



LA CHRONIQUE DE
GILLES DOWEK

LE DOUBLE HÉRITAGE DE BLETCHLEY PARK

Haut lieu de l'histoire de l'informatique, Bletchley Park
est aussi empreint de son passé militaire
durant la Seconde Guerre mondiale.



La machine
Enigma,
inventée dans
les années
1920, était
utilisée par
l'armée
allemande
pour chiffrer
ses messages.

Un épisode important de l'histoire de l'informatique s'est déroulé au cours de la Seconde Guerre mondiale dans la petite ville anglaise de Bletchley, à la Government Code and Cypher School, structure installée sur le domaine de Bletchley Park. J'ai récemment eu l'occasion de visiter cet endroit transformé en musée. Un lieu un peu déconcertant par son double héritage, militaire et informatique.

Ce qui s'est joué à Bletchley Park fait partie de l'histoire de la cryptographie. Depuis l'Antiquité, les armées chiffrèrent leurs messages pour les transmettre en les protégeant des regards ennemis. Pour ce faire, un algorithme simple consiste à choisir une clé constituée d'un nombre n compris entre 1 et 25, et à substituer à chaque lettre du message celle située n places plus loin dans l'alphabet. Par exemple, quand la clé est le nombre 3, un d est substitué aux a , un e aux b , etc. Pour déchiffrer un tel message, il suffit de connaître la clé et d'effectuer la substitution inverse.

Depuis que les armées chiffrèrent leurs messages, celles des ennemis tentent de les cryptanalyser, c'est-à-dire de les déchiffrer sans en connaître la clé. Dans le cas de l'algorithme élémentaire présenté, il suffit d'essayer les 25 clés possibles. Bien sûr, durant la Seconde Guerre mondiale, les armées de l'Axe chiffrèrent leurs messages

**Un lieu déconcertant
par son double héritage,
militaire et informatique**

à l'aide d'algorithmes beaucoup plus élaborés. La Government Code and Cypher School, à Bletchley Park, était le service chargé de cryptanalyser ces messages.

Quel rapport avec l'informatique ? Pour chiffrer leurs messages, les armées de l'Axe utilisaient des machines électromagnétiques complexes – les fameuses Enigma et Lorenz –, et les Britanniques

ont construit, à Bletchley Park, pour cryptanalyser ces messages, des machines plus complexes encore : les machines Bombe et Colossus, qui annonçaient les premiers ordinateurs construits quelques années plus tard. Colossus, par exemple, est la première machine binaire de l'histoire. Par ailleurs, plusieurs pionniers de l'informatique, en particulier Alan Turing, ont participé à ces travaux.

Bletchley Park est donc, pour les informaticiens, un peu ce que le mont Palatin est pour les Romains : c'est, selon le mythe, le lieu où tout a commencé. Mais Bletchley Park n'est pas que cela, car, selon certains historiens, sans les informations obtenues par la cryptanalyse des messages des nazis, la victoire des Alliés était loin d'être acquise. Ainsi, Bletchley Park n'est pas seulement le lieu de naissance de l'informatique, c'est aussi, selon un autre mythe, l'endroit où la Seconde Guerre mondiale a basculé.

L'existence de la Government Code and Cypher School a été tenue secrète jusqu'en 1974 et le parc n'a été transformé en musée qu'en 1993. Ce musée, qui reflète la dualité du lieu, hésite entre la science et la guerre, entre le palais de la Découverte et le musée de l'Armée, et laisse le visiteur avec une impression étrange. Certaines salles présentent les machines Bombe et Colossus et expliquent comment elles préfigurent les ordinateurs à venir. D'autres célèbrent le dévouement des soldats qui ont libéré l'Europe de la tyrannie.

