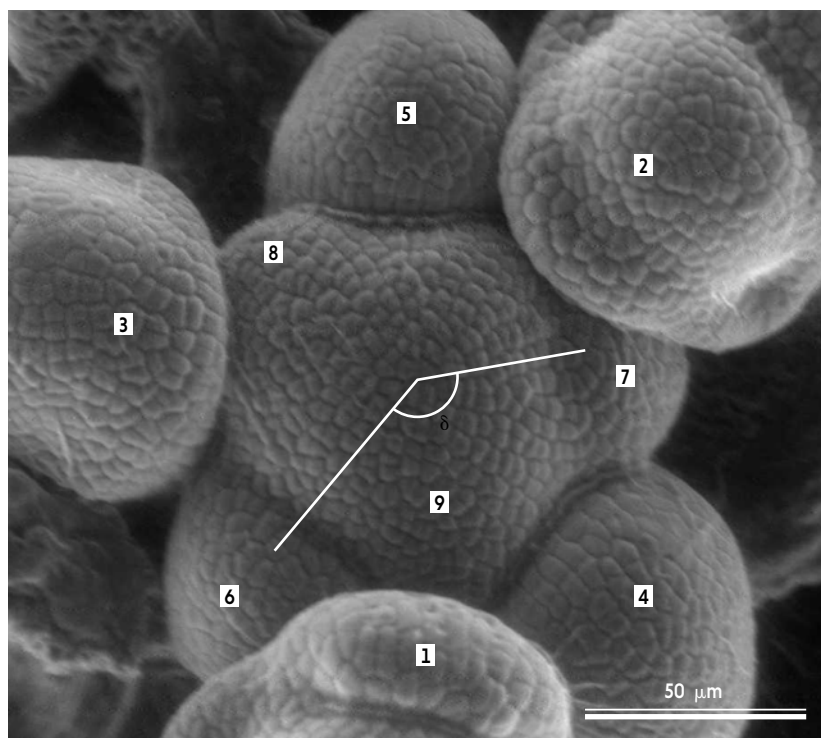


Cette marguerite a une phyllotaxie spiralée de type (21, 34): ses fleurons dessinent vingt-et une parastiches dans un sens (en vert) et trente quatre dans l'autre (en rouge) – deux nombres consécutifs de la suite de Fibonacci.

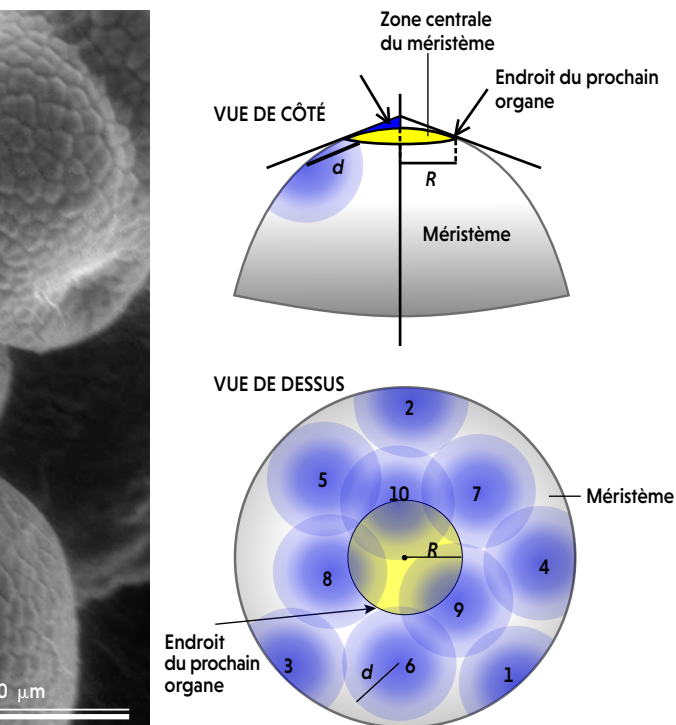


Cette pomme de pin a une phyllotaxie spiralée de type (8, 13): ses écailles dessinent 8 parastiches dans un sens (en vert) et 13 dans l'autre (en rouge) – deux autres nombres consécutifs de la suite de Fibonacci.





