

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.

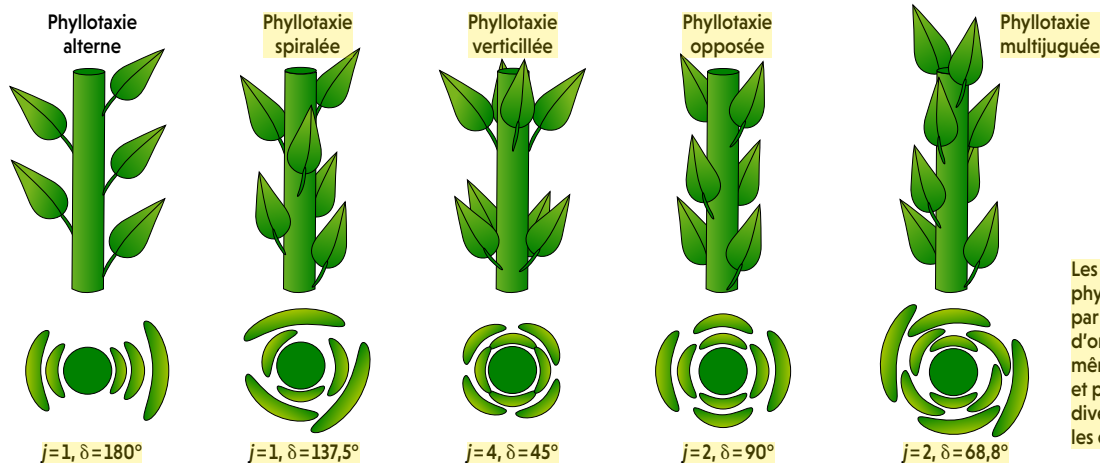
Une alternative à ces hypothèses adaptationnistes serait que les motifs géométriques des phyllotaxies ne soient qu'une conséquence indirecte – et donc non objet de la sélection en tant que tel – de la façon dont les plantes se développent, véritable objet de la sélection. La façon dont les plantes fabriquent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

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

GLOSSAIRE

PHYLLOTAXIE

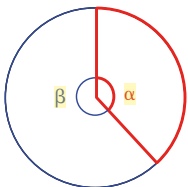
Géométrie qui caractérise la disposition autour d'un axe de croissance de tout élément botanique : feuille, branche, bourgeon, écailles, fruits, fleurs, pétales, étamines...

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 $137,5^\circ$.



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

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 >