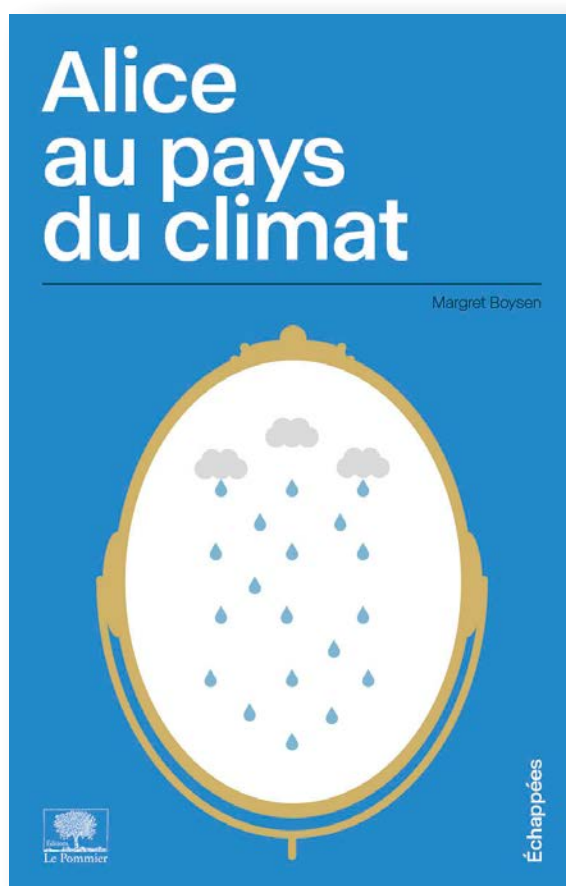
L'administration de Bletchley Park tente cependant de créer un peu plus de cohérence : depuis 2008, le parc abrite un minuscule second musée, le National Museum of Computing, consacré à l'histoire de l'informatique en général et non uniquement à celle de l'informatique pendant la Seconde Guerre mondiale. Si cette évolution se poursuit, le parc abritera peut-être un jour deux musées indépendants. À moins qu'il ne décide de continuer à nous rappeler qu'un événement particulier appartient toujours simultanément à plusieurs histoires. ■

GILLES DOWEK est chercheur à l'Inria et membre du conseil scientifique de la Société informatique de France.



Climat : le pari de l'imaginaire

Quand Alice passe
de l'autre côté du miroir...
c'est pour se retrouver
au cœur des modèles
climatiques !



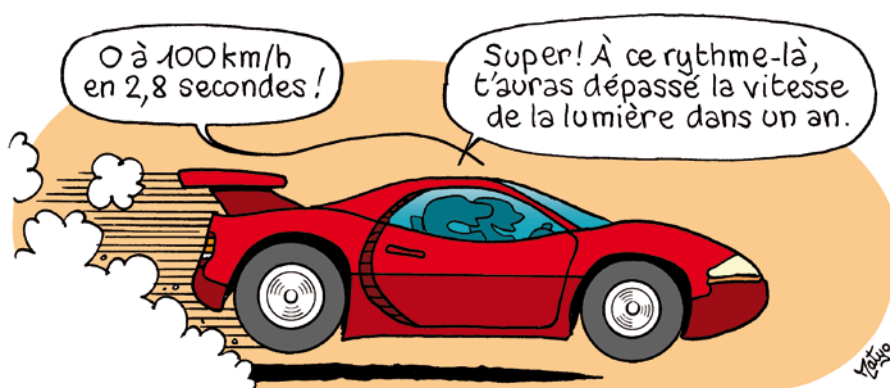
Margret Boysen, 400 p. – 21 €



LA CHRONIQUE DE
G RALD BRONNER

LA TANGENTE AU PR SENT ET L'ORDINATEUR QUANTIQUE

Lorsqu'on estime des progr s futurs, on tend   extrapoler le rythme actuel des avanc es. Ce biais conduit souvent   des pr visions trop optimistes, ou trop pessimistes.



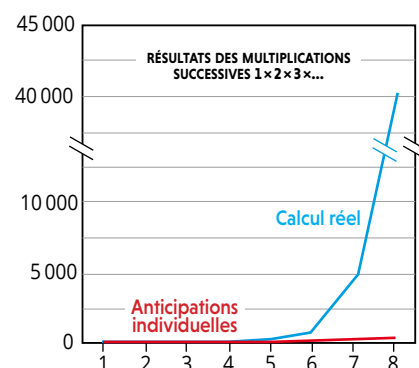
Le directeur technique de Microsoft France a d clar  r cemment : «Beaucoup d'experts pr voient l'arriv e de l'ordinateur quantique d'ici   dix ou quinze ans. Je serais tr s surpris que cela prenne autant de temps.» Un tel optimisme est fr quent, mais, compte tenu de l'immense d fi technique que repr sente la r alisation d'un ordinateur quantique, il est probablement exag r . Il y a de fortes raisons de douter qu'on parvienne   relever le d fi aussi vite et   un co t  conomiquement rationnel, rappellent nombre d'experts et parmi eux le Prix Nobel de physique Serge Haroche.