Méristème, angle d'or et modélisation. Un méristème (ci-dessus celui d'une arabette des dames) est une niche de cellules souches qui, durant toute la vie de la plante, d'une part se renouvellent et, d'autre part, construisent ses organes. Dans une phyllotaxie spiralée, comme ici, l'angle δ entre deux organes vaut en moyenne 137,5 degrés, une valeur très proche de l'angle d'or. Un modèle où



chaque nouvel organe (les numéros, du plus vieux au plus jeune) crée un champ inhibiteur de portée d autour de lui (les disques violets), et où aucun organe ne peut se former dans un rayon R du centre fait émerger cet angle d'or. Chaque nouvel organe apparaît au bord de la zone centrale, là où la résultante des champs inhibiteurs est la plus faible.

Comme cette suite tend vers le nombre d'or Φ , l'angle de divergence tend vers $2\pi(1-1/\Phi)$, qui n'est autre que l'angle d'or. L'angle d'or apparaît donc chez les plantes du fait de la dynamique de croissance, qui tend à faire diminuer le paramètre de contrôle Γ , et des propriétés géométriques de la croissance des méristèmes, qui tendent à piéger l'angle de divergence entre des valeurs le conduisant peu à peu vers l'angle d'or.

À la fin du xx^e siècle, la communauté scientifique reconnaissait dans ce principe géométrique déterministe d'inhibition entre jeunes organes l'origine d'une grande partie des motifs phyllotaxiques, spiralés ou non, observés chez les plantes. En d'autres termes, les plantes ne font pas des maths à proprement parler: elles ne font qu'«empiler» les organes à mesure de leur formation, selon la formule de Stéphane Douady et Yves Couder. Leurs propriétés mathématiques ne sont que le fruit indirect, mais au combien étonnant et esthétique, de ce processus d'autoorganisation.

Le modèle géométrique déterministe de la phyllotaxie s'appuie sur des règles de base relativement simples: un centre qui ne peut pas produire d'organes, des organes qui inhibent la formation de nouveaux organes dans leur voisinage immédiat et un éloignement progressif du centre par rapport aux organes déjà créés. Mais cette simplicité est un défi pour les biologistes:

comment les plantes mettent-elles en œuvre ces règles «simples»? Et en particulier, quelle est la nature des champs inhibiteurs prédits par ce modèle? Même si de nombreuses questions persistent, beaucoup de progrès ont été accomplis au cours des quinze dernières années, notamment en étudiant la formation des fleurs chez l'arabette des dames (*Arabidopsis thaliana*).

ACTIVATEUR OU INHIBITEUR

Paradoxalement, la quête d'un signal inhibiteur a d'abord commencé par la découverte... d'un activateur! En effet, en 2000, Cris Kuhlemeier, de l'université de Berne, en Suisse, et ses collègues démontrent que chez l'arabette et la tomate, une hormone végétale, l'auxine, et plus particulièrement son transport dans les tissus sont nécessaires à la formation de nouveaux organes. On sait depuis longtemps que cette hormone se déplace dans la plante de manière active grâce à des transporteurs membranaires. Cris Kuhlemeier et ses collègues ont montré que si l'on supprime ce transport actif, les fleurs ne se forment plus chez l'arabette. Mais si l'on applique localement de l'auxine sur une plante dont le transport est compromis, alors une fleur se remet à pousser!

Cette expérience clé suggère que le transport d'auxine entraîne une accumulation locale de cette hormone, laquelle est ➤

> nécessaire à la formation d'un organe. Mais qu'en est-il des champs inhibiteurs? L'expérience des biologistes suisses fournit aussi une piste de réponse: pour empêcher la formation d'un organe à un endroit, il suffit peut-être d'empêcher l'auxine de s'y accumuler. Et si les fleurs en formation concentraient si bien l'auxine qu'elles en privaient les cellules de leur voisinage?

Pour tester cette hypothèse dans des réseaux de cellules observées au microscope, plusieurs équipes dans le monde ont combiné études biologiques et modélisation informatique. En particulier, leurs résultats indiquent que la disposition du réseau des transporteurs membranaires d'auxine et sa dynamique sont compatibles avec les modèles où les fleurs en formation accumulent de l'auxine tout en privant leur voisinage de cette hormone. En outre,

ils montrent que la zone centrale du méristème est insensible à l'auxine.

