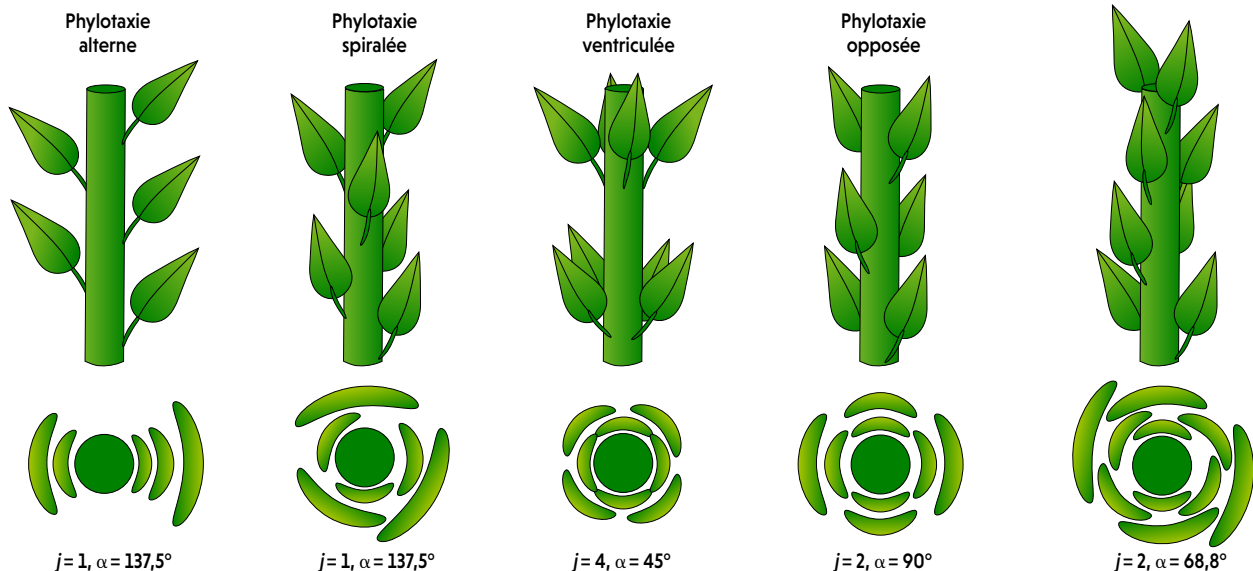


À QUOI ÇA SERT ?

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.

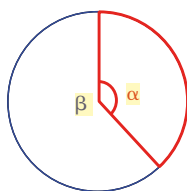
Identifiée et étudiée pour la première fois par Léonard de Pise (Leonardo Fibonacci) au XIII^e siècle, cette suite a de très nombreuses et remarquables propriétés mathématiques. En particulier, si l'on considère la suite constituée des rapports successifs entre deux termes consécutifs (1/1, 2/1, 3/2, 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 ➤