La croyance que l'ordinateur quantique serait pour demain s'explique sans doute par une repr sentation biais e du progr s et de son rythme. Il faut reconnaître qu'en la mati re, notre cerveau est aid  par la

popularit  de la «loi de Moore», qui s'est, jusqu'  pr sent, assez bien v rifi e. Cette pseudo-loi vient de la constatation que fit Gordon Moore, l'un des fondateurs de la soci t  Intel, concernant les progr s de la

**L'optimisme vis- -vis
de l'ordinateur quantique
est aid  par la popularit 
de la loi de Moore**

fabrication des microprocesseurs.  nonc e en 1965, Gordon Moore la pr cisa dix ans plus tard en affirmant que le nombre de transistors par microprocesseur doublerait tous les deux ans.



Une telle sp culation part du principe implicite que ce qui a  t  vrai hier et aujourd'hui le sera probablement demain. Ce principe est enracin  dans une disposition de notre esprit   anticiper le futur en extrapolant selon une tangente au pr sent. Dans les ann es 1970, les psychologues Amos Tversky et Daniel Kahneman l'ont bien mis en exergue exp rimentalement.

Ces chercheurs isra liens propos rent   des sujets de calculer mentalement le produit $1 \times 2 \times 3 \times 4 \times 5 \times 6 \times 7 \times 8$. Le calcul n' tait pas tr s difficile, mais ils interrompaient les sujets avant qu'ils aient pu l'achever en leur demandant : «  votre avis, quel sera le r sultat final ? » La m diane des estimations  tait de 512, alors que la bonne r ponse est 40 320.

Cette s v re sous-estimation venait de ce que les individus proposaient leur approximation   partir des donn es partielles (l  o  ils en  taient de leur calcul) et tiraient mentalement une sorte de tangente   la courbe repr sentant les r sultats successifs des op rations (*r sultats qu'indique le graphique ci-dessus*).

Cette heuristique mentale nous rend inaptes   penser les brusques acc l rations ou d c l rations d'un ph nom ne : puisque nous nous appuyons sur la tangente,   l' tat pr sent, de son  volution, nous avons tendance   surestimer ou sous-estimer l' volution future. C'est l'un des  clairages possibles   notre optimisme vis- -vis de certaines innovations, qu'elles soient en cours de d veloppement ou qu'elles soient, comme l'ordinateur quantique, encore au stade de la recherche fondamentale. ■

G RALD BRONNER est professeur de sociologie   l'universit  Paris-Diderot.

Tous les papiers se recyclent,
alors trions-les tous.

**C'est aussi
simple à faire
qu'à lire.**

La presse écrite s'engage pour le recyclage
des papiers avec Ecofolio.



Quand les plantes font des maths

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



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.



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

Spirales croisées, arrangement régulier des feuilles le long des tiges, organisation des écailles de pommes de pin... Les végétaux fabriquent des géométries complexes qui fascinent depuis longtemps. Aujourd'hui, des chercheurs commencent à comprendre les mécanismes biologiques qui produisent ces motifs géométriques.

Qui n'a pas déjà été intrigué par la beauté des motifs végétaux? Et en particulier par les régularités et les symétries quasi cristallines que forme ce que l'on nomme la phyllotaxie? Du grec *phyllo* (feuille) et *taxie* (ordre), il s'agit de l'arrangement des feuilles (et par extension de tout élément botanique) le long des tiges d'une plante. Ces arrangements fascinants 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, mais ce n'est pas tout. Ils ont aussi des propriétés mathématiques étonnantes dont on commence à décrypter les dessous biologiques.