Tous ces phénomènes ont lieu dans l'épiderme, la couche cellulaire la plus externe de la plante. Pour se débarrasser rapidement de l'excès d'auxine, les jeunes organes en formation dissipent l'hormone accumulée dans les tissus internes, grâce à la construction précoce de leur système vasculaire. À mesure qu'elles grandissent, les fleurs se séparent du méristème et cessent d'entrer en compétition avec les plus jeunes pour l'auxine. Ce modèle moléculaire a depuis reçu des confirmations chez d'autres plantes évolutivement assez éloignées de l'arabette comme la tomate, le maïs ou l'orge.

Une seule molécule pour jouer le rôle d'activateur et d'inhibiteur: le mystère des champs inhibiteurs de la phyllotaxie est-il levé? La réalité est plus complexe. D'abord, le mécanisme

LE CAS DES MOUSSES

Est si on reposait le problème depuis le début? Comme une enquête où l'objectif serait le même – comprendre la phyllotaxie –, mais le déroulement tout autre, car les plantes en question fonctionneraient différemment de celles dont nous avons parlé jusque-là. Ces plantes sont les mousses, un groupe de végétaux terrestres apparu il y a entre 340 et 440 millions d'années, soit bien plus ancien que celui des plantes à fleurs comme l'arabette, dont l'origine remonte à seulement 200 à 245 millions d'années. L'ancêtre commun de ces deux groupes ne présentait probablement pas de feuilles. Cet organe serait apparu indépendamment et aurait été maintenu au cours de l'évolution des deux groupes, sans doute parce qu'il représente une solution optimale à la captation de l'énergie lumineuse pour la photosynthèse. La ressemblance ne s'arrête pas là. Les mousses aussi disposent leurs feuilles de façon régulière autour d'une tige, à la différence près que le méristème qui les produit est constitué d'une seule cellule, contre des centaines pour les méristèmes des plantes à fleurs. À chaque fois que cette cellule se divise, l'une des deux cellules résultantes deviendra une feuille et l'autre se maintiendra comme méristème à la pointe de la tige. La disposition des feuilles serait donc principalement déterminée par la forme de la cellule méristématique et la position de son plan de division. Comme chez les plantes à fleurs, la production rythmique de feuilles

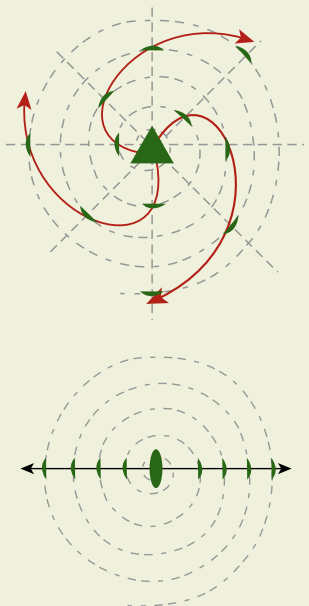
conduira à une phyllotaxie très régulière pouvant être spiralée ou distique (*voir la figure*).

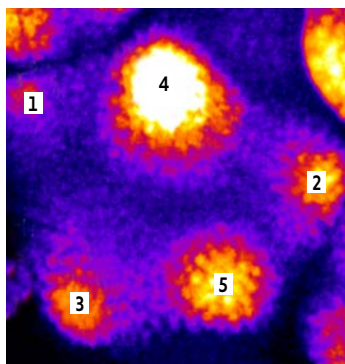
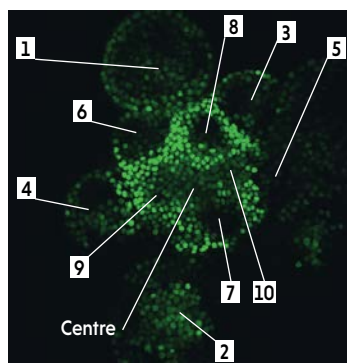
Champs inhibiteurs pour les plantes à fleurs contre forme et plan de division cellulaire pour les mousses, les mécanismes semblent donc très différents. Mais se pourrait-il quand même que les signaux moléculaires contrôlant la phyllotaxie chez les plantes à fleurs jouent un rôle chez les mousses? Ce n'est pas impossible, car on trouve de l'auxine et des cytokinines chez ces plantes. Ayant un répertoire limité de molécules de signalisation, les plantes les recyclent constamment dans diverses combinaisons au cours de l'évolution. L'auxine est vraisemblablement présente dans le méristème des mousses et son export vers les feuilles par les transporteurs membranaires PIN, eux aussi détectés chez les mousses, est nécessaire pour son bon fonctionnement.

