# Dynamique de la Phyllotaxie

*Texte accompagné de photos et de programmes sur Maple*
*Fête de la Science 2000, Nantes*
*Muséum d'Histoire Naturelle de Nantes, hiver 2000-2001*
*Séminaire de Mathématiques du lycée Clémenceau, Nantes, 2001*
*Lycée François Truffaut, Challans, 2002*
*Lycée Grand-Air, La Baule, 2002*
*Lycée Jean Bodin, Les-Ponts-de-Cé, 2003*

Samuel Boissière

*Le monde végétal présente de nombreuses structures étonnantes de régularité, comme on peut le constater en observant une pomme de pin, une fleur de tournesol, ou la disposition des feuilles sur une tige. On sait depuis longtemps que ces structures possèdent des propriétés mathématiques célèbres (suite de Fibonacci, Nombre d'Or, ...). Comment ces arrangements peuvent-ils se constituer lors de la croissance des plantes ?*

*Récemment, des expériences de physique et des simulations numériques effectuées par les chercheurs S. Douady et Y. Couder, basées sur des observations du botaniste W. Hofmeister, ont permis d'obtenir des structures spiralées identiques à celles observées dans les plantes. La croissance est modélisée comme un système dynamique discret. La dynamique est contrôlée par un seul paramètre qui correspond à un facteur de croissance. L'étude informatique permet, en faisant varier ce paramètre, de tracer un "diagramme de bifurcations" dont une seule branche est continue par rapport au paramètre. La suite de Fibonacci apparaît alors naturellement sur ce chemin, dont la limite lorsque le paramètre décroît est le Nombre d'Or. L'apparition de la suite de Fibonacci devient, avec cette approche, une conséquence technique de la croissance ; le Nombre d'Or intervient comme le moyen "d'éviter les dispositions rationnelles", principe tout-à-fait justifié en botanique, et dont on proposera une justification mathématique à l'aide des fractions continues.*

## 1 Introduction

Voici un ananas. Intéressons-nous aux motifs dessinés sur sa surface. L'extérieur de l'ananas est constitué de petits "fruits" qui dessinent deux systèmes de spirales : certaines spirales vont vers la gauche, et les autres vers la droite. De plus, si l'on compte combien il y a de spirales dans chaque sens, on trouve comme valeurs deux termes consécutifs de la suite de Fibonacci.

En fait, ce phénomène est assez universel comme en témoignent les exemples de pomme de pin, euphorbe ou asperge.

Je vais ici présenter un modèle d'évolution sous forme d'un système dynamique discret, qui a été développé dans les années $1993 - 1996$ par Stéphane Douady et Yves Couder, au cours

Samuel Boissière, Laboratoire de Mathématiques Jean Leray, UMR 6629 CNRS, Université de Nantes, 2 rue de la Houssinière, 44322 Nantes, France

de recherches effectuées au Laboratoire de Physique Statistique de l'École Normale Supérieure de Paris. Ce modèle permettra de trouver des justifications intéressantes de l'apparition de la suite de Fibonacci et du Nombre d'Or dans les dispositions observées. L'intérêt de ce modèle est aussi qu'il peut intéresser les botanistes, les physiciens, les informaticiens et les mathématiciens. Mon exposé se basera essentiellement sur l'article de Douady et Couder intitulé "Phyllotaxis as a Dynamical Self Organizing Process. Part I : The Spiral Modes Resulting from Time-Periodic Iterations" publié dans le *Journal of theoretic Biology.* Pour illustrer mon propos, j'aurai recours à des animations sur Maple, et je prendrai l'exemple de la fleur de Tournesol (ceci entre autres afin de développer un modèle plan ...). L'objectif de cet exposé est en fait de vous expliquer comment construire sur Maple un modèle cohérent de croissance d'une fleur de Tournesol, et comment les fractions continues permettent de dire des choses intéressantes d'un point de vue autant mathématique que biologique.