Au-delà des implications en termes d'évolution (voir l'encadré page 28), 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? Depuis plus de deux cents ans, 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.

L'ÉTONNANT POUVOIR ORGANISATEUR DU MÉRISTÈME

Pour commencer cette histoire, observons, au bout des tiges, les petites zones des plantes qui fabriquent leur phyllotaxie: les méristèmes, des tissus spécialisés qui contiennent des cellules souches et produisent en permanence de nouveaux organes (voir la photo page 31). Dans cet espace réduit (plus petit qu'une tête d'épingle chez de nombreuses plantes), chaque nouvel organe se forme à un moment précis et

À QUOI ÇA SERT LA PHYLLOTAXIE ?

Mais à quoi ça sert ? Cette question revient immanquablement 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 ? Autant le dire tout de suite, nous n'avons pas la réponse. 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*.

Prenons le lieu commun qui considère la phyllotaxie comme une adaptation permettant de capter au mieux la lumière, car elle minimiserait le recouvrement entre feuilles. Cette assertion 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



La phyllotaxie ne maximise souvent pas la captation de l'énergie lumineuse, comme ici chez une véronique arbustive (genre *Hebe*), de phyllotaxie verticillée très compacte.

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

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, etc.). 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.

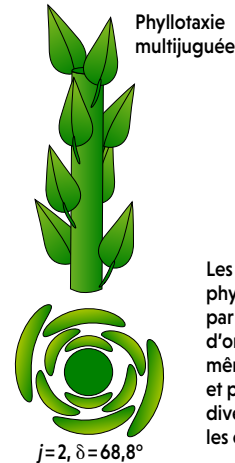
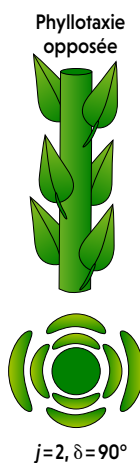
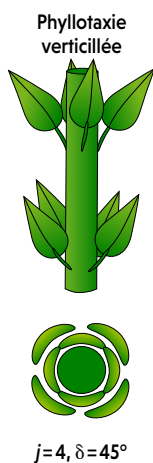
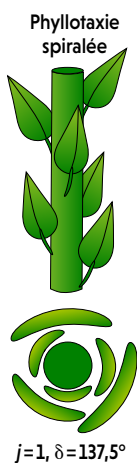
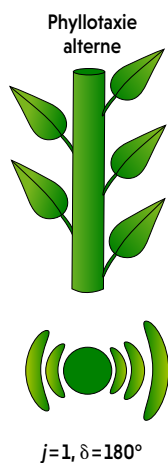
Une alternative à ces hypothèses adaptationnistes serait que les motifs géométriques des phyllotaxies ne soient qu'une conséquence indirecte – et donc non objet de la sélection en tant que tel – de la façon dont les plantes se développent, véritable objet de la sélection. La façon dont les plantes fabriquent 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...

T. V., C. G. et F. B.

Les différentes hypothèses sont difficiles à tester expérimentalement

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 non photosynthétiques, pour qui la maximisation de l'éclairement n'est pas pertinente : écailles de pommes de pin, «fleurons» (petites fleurs) des marguerites, organes d'une fleur (hormis les sépales).

Hormis l'optimisation de la captation de la lumière, d'autres intérêts adaptatifs



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

- > 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 que nous observons 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

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 (*voir l'encadré page 30*). Ce sont deux nombres consécutifs de la suite de Fibonacci. Chaque nombre de cette suite est la somme des deux précédents, en partant de 1 et 1 :

1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, 34, 55, 89, ...

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.

L'ANGLE D'OR DANS LES SPIRALES DES PLANTES

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 (suite des ratios de Fibonacci) :

$1/1, 2/1, 3/2, 5/3, 8/5, \dots$,

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. 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, soit un tour exactement !). Nos Anciens auraient pu dire que l'angle 137,5 degrés, baptisé « angle d'or », partage le cercle d'une façon harmonieuse (*voir le glossaire ci-contre*).

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 (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 >

Comment des cellules déterminent-elles avec précision le lieu où se forme un organe ?