On a montré que l'accumulation d'auxine en l'absence des pompes PIN bloque la formation des feuilles, mais le rôle que joue ce processus sur la façon dont elles s'organisent autour de la tige reste inconnu. Les cytokinines, elles, régulent la prolifération cellulaire et l'amorce des tiges chez les mousses, mais là aussi leur rôle exact dans la phyllotaxie n'a pas encore été démontré. Beaucoup de pistes restent donc à explorer pour comprendre dans quelle mesure des plantes très éloignées évolutivement peuvent prendre une apparence similaire...

Yoan Coudert, université de Lyon, ENS de Lyon, UCB Lyon 1, CNRS, Inria

Chez les mousses, le méristème qui produit les feuilles est constitué d'une cellule unique. Selon sa forme et son plan de division, les feuilles construisent une phyllotaxie spiralée (*en haut*) ou distique (*en bas*).





Les molécules de la phyllotaxie. Dans le méristème, plusieurs molécules influent sur le lieu et le moment où apparaît un organe : une hormone, l'auxine, s'accumule dans les organes en formation (à gauche, en vert,) grâce à des transporteurs, les pompes PIN, qui l'aident à franchir la membrane des cellules. Sans auxine, pas d'organe ! En accumulant l'hormone, celui-ci en prive son voisinage direct. Une autre protéine, AHP6, s'accumule elle aussi dans les lieux des futurs organes (à droite). Tant qu'elle y est assez concentrée, elle inhibe l'activité d'une autre hormone, la cytokinine, ce qui retarde leur croissance. Ainsi, les organes poussent l'un après l'autre (les numéros)...

moléculaire qui permet aux transporteurs de s'orienter correctement dans les cellules pour accumuler ou dissiper l'auxine reste inconnu. Plusieurs hypothèses s'affrontent : les transporteurs s'orientent-ils vers la cellule qui est la plus concentrée en auxine ? Ou s'orientent-ils pour maximiser l'intensité des flux de cette hormone ? On sait donc que les champs inhibiteurs correspondent à des zones de faibles concentrations en auxine créées par les transporteurs, mais on ne sait pas encore quels mécanismes contrôlent les transporteurs !

UN SIGNAL MÉCANIQUE ?

Par ailleurs, le signal chimique fourni par l'auxine pourrait bien être secondé par un signal mécanique. En effet, entourées d'une paroi rigide, les cellules végétales sont mises sous pression par l'eau qu'elles emmagasinent. De plus, la forme des tissus engendre des tensions locales qui modifient le comportement de molécules du cytosquelette, de grands polymères qui contrôlent la mécanique et l'architecture des cellules. Et lorsque le tissu grandit et se déforme, les cellules et leur cytosquelette réagissent à ces tensions nouvelles en modifiant les propriétés des parois cellulaires (rigidité et direction de croissance), ce qui modifie en retour les forces mécaniques. Des champs mécaniques complexes émergent donc du tissu en croissance. Influent-ils sur le positionnement des nouveaux organes ? Un tel rôle direct n'a encore pas été démontré. En revanche, chez l'arabette, la mécanique semble intervenir de manière indirecte.

Tout d'abord, notre laboratoire a montré que les forces mécaniques influent sur l'orientation des transporteurs d'auxine. Ensuite, plusieurs équipes ont mis en évidence que l'accumulation locale d'auxine promeut la synthèse des composés de la paroi des cellules et la ramollit, tout en favorisant la croissance cellulaire. Tous ces événements sont probablement essentiels pour déclencher la croissance de la feuille ou fleur.

Deux signaux : est-ce suffisant cette fois ? L'une de nos découvertes récentes permet d'en douter. Car, à force de chercher, nous avons finalement trouvé un inhibiteur diffusant

autour des organes en formation : il s'agit d'une petite molécule, nommée AHP6, qui, quand elle est suffisamment concentrée, inhibe l'activité d'une autre hormone végétale, la cytokinine (voir la figure ci-dessus). Étonnamment, le champ que produit AHP6 ne perturbe pas l'angle entre deux organes, mais impose un rythme régulier à la formation des organes : la formation de deux organes successifs est bien séparée dans le temps, ce qui conduit à un agencement plus régulier des fleurs le long des tiges.