# 2 Introduction à la Phyllotaxie

## 2.1 Qu'est-ce que la Phyllotaxie ?

Le terme *phyllotaxie* vient du grec *taxis* qui signifie disposition, et *phullon* qui signifie feuille. La Phyllotaxie est donc la partie de la botanique qui s'intéresse aux dispositions particulières que prennent les feuilles sur une tige, ou encore les fleurons sur un tournesol. Encore un peu de vocabulaire : les spirales apparentes sur les photos se nomment les *parastiches.*

## 2.2 Modèles géométriques et modèles dynamiques

L'histoire de la Phyllotaxie remonte à l'Antiquité, et des noms célèbres s'y sont illustrés (comme Léonard de Vinci par exemple). Jusqu'au début du 19e siècle, des modèles géométriques se développent, tendant à reproduire les structures régulières observées : en se basant sur une vision idéalisée des motifs naturels aboutis, on tente de les justifier par des arguments mathématiques (du type "symétrie", "Nombre d'Or"). L'amélioration des moyens d'observation microscopique va ouvrir la voie à une autre famille de modèles, appelés "modèles dynamiques", qui tentent de reproduire artificiellement les structures observées en modélisant des règles d'évolution simples pour décrire la formation et le positionnement relatif des différents éléments botaniques qui forment la plante : tige, feuilles, fleurs, ... L'intérêt de ces modèles dynamiques basés sur des règles de croissance est que l'on obtient spontanément des structures régulières proches de celles observées dans la nature, la souplesse de ces modèles leur permettant de s'adapter aux observations. Enfin, ces modèles ne supposent plus que la nature a une idée précise du résultat final, mais que la structure finale résulte d'un processus dynamique interagissant avec l'extérieur, ce qui est plus conforme à notre vision actuelle du monde.

La phyllotaxie : un système dynamique auto-géré. Première partie : les modes spiralés résultant d'itérations périodiques.

# 3 Les observations de W. Hofmeister

Le modèle que je vais présenter, qui a été développé par Douady et Couder, appartient (on s'en doutait) à cette deuxième famille de modèles. Il se base sur des règles d'évolution décrites en 1868 par Wilhelm Hofmeister, un botaniste allemand. Pour la petite histoire : on dit que c'est l'extrême myopie de Hofmeister qui l'a amené à regarder aussi finement la croissance des bourgeons !

## 3.1 Observation d'un méristème apical

Reprenons les observations de Hofmeister.Vu de l'extérieur, un bourgeon est protégé par les jeunes feuilles en train de pousser. Si on les écarte, on trouve que l'extrémité est occupée par une région centrale lisse et circulaire appelée l'apex. A la périphérie de l'apex on observe des protubérances appelées les primordia, dont la taille croît en s'éloignant du centre. Ces primordia sont au départ indéterminés, puis se différencient en devenant tiges, feuilles, pétales, ... Au cours de la croissance du bourgeon, les cellules qui constituent l'apex se multiplient rapidement, de telle manière que cette extrémité croît tout en conservant une forme identique. A la périphérie de l'apex, les primordia se développent aussi mais restent à la même hauteur sur la tige (regarder par exemple ce que cela donne sur une tige d'asperge) : ils s'éloignent donc de l'extrémité. Dans l'espace qui se forme alors entre eux et l'apex peuvent se développer de nouveaux primordia.

## 3.2 Des règles d'évolution

A partir de ses observations, Hofmeister a dégagé quelques règles d'évolution :
- la tige de l'apex est à symétrie axiale ;
- les primordia se forment à la périphérie de l'apex et, à cause de la croissance de la pousse, ils s'éloignent du centre, radialement ;
- les nouveaux primordia se forment à intervalles de temps réguliers ;
- le primordium naissant se forme dans le plus large espace laissé libre par les précédents ;
- en dehors d'une région centrale, les primordia ne peuvent plus changer de direction angulaire : leur seul mouvement possible est l'éloignement radial.

# 4 Le modèle itératif de S. Douady et Y. Couder

Le passage à un modèle informatique des règles de Hofmeister - et ainsi ouvrant à un traitement mathématique de la question - a été découvert par Douady et Couder en mettant en place l'expérience suivante :

## 4.1 L'expérience des ferro-fluides

Cette expérience a été conçue pour reproduire le plus simplement les caractéristiques de la croissance botanique énoncées par Hofmeister. Le moyen le plus simple de reproduire le fait que le nouvel élément apparaisse dans le plus grand espace laissé par les précédents est d'introduire une interaction répulsive de la part des éléments déposés antérieurement. L'expérience est réalisée de la manière suivante.

