

> 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 ?

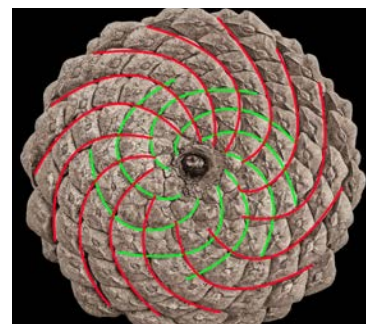
Les phyllotaxies spiralées sont reliées à la suite de Fibonacci de deux façons au moins : par la paire de nombres comptant les spirales horaires et anti-horaires (voir les photos ci-dessous) et par l'angle d'or (voir la photo page ci-contre). La présence du nombre d'or a souvent été invoquée dans différents 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.

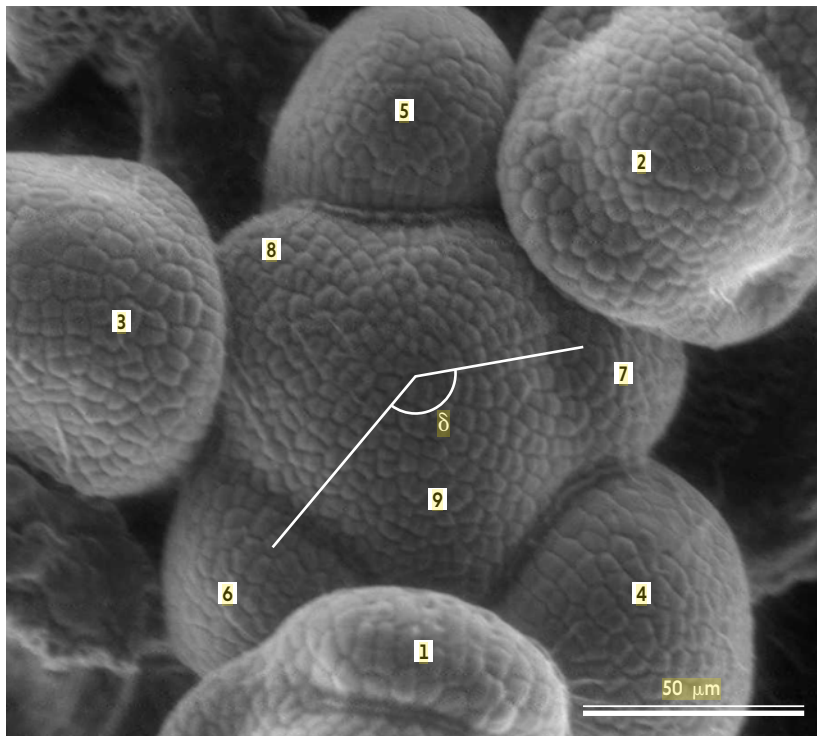


Cette marguerite a une phyllotaxie spiralée de type (21, 34) : ses fleurons dessinent 21 parastiches dans un sens (en vert) et 34 dans l'autre (en rouge) – deux nombres consécutifs de la suite de Fibonacci.



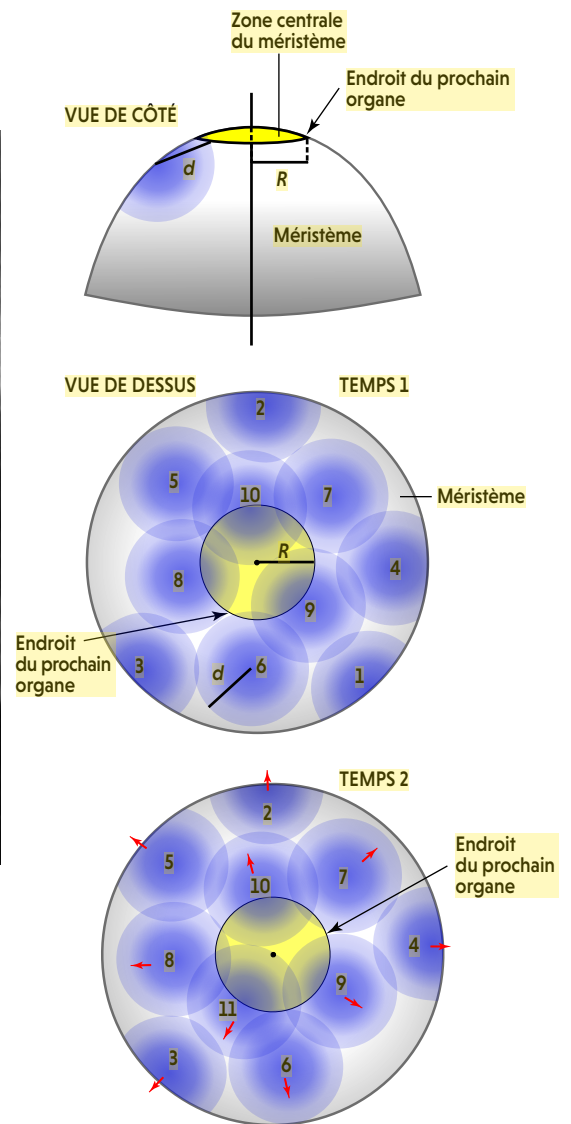
Cette pomme de pin a une phyllotaxie spiralée de type (8, 13) : ses écailles dessinent 8 parastiches dans un sens (en vert) et 13 dans l'autre (en rouge) – deux autres nombres consécutifs de la suite de Fibonacci.

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} 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.

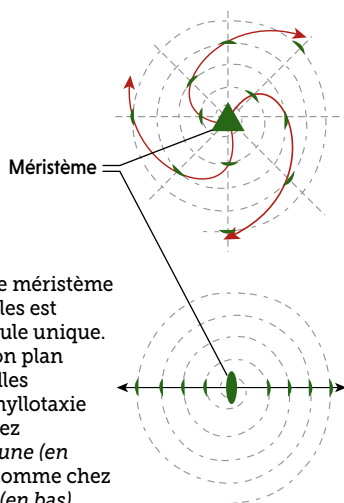
À chaque fois que cette cellule se divise, l'une des deux cellules résultantes deviendra une feuille et l'autre se maintiendra comme méristème à la pointe de la tige. La disposition des feuilles serait donc principalement déterminée par la forme de la cellule méristématique et la position de son plan 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).