GLOSSAIRE

PHYLLOTAXIE

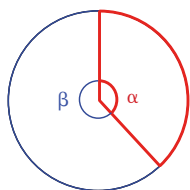
Géométrie qui caractérise la disposition autour d'un axe de croissance de tout élément botanique : feuille, branche, bourgeon, écailles, fruits, fleurs, pétales, étamines...

MÉRISTÈME

Tissu végétal indifférencié qui permet à la plante de créer de nouveaux tissus ou organes et de croître tout au long de sa vie.

ANGLE D'OR

En géométrie, il est défini comme le plus petit des deux angles complémentaires α et β tels que $\beta/\alpha = 2\pi/\Phi$. 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°.



l'apparition des organes dans le méristème. Comment alors le groupe de quelques cellules qui donnera naissance au futur organe est-il déterminé au sein d'un tissu de quelques centaines de cellules ? Pour le comprendre, observons tout d'abord attentivement 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 (la jugacie, du latin *jugare*, lier) et l'angle de divergence qui sépare deux éléments (ou groupes d'éléments) successifs. Quatre grands types sont ainsi définis : les phyllotaxies alternes, spiralées, verticillées et multi-juguées (*voir l'encadré page ci-contre*).

Des études botaniques, bien que non exhaustives, semblent indiquer 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.

Lorsque les structures restent compactes (imaginez un escalier en colimaçon très comprimé dans le sens de la hauteur !), comme dans une pomme de pin, la proximité visuelle des

> 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.

LE TOURNANT DE L'ÉPILOBE

Plusieurs observations, par exemple, indiquent que l'angle de divergence n'est pas déterminé de manière 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.

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 finit par laisser une place suffisante.

Au cours de la seconde moitié du xx^e siècle, divers chercheurs ont exploré le potentiel de

LE NOMBRE D'OR : RÉALITÉ SCIENTIFIQUE OU CONSTRUCTION SUBJECTIVE ?

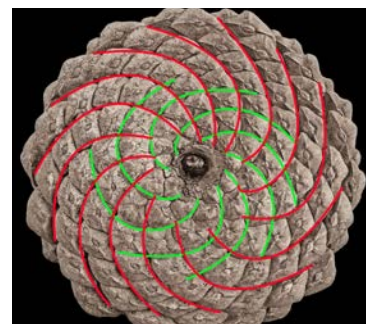
Les phyllotaxies spiralées sont reliées à la suite de Fibonacci de deux façons au moins : par la paire de nombres comptant les spirales horaires et anti-horaires (voir les photos ci-dessous) et par l'angle d'or (voir la photo page ci-contre). La présence du nombre d'or a souvent été invoquée dans différents contextes : architecture antique, peinture des maîtres du Cinquecento, astrologie... On trouve aussi de multiples mentions de l'existence du ratio d'or, aussi bien dans la forme des coquillages de nautilus que dans les rapports de proportionnalité entre différents segments du corps humain. Ces données sont à prendre avec prudence. Parfois, l'analyse précise et rigoureuse des échantillons suggère plutôt que la présence du nombre d'or résulte d'arrondis grossiers, de délimitations arbitraires ou de biais des échantillons mesurés... Après tout, quoi de plus facile que de trouver un rapport qui avoisine vaguement 1,6 ? La différence avec le nombre attendu sera expliquée par une inhérente variabilité biologique ou par l'incertitude de la mesure. Il en est de même de l'angle de divergence de la phyllotaxie : lorsqu'il est mesuré chez l'arabette, il est rarement égal à 137,5 degrés. Mais, statistiquement, en moyenne, il est proche de cette valeur.

En revanche, les nombres comptant les spirales étant des entiers et non des arrondis, leur correspondance avec les termes de la suite de Fibonacci ne laisse pas la place au doute. À notre connaissance, c'est d'ailleurs le seul exemple biologique où cette suite et, grâce à elle, le nombre d'or peuvent être associés de manière solide. De plus, cette association est confortée par les connaissances que nous avons sur la façon dont ces motifs se forment. Toutefois, il reste parfois un biais subjectif dans la façon dont la phyllotaxie est présentée : l'attention se focalise sur les phyllotaxies spiralées de Fibonacci et moins sur les autres types de phyllotaxies, variations, erreurs, désordres... Un des enjeux des recherches actuelles est d'expliquer le plus de motifs possible, tant par la modélisation que par la biologie.