Un plat en Téflon rempli d'huile est placé dans le champ magnétique vertical créé par deux bobinages. On dépose des gouttes de ferrofluide avec une certaine périodicité au centre du plat. Le champ magnétique, minimum au centre du plat et maximum à la périphérie, entraîne la goutte du centre vers la périphérie. Ce mouvement radial simule la croissance. Chaque goutte de ferrofluide est polarisée par le champ magnétique, ce qui fait que deux gouttes se repoussent entre elles. Au centre du plat est placée une légère protubérance. La goutte qui tombe sur ce relief y est très instable. Étant aussi repoussée par les gouttes précédemment tombées, elle glisse pour prendre la place la plus éloignée des autres. À une certaine distance du centre, sa position angulaire devient constante et elle suit seulement un mouvement radial. Cette distance est l'équivalent du rayon de l'apex. Les expériences ont abouti à des positions tout-à-fait similaires aux structures naturelles, ce qui laisse à penser qu'un traitement informatique utilisant ces règles devrait fournir des résultats intéressants.

### 4.2 Traduction informatique

La traduction informatique se fait donc sous la forme élémentaire suivante :

– pour modéliser le fait que le nouveau primordium apparaît dans le plus grand espace disponible, Douady et Couder supposent qu'il est soumis à des forces répulsives de la part des primordia déjà formés : on doit donc minimiser une fonction "énergie répulsive" ;
– en programmant ce modèle sur ordinateur, on peut reproduire la formation des primordia, et faire varier la vitesse de croissance de l'apex ou, ce qui revient au même, la vitesse d'éloignement radial des primordia formés.

### 4.3 Premières observations du programme

Les spirales apparaissant, appelées parastiches, se modélisent en reliant chaque point à ses deux plus proches voisins. On constate que ces spirales s'organisent de telle sorte qu'en chaque point partent deux spirales : une vers la droite, l'autre vers la gauche. Le modèle en termes d'énergie répulsive permet de le justifier facilement.

Si $A_1, ..., A_n$ désignent des points déjà calculés, et $E_k(\theta)$ l'énergie de répulsion créée par le point $A_k$ en un point d'angle $\theta$ du cercle unité représentant le bord de l'apex, l'énergie totale en un tel point du cercle est

$$E^T(\theta) = \sum_{k=1}^{n} E_k(\theta).$$

La condition d'apparition du point $A_{n+1} = M(\tau)$ sur le cercle, à un angle $\tau$, correspond à un minimum de la fonction $E^T(\theta)$, donc on a

$$\frac{\partial E^T}{\partial \theta}(\tau) = \sum_{k=1}^{n} \frac{\partial E_k}{\partial \theta}(\tau) = 0.$$

On peut supposer (par des considérations physiques issues de la forme particulière des énergies de répulsion) que le point $M(\tau)$ a en général deux voisins plus proches $A_i$ et $A_j$ dont la contribution en termes de l'énergie répulsive et de la dérivée est prépondérante. Ainsi, on peut écrire

$$\frac{\partial E^T}{\partial \theta}(\tau) \cong \frac{\partial E_i}{\partial \theta}(\tau) + \frac{\partial E_j}{\partial \theta}(\tau)$$

ce qui amène à l'équation (approchée)

$$\frac{\partial E_i}{\partial \theta}(\tau) + \frac{\partial E_j}{\partial \theta}(\tau) = 0.$$

La conséquence immédiate de cette formule est la suivante : les deux dérivées sont de signe opposé. Puisque l'énergie répulsive (de la forme 1/distance) est décroissante lorsque la distance augmente, cela signifie que lorque l'angle $\tau$ bouge un peu, l'une des distances entre $M$ et les points $A_i, A_j$ augmente, et l'autre diminue. Autrement dit, $M$ est situé de part et d'autre des points $A_i$ et $A_j$. Puisque ces points sont par hypothèse les deux plus proches voisins de $M$, ce sont par eux que passent les parastiches : il y en a donc une vers la droite et une vers la gauche.

