

► 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.

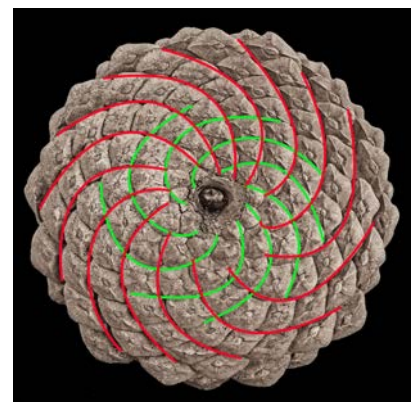
Les cactus arborent souvent de magnifiques motifs géométriques, comme celui-ci, de phyllotaxie de type (8,13), à l'instar de la pomme de pin.

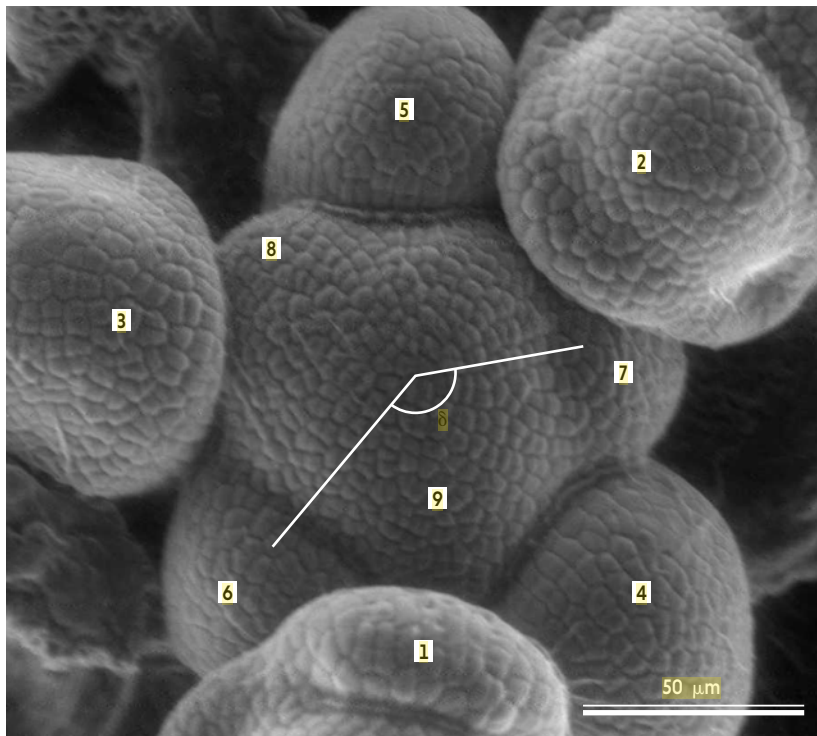


Cette marguerite a une phyllotaxie spiralée de type (21, 34): ses fleurons dessinent vingt-et une parastiches dans un sens (en vert) et trente quatre dans l'autre (en rouge) – deux nombres consécutifs de la suite de Fibonacci.



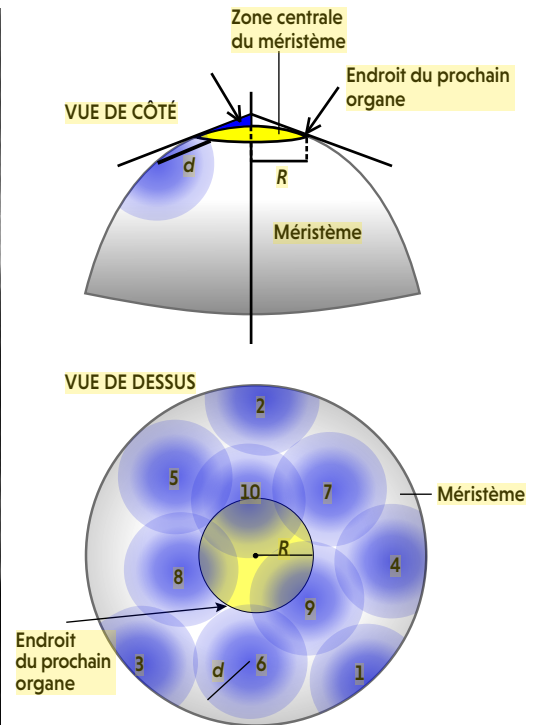
Cette pomme de pin a une phyllotaxie spiralée de type (8, 13): ses écailles dessinent 8 parastiches dans un sens (en vert) et 13 dans l'autre (en rouge) – deux autres nombres consécutifs de la suite de Fibonacci.





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 >