T. V., C. G. et F. B.

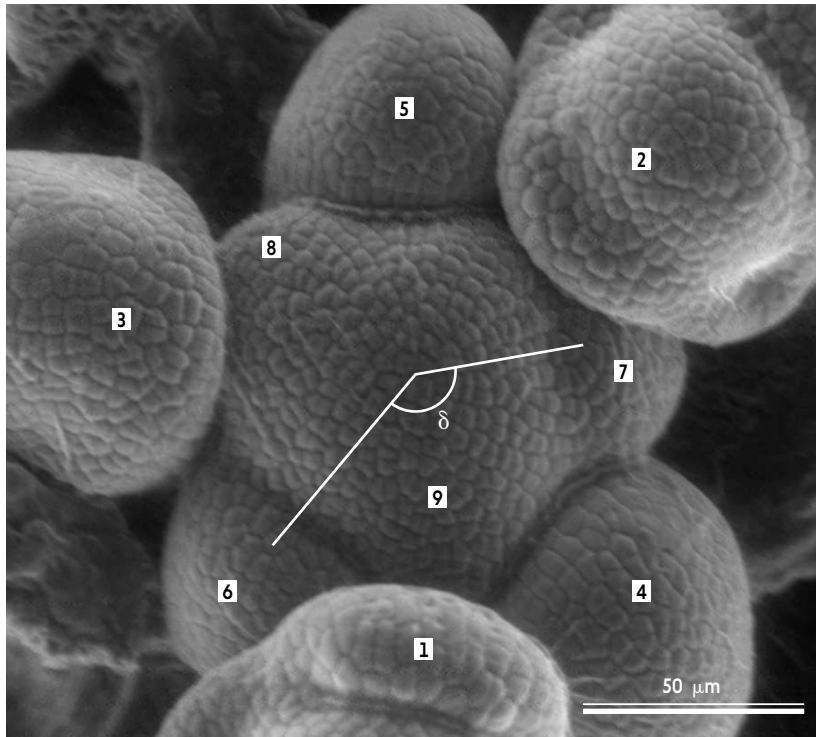


Cette marguerite a une phyllotaxie spiralée de type (21, 34) : ses fleurons dessinent 21 parastiches dans un sens (en vert) et 34 dans l'autre (en rouge) – deux nombres consécutifs de la suite de Fibonacci.



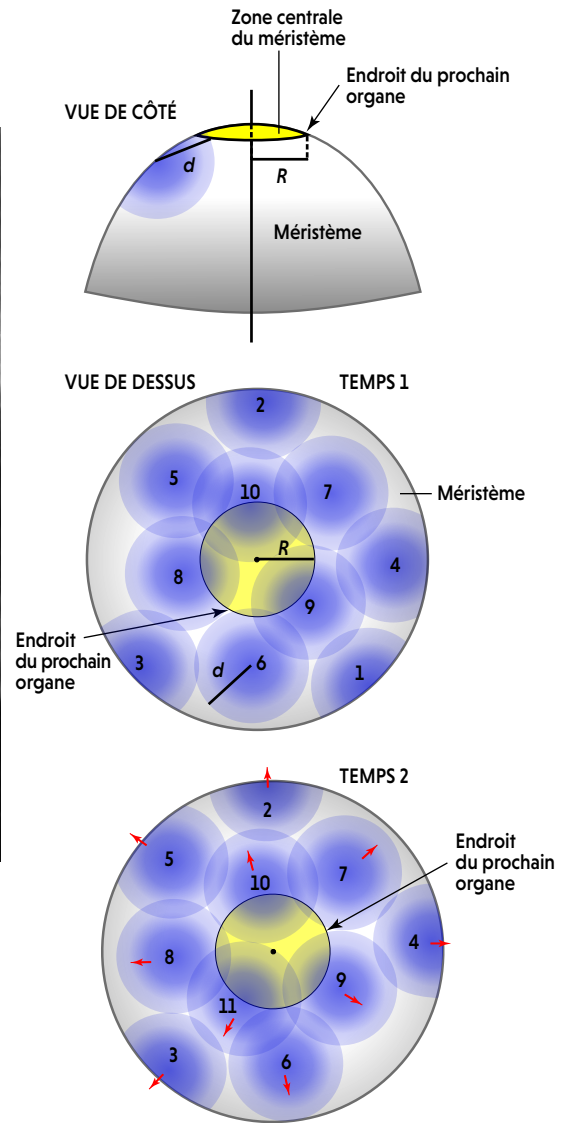
Cette pomme de pin a une phyllotaxie spiralée de type (8, 13) : ses écailles dessinent 8 parastiches dans un sens (en vert) et 13 dans l'autre (en rouge) – deux autres nombres consécutifs de la suite de Fibonacci.