### 4.4 Angle de divergence

On observe une autre propriété : en numérotant les points par ordre d'apparition, on définit l'angle de divergence comme l'angle entre deux points consécutifs. Au départ, cet angle vaut 180°, puis varie en fonction du nombre de points déjà placés, et de la vitesse d'éloignement. Pour chaque valeur du paramètre de croissance (noté $G$) on observe que cet angle de divergence atteint très rapidement une valeur stable (limite), cette limite étant fonction du paramètre de croissance.

## 5 Un diagramme de bifurcation

### 5.1 Obtention du diagramme - L'Angle d'Or

On résume ces résultats sur un diagramme en portant en abscisse le paramètre de croissance et en ordonnée la valeur limite de l'angle de divergence. Les résultats numériques permettent de tracer un diagramme de bifurcation. On constate que lorsque le paramètre de croissance décroît continûment, la suite est angles de divergence est continue (et que c'est la seul chemin continu sur le diagramme), et converge vers un nombre proche de l'Angle d'Or, qui est la portion du cercle unité coupant une part du cercle correspondant au Nombre d'Or.

Remarquons que ce processus correspond à des observations botaniques : on montre qu'au cours de la croissance réelle d'une plante, depuis la germination de la graine jusqu'à la floraison, il y a diminution progressive du paramètre de croissance. En particulier, dans le cas de la fleur de tournesol, ce paramètre atteint des valeurs extrèmement faibles.

### 5.2 Justification des bifurcations - La suite de Fibonacci

On s'intéresse dans le diagramme de bifurcation au seul chemin continu. Les autres morceaux correspondent à des situations non naturelles (de type plantes soumises à un traitement intensif ou à une réfrigération).

L'idée consiste à compter combien il y a de spirales tournant vers la droite et vers la gauche. On note $(i, j)$ ces nombres. Commençons par quelques illustrations sur Maple. On remarque que l'on obtient à chaque fois deux termes consécutifs de la suite de Fibonacci.

Les simulations montrent que le nombre de parastiches est constant sur certaines plages de valeurs de $G$, et subit une bifurcation (le motif change) de $(i, j)$ à $(j, i+j)$ qui est le doublet suivant dans la suite de Fibonacci. Ces bifurcations correspondent aux bifurcations du diagramme reliant $G$ à l'angle de divergence limite.

### 5.3 Le Nombre d'Or - Fractions continues

Au stade où nous sommes, nous disposons d'une compréhension "fonctionnelle" de l'apparition de la suite de Fibonacci. Il reste à comprendre pourquoi l'angle de divergence tend vers le Nombre d'Or pour des paramètres de croissance faibles.

La succession des bifurcations peut être vue comme une suite de "répulsions" des rationnels : sans ces bifurcations, la structure présenterait un motif "rationnel", comme on peut le voir sur les animations suivantes avec Maple.

Pour que l'assemblage occupe le mieux l'espace (c'est une question de densité ...), on constate qu'il faut choisir un angle de divergence irrationnel. Il serait donc logique que le Nombre d'Or soir le nombre le plus irrationnel ! Cela aurait aussi le mérite de donner une explication intéressante à ces observations numériques et botaniques. Je propose une approche à l'aide des fractions continues.

Commençons par un exemple. Un nombre réel s'écrit souvent sous sa forme décimale, par exemple

$$x = \frac{74}{35} = 2.114285...$$

On peut aussi l'écrire sous la forme

$$\begin{aligned} x &= 2 + \frac{4}{35} \\ &= 2 + \frac{1}{\frac{35}{4}} \\ &= 2 + \frac{1}{8 + \frac{3}{4}} \\ &= 2 + \frac{1}{8 + \frac{1}{\frac{4}{3}}} \\ &= 2 + \frac{1}{8 + \frac{1}{1 + \frac{1}{3}}} \end{aligned}$$

ce que l'on note $x = [2, 8, 1, 3]$, cette décomposition étant appelée la *décomposition en fractions continue* de $x$.