L'image qui émerge est donc celle d'un champ inhibiteur à plusieurs composantes. La répartition d'auxine en est l'élément central, mais d'autres facteurs contribuent à la robustesse du motif. Pourquoi l'auxine n'est-elle pas la seule productrice du champ inhibiteur ? Cette question, encore sans réponse, est l'une des voies de recherche actuelles.

Enfin, la quête de la nature des champs inhibiteurs a quelque peu oblitéré d'autres éléments du modèle : quels facteurs assurent une croissance continue ? Pourquoi les organes ne peuvent-ils pas se former au centre du méristème, même si, comme nous l'avons démontré, l'auxine s'y accumule ? Qu'est-ce qui fait varier le paramètre de contrôle prédit par les modèles déterministes ? Est-ce juste la croissance de la plante comme supposé ou un autre mécanisme plus spécifique, encore inconnu ? Des éléments de réponse disparates existent dans la littérature scientifique, mais leur intégration au sein d'un modèle moléculaire cohérent fait encore défaut.

LA PART DU HASARD

Il est aussi possible que les modèles déterministes soient insuffisants pour décrire les phyllotaxies. Une grande partie de la force d'un modèle scientifique réside dans son pouvoir explicatif, voire prédictif. Plus il reproduit d'observations réelles, plus on est en mesure de proposer des explications aux phénomènes observés en étudiant les paramètres et le fonctionnement du modèle. Or le modèle géométrique déterministe peine à reproduire certaines de nos observations. En effet, au fil de nos études de la phyllotaxie spiralee chez *Arabidopsis thaliana*, nous avons ➤

➤ accumulé des mesures qui montrent des variations dans le motif, des imperfections par rapport à la séquence attendue. Notamment, l'angle de divergence s'écarte de l'angle d'or lorsqu'on le mesure le long des tiges. Toutefois, ces variations ne sont pas du bruit aléatoire: elles ont une structure stéréotypée très frappante. Leur étude statistique et mathématique, couplée à l'observation de la formation des organes en temps réel, nous indique qu'elles correspondent à des organes se formant en même temps et dont l'ordre se trouve de temps en temps permuté le long de la tige.

Ces permutations sont relativement courantes chez *Arabidopsis thaliana* et on les observe facilement dans la nature sur des plantes ayant, comme l'arabette, une tige allongée qui sépare les éléments botaniques. Or, bien que possibles dans le cadre du modèle déterministe, les permutations obtenues n'atteignent jamais ni l'intensité ni la complexité que l'on a mesurées.

Ces variations dessinent en filigrane les mécanismes à l'œuvre. Comment donc modifier les mécanismes du modèle déterministe pour corriger ses écarts à la réalité? Dans ce modèle, le niveau local du champ inhibiteur détermine si un organe va se former. À chaque pas de temps et pour toute position sur le pourtour du disque central d'un méristème, l'ordinateur calcule si les champs des organes voisins inhibent la croissance d'un organe, selon qu'ils dépassent ou non un certain seuil. Il génère alors un organe dans chaque zone où ce seuil est dépassé. Pourtant, de plus en plus d'études indiquent que le déclenchement de la formation d'un organe n'est pas aussi déterministe. Nous avons donc élaboré un nouveau modèle qui reprend les aspects géométriques du précédent, mais dans lequel ce déclenchement est probabiliste.

Un organe est produit selon une probabilité qui dépend du niveau d'inhibition (intensité et temps d'exposition) que les cellules perçoivent localement. L'introduction de cette nouvelle hypothèse dans le modèle permet de reproduire de manière plus fidèle les permutations mesurées chez *Arabidopsis thaliana*. De plus, nous en avons dérivé de nouveaux paramètres de contrôle du système, reliés à des propriétés observables comme la géométrie de la phyllotaxie, le nombre de permutations ou l'intervalle de temps qui sépare la formation des organes.

Ce nouveau modèle stochastique nous a aussi permis de remonter à des propriétés encore non observables, comme la sensibilité des cellules aux champs inhibiteurs. En particulier, il suggère que la perception des signaux par les cellules est un facteur important à prendre en compte pour expliquer les motifs

de phyllotaxie. Surtout, comme tout modèle, il offre un cadre pour proposer de nouvelles expériences et tester sa validité.