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



MÉRISTÈME, ANGLE D'OR ET MODÉLISATION

Un méristème (ci-dessus celui au bout d'une tige 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. Au fur et à mesure que la plante croît, les champs inhibiteurs s'estompent en s'éloignant du centre.



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.

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 28), mais aussi 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 ci-dessus).

UN MÊME MODÈLE POUR TOUTES LES PHYLLOTAXIES

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.

> Il est possible de montrer que, au fur et 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. 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 s'accordait à dire que ce principe géométrique déterministe d'inhibition entre jeunes organes est le mécanisme à l'origine d'une grande partie des motifs phyllotaxiques, spirales 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 au fur et 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.

EN QUÊTE D'UN SIGNAL INHIBITEUR

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

LA PHYLLOTAXIE DES MOUSSES : UN MÉCANISME DIFFÉRENT

Et 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 traité 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. On parle ici d'un processus d'évolution convergente des formes. 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.

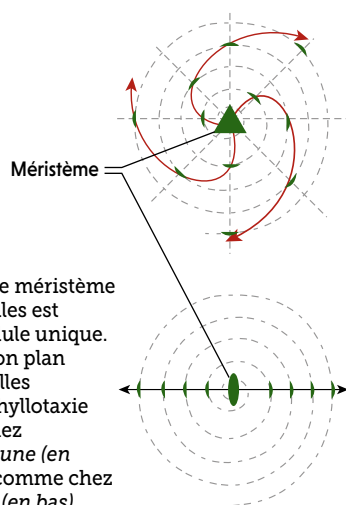
À chaque fois que cette cellule se divise, l'une des deux cellules résultantes deviendra une feuille et l'autre se maintiendra comme méristème à la pointe de la tige. La disposition des feuilles serait donc principalement déterminée par la forme de la cellule méristématique et la position de son plan de division. Comme chez les plantes à fleurs, la production rythmique de feuilles conduira à une phyllotaxie très régulière pouvant être spiralee 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.

Il a été 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 demeure 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...