De manière générale, la décomposition en fraction continue est définie de la manière suivante. On pose, si $x$ n'est pas entier,

$$f(x) = \frac{1}{x - [x]}$$

où $[.]$ désigne la partie entière.

On définit la suite (tant qu'elle est bien définie)

$$\begin{aligned} x_0 &= x \\ x_{n+1} &= f(x_n) \\ &= \frac{1}{x_n - [x_n]} \end{aligned}$$

et la suite d'entiers $y_n = [x_n]$. On considère alors la suite de nombres rationnels donnée par la fraction

$$\xi_n = y_0 + \frac{1}{y_1 + \frac{1}{y_2 + \ldots + \frac{1}{y_n}}}$$

notée $[y_0, ..., y_n]$.

Pour le nombre $x$, la suite $[y_0, y_1, ...]$ est appelée la décomposition en fractions continues de $x$, et les $\xi_n$ les réduites du nombre $x$.

Pour le nombre $\pi$, on trouve

$$\pi = [3, 7, 15, 1, 292, 1, 1, ...]$$

Pour le Nombre d'Or, c'est

$$\phi = [1, 1, 1, 1, 1, ...]$$

Notons les rationnels $\xi_n$ sous la forme irréductible $\xi_n = \frac{p_n}{q_n}$ avec $p_n$et $q_n$ entiers premiers entre eux. On peut montrer qu'ils sont caractérisés par :

$$\begin{cases} p_0 = y_0 \\ p_1 = y_0 y_1 + 1 \\ p_n = y_n p_{n-1} + p_{n-2} \end{cases}$$

$$\begin{cases} q_0 = 1 \\ q_1 = y_1 \\ q_n = y_n q_{n-1} + q_{n-2} \end{cases}$$

On retrouve ainsi le résultat bien connu : les réduites successives dans le cas du Nombre d'Or sont les quotients de deux termes successifs de la suite de Fibonacci.

Nous sommes maintenant en mesure de comprendre pourquoi le Nombre d'Or peut être considéré comme le nombre le plus irrationnel (bien qu'il soit algébrique !). Cela repose sur les deux propositions suivantes, pour lesquelles on suppose pour simplifier que $x$ est irrationnel.

**Proposition 6** *Si $n > 0$, $0 < q < q_n$ et $\frac{p}{q} \neq \frac{p_n}{q_n}$ alors*

$$\left| \frac{p_n}{q_n} - x \right| < \left| \frac{p}{q} - x \right|$$

Cela signifie que pour toute fraction de dénominateur inférieur à $q_n$ (ce qui signifie qu'on se donne une borne supérieure à la précision induite par le découpage), la meilleure approximation rationnelle de $x$ est fournie par la réduite de sa décomposition en fraction continue.

Ainsi, on peut dire que la meilleure suite de rationnels convergeant vers un nombre irrationnel est la suite des réduites successives de sa décomposition en fraction continue.

**Proposition 7** *On a pour tout n*

$$\left| x - \frac{p_n}{q_n} \right| < \frac{1}{q_n^2}$$

Cela signifie que la vitesse de convergence, ou encore la qualité de l'approximation de $x$ par ses réduites est mesurée par le carré de la grandeur du dénominateur. Par exemple, cela explique que pour le nombre $\pi$, on obtient une excellente approximation en prenant

$$\begin{aligned} [3,7,15,1,292] &= 3 + 1/(7 + 1/(15 + 1/(1 + 1/292))) \\ &= \frac{103993}{33102} = 3.14159265301190260... \end{aligned}$$

Pour comparer, $\pi = 3.14159265358979...$ et les réduites précédentes et suivantes sont :

$$\begin{aligned} [3,7,15,1] &= 3 + 1/(7 + 1/(15 + 1/1)) \\ &= \frac{355}{113} = 3.14159292... \\ 3,7,15,1,292,1] &= 3 + 1/(7 + 1/(15 + 1/(1 + 1/(292 + 1/1)))) \\ &= \frac{104348}{33215} = 3.14159265392142104... \end{aligned}$$

La réduite suivante ne fait gagner qu'une seule décimale, alors que la réduite précédente avait 3 décimales de moins correctes.

