

> 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.

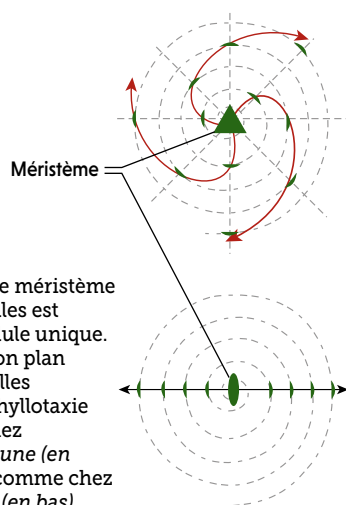
À chaque fois que cette cellule se divise, l'une des deux cellules résultantes deviendra une feuille et l'autre se maintiendra comme méristème à la pointe de la tige. La disposition des feuilles serait donc principalement déterminée par la forme de la cellule méristématique et la position de son plan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

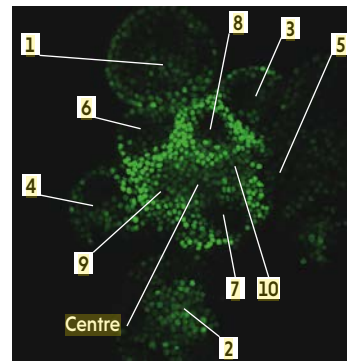
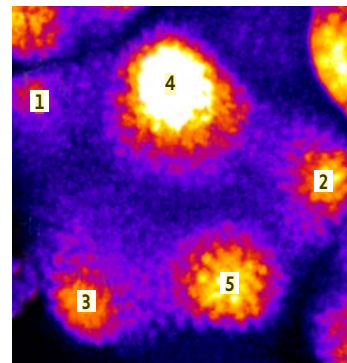
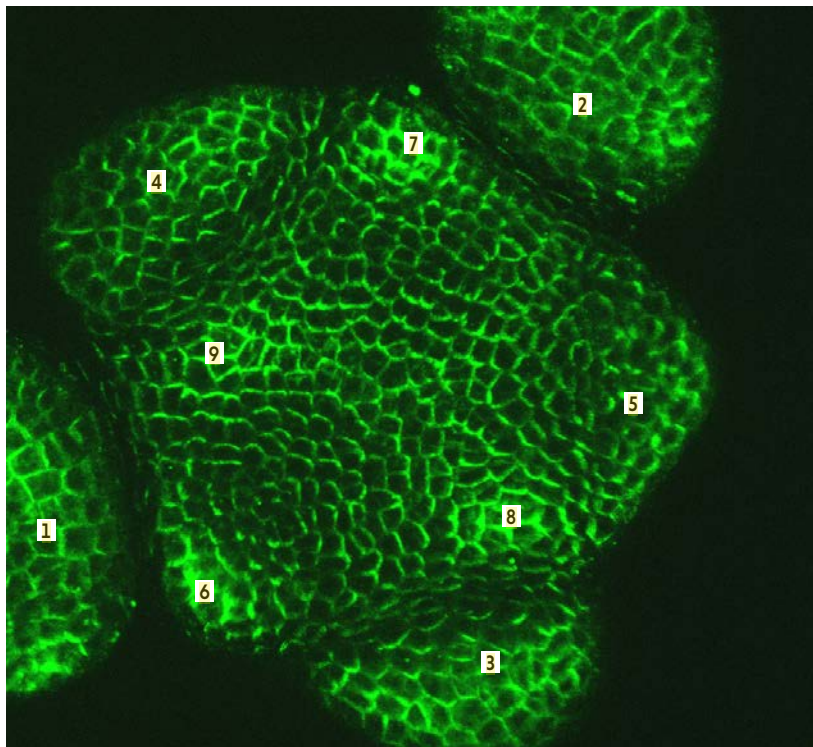
YOAN COUDERT

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 ➤