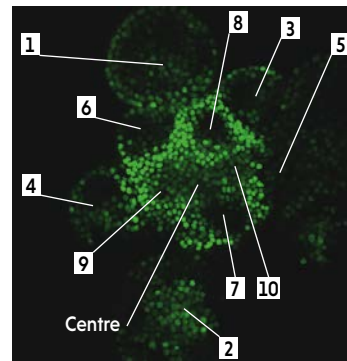
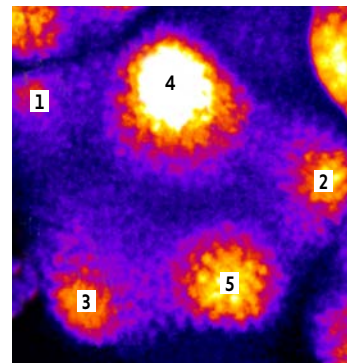
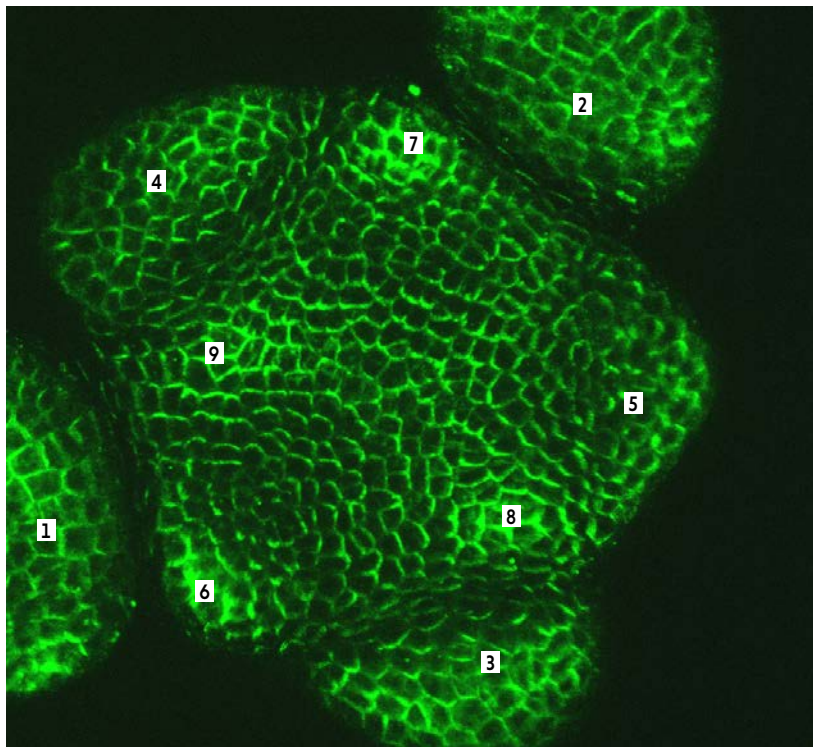
YOAN COUDERT

Laboratoire Reproduction et développement des plantes, université de Lyon, ENS de Lyon, UCB Lyon 1, CNRS, Inra, 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 spiralee, comme chez *Polytrichum commune* (en haut), ou distique, comme chez *Fissidens taxifolius* (en bas).





LES MOLÉCULES DE LA PHYLLOTAXIE

Dans le méristème, plusieurs molécules influent sur le lieu et le moment où apparaîtra le prochain organe : une hormone, l'auxine, s'accumule dans les organes en formation (en bas à droite, repérée avec un biocapteur fluorescent dégradé par l'auxine) grâce à des transporteurs, les pompes PIN, qui l'aident à franchir la membrane des cellules (à gauche). 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 (en haut 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...

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*), une plante facile à cultiver en laboratoire.

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 – des molécules qui l'aident à franchir la membrane des cellules. 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 (voir la figure ci-dessus). 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? Pas si sûr, la réalité est plus complexe. D'abord, le mécanisme moléculaire qui permet aux transporteurs de s'orienter correctement dans les cellules pour accumuler ou dissiper l'auxine reste inconnu. Plusieurs hypothèses s'affrontent sans qu'on puisse encore les départager: 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. Donneraient-ils une information qui positionnerait les 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, grâce à l'étude de mutants, de perturbations génétiques ciblées ou à des suivis précis de la croissance en microscopie, 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 page 33). 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 toujours défaut.

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

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.



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.

LA PART DU HASARD

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, voir la figure page 33) 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 spatiotemporelle de la distribution des signaux et de l'autoorganisation du méristème. Face aux modèles informatiques, la biologie moléculaire n'a donc pas dit son dernier mot ! ■

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.

L'ESSENTIEL

> Au début du ^{xv}^e siècle, les colonies vikings du Groenland se sont mystérieusement vidées de leurs habitants.

> Les chercheurs ont longtemps expliqué leur déclin par le refus obstiné des Vikings d'adapter leurs coutumes européennes aux conditions de cette terre arctique.

> Pourtant, des fouilles archéologiques montrent que les Vikings du Groenland ont bien su évoluer.

> Un jeu complexe d'influences culturelles et politiques provenant de l'étranger aurait provoqué leur disparition.

L'AUTEUR



ZACH ZORICH
journaliste indépendant vivant au Colorado, aux États-Unis. Ancien archéologue, il contribue à diverses publications telles que le magazine *Archaeologia*, *Nature* et *Science*

L'énigme des Vikings du Groenland