LES DÉFIS DES BIOLOGISTES

Tester un modèle n'est cependant pas une chose aisée, encore faut-il disposer des outils adéquats pour réaliser les expériences suggérées. Un premier défi consiste aujourd'hui à mesurer de façon précise et rapide plusieurs paramètres macroscopiques de l'architecture des plantes. Que ce soit pour étayer statistiquement les résultats ou pour distinguer les effets de différents gènes, la génétique nécessite souvent de mesurer de nombreuses plantes. Pourtant, l'étude de grosses cohortes n'est pas encore envisageable pour mesurer des paramètres comme l'angle de divergence, le nombre de permutations, la taille des tiges, le temps qui sépare la formation de deux organes, etc. Des procédures d'automatisation de ces mesures sont en développement, mais elles sont indispensables pour réaliser ce saut du qualitatif au quantitatif dans l'étude de la phyllotaxie.

Le deuxième défi est de relier quantitativement les paramètres de contrôle parfois assez abstraits définis dans les modèles à des données moléculaires ou cellulaires mesurables expérimentalement. Quelle est la taille d'un champ inhibiteur? Quelle est celle de la zone centrale où aucun organe ne peut se former? La difficulté provient cette fois du fait que ces paramètres ne sont pas nécessairement morphologiques, donc accessibles par la simple observation, mais fonctionnels. Il est donc nécessaire de connaître un minimum d'informations sur les bases moléculaires de ces fonctions pour en suivre la trace.

Par exemple, si les champs inhibiteurs correspondent aux concentrations d'auxine dans le méristème, il suffirait de suivre celles-ci au cours du temps pour déduire la dynamique des champs. Or jusque très récemment, il n'existait pas de moyen de mesurer quantitativement les niveaux d'hormones dans le méristème avec une sensibilité suffisante, à la résolution cellulaire. Mais en 2012, notre équipe a levé cet obstacle en élaborant un nouveau biocapteur, une protéine fluorescente sensible à la concentration d'auxine qui indique les concentrations d'auxine que les cellules perçoivent. En couplant ce biocapteur d'auxine avec d'autres marqueurs de l'activité et de la différenciation des cellules, il devient possible de suivre la dynamique spatio-temporelle de la distribution des signaux et de l'autoorganisation du méristème. On pourra alors suivre en direct l'apparition des motifs des pommes de pin, des tournesols... ■

COMMENT DES CELLULES DÉTERMINENT-ELLES AVEC PRÉCISION LE LIEU OÙ SE FORME UN ORGANE ?

BIBLIOGRAPHIE

Y. REFAHI ET AL., A stochastic multicellular model identifies biological watermarks from disorders in self-organized patterns of phyllotaxis, *eLife*, vol. 5, article e14093, 2016.