Ainsi, plus les nombres $q_n$ sont petits et plus la convergence est lente. Puisque cette suite est la meilleurs suite convergeant vers $x$, le nombre $x$ est d'autant plus irrationnel que la suite $q_n$ croît lentement. Rappelons-nous alors que cette suite $q_n$ est définie à partir de la décomposition $x = [y_0, y_1, ...]$ par :

$$\begin{aligned} q_0 &= 1 \\ q_1 &= y_1 \\ q_n &= y_n q_{n-1} + q_{n-2} \end{aligned}$$

donc cette suite est la plus petite possible si tous les $y_i$ sont égaux à 1, c'est-à-dire si les suites $p_n$ et $q_n$ sont les suites de Fibonacci (décalées) et si $x$ est le Nombre d'Or. Cela achève l'argumentation.

# 8 Conclusion

## 8.1 La fleur de Tournesol

Le cas de la fleur de Tournesol est particulièrement riche pour la raison suivante : on observe que lors de la formation des fleurons, le paramètre de croissance est tout d'abord très faible, puis augmente à la fin de la formation des fleurs. Cela explique que le nombre de parastiches est très important au bord de la fleur, puis que les spirales s'interrompent et ré-appaissent en quantité inférieure.

En reprenant les modélisations précédentes à angle de divergence constant, en faisant décroître le paramètre de croissance, on peut reproduire des dessins très proches de la fleur de tournesol, et reproduire la formation des fleurons.

### 8.2 Ouverture

Ce modèle défend l'idée que les plantes n'ont pas dans leurs gènes un plan exact de leur forme adulte. Au contraire, un mécanisme simple, universel serait à l'origine des arrangements végétaux ; il serait dynamique, spontané et souple vis-à-vis de l'environnement. Les gènes contrôleraient la physiologie de la croissance, la forme de l'apex, les conditions d'apparition des primordia ...

Cette modélisation n'explique cependant pas tout : en particulier, les phénomènes chimiques qui pourraient êre responsables de la répulsion n'ont pas été mis en évidence (bien qu'on pense à la diffusion de substances inhibitrices dans l'apex, mais les tailles sont trop petites pour effectuer des mesures, pour l'instant ...). Enfin, ce modèle n'est que l'un des modèles possibles, et on peut le raffiner dans le même esprit, pour tenir compte de plus de situations (voir [4] et [5]).

## Références


[1] H. Bailin, *Statphys 19 : The 19th IUPAP International Conference on Statistical Physics, Xiamen, China, July 31 - August 4, 1995,* World Scientific.

[2] S. Douady, Y. Couder, *La physique des Spirales Végétales*, La Recherche 250, janvier 1993, vol. 94.

[3] S. Douady, Y. Couder, *Phyllotaxis as a Dynamical Self Organising Process. Part I : The Spiral Modes Resulting from Time-Periodic Iterations*, J. theor. Biol (1996),178,255-274.

[4] S. Douady, Y. Couder, *Phyllotaxis as a Dynamical Self Organising Process. Part II : The Spontaneous Formation of a Periodicity and the Coexistence of Spiral and Whorled Patterns*, J. theor. Biol (1996),178,275-294.

[5] S. Douady, Y. Couder, *Phyllotaxis as a Dynamical Self Organising Process. Part III : The Simulation of the Transcient Regimes of Ontogeny*, J. theor. Biol (1996),178,295-312.

[6] J.-P. Delahaye, *Le fascinant nombre $\pi$*, Belin.

[7] R. V. Jean, D. Barabé, *Symmetry in Plants*, *Chapter 14 (S. Douady) : The selection of Phyllotactic patterns*, Ser. Math. Biol. and Med., Vol 4, World Scientific.

[8] G. H. Hardy, E. M. Wright, *An Introduction to the Theory of Numbers.*

[9] J. Lelong-Ferrand, J. M. Arnaudiès, *Cours de Mathématiques, Tome 2 Analyse*, Dunod.