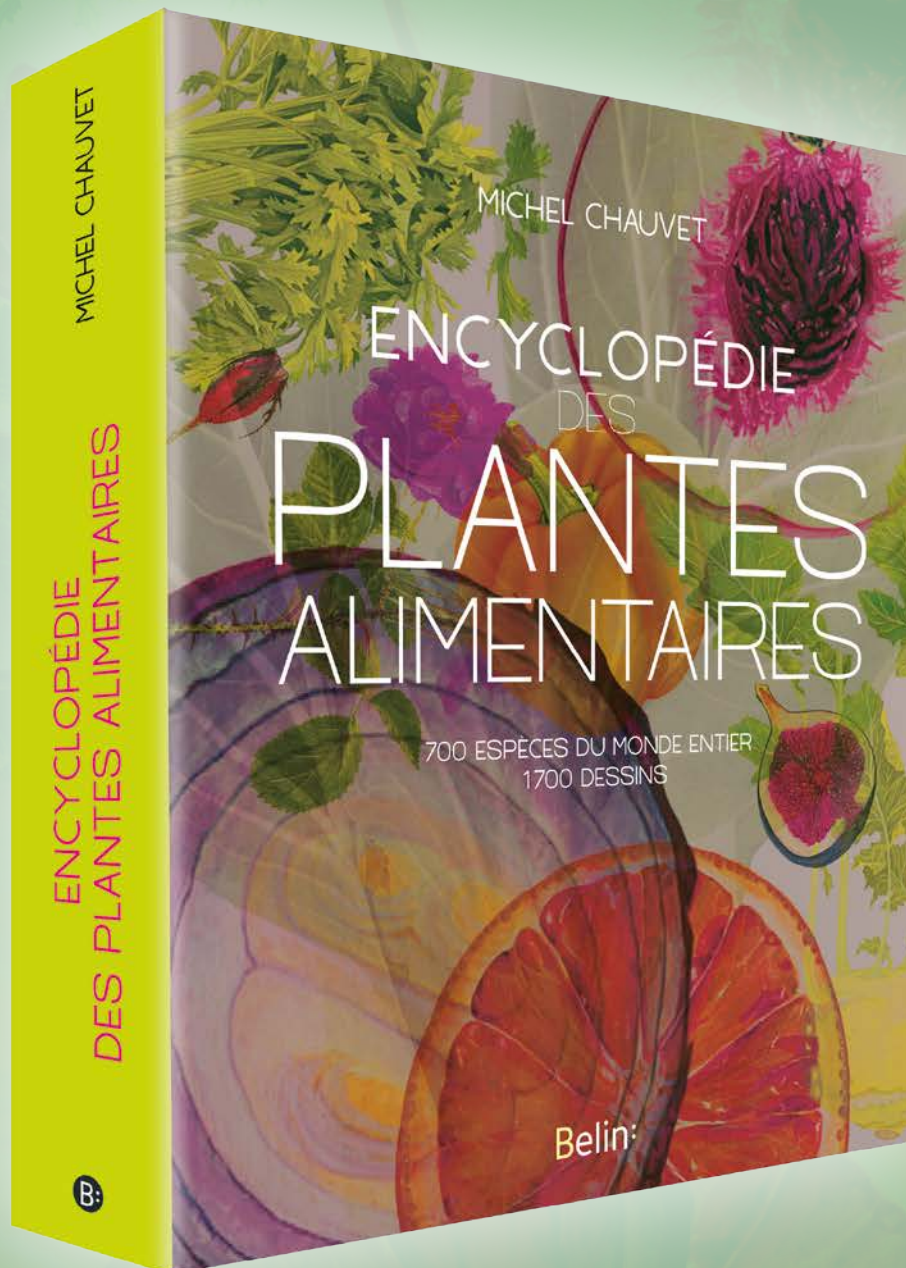
C. GOLÉ ET AL., Fibonacci or quasi-symmetric phyllotaxis. Part I: why?, *Acta Soc. Bot. Pol.*, vol. 85(4), article 3533, 2016.

F. BESNARD ET AL., Cytokinin signalling inhibitory fields provide robustness to phyllotaxis, *Nature*, vol. 505, pp. 417-421, 2014.

G. BRUNOUD ET AL., A novel sensor to map auxin response and distribution at high spatio-temporal resolution, *Nature*, vol. 482, pp. 103-106, 2012.

T. VERNOUX ET AL., The auxin signalling network translates dynamic input into robust patterning at the shoot apex, *Mol. Syst. Biol.*, vol. 7, article 508, 2011.

Quelles sont ces plantes que nous mangeons ?



DES ARBRES DE COLLECTION

Avec plus de 2 500 espèces venues du monde entier, l'Arboretum de Versailles-Chèvreloup, à la lisière du hameau de la Reine, est un musée de l'arbre vivant. Et un régal pour les yeux !



UN NUAGE DE POLLEN

Les cônes mâles d'un épicéa *Picea retroflexa*, endémique de Chine, libèrent au vent leur pollen.



**UNE AQUARELLE DE
MARIE LAURENCIN**

À l'automne, le feuillage du
copalme d'Amérique
Liquidambar styraciflua,
se pare de mille couleurs,
qui persistent longtemps.



LE DÉSESPOIR DES SINGES

Les feuilles de l'araucaria du Chili *Araucaria araucana* forment des écailles coriaces disposées en spirale le long des branches. Cette anatomie lui a valu le surnom de « désespoir des singes » : il n'y a pourtant aucun singe dans les régions andines d'où cet arbre est originaire !

SI LOIN CYPRÈS

Un groupe de trois pins sylvestres à l'écorce rousse se détachent sur fond d'une collection de cyprès de Provence.

