

Quelques problèmes posés par la phyllotaxie

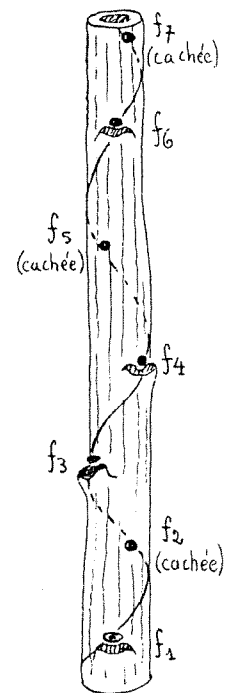
I. QU'EST-CE QUE LA PHYLLOTAXIE ?

La phyllotaxie est l'étude de la disposition des feuilles sur la tige d'une plante ($\varphi\upsilon\lambda\lambda\omicron\nu$ = feuille). Dans ce qui va suivre nous allons nous intéresser à l'un des aspects de cette science donnant de curieux résultats liés à des problèmes d'arithmétique. L'observation est très facile et il n'est pas nécessaire d'avoir recours à des plantes rares : quelques pommes de pin et d'épicéa, une tête d'artichaut, quelques marguerites ou mieux encore des dahlias ; la fleur de tournesol est idéale mais difficile à trouver et non indispensable.

Lorsque les feuilles sont alternes, c'est-à-dire insérées isolément sur la tige, elles sont disposées suivant une hélice de sorte que de chacune d'elles à la suivante il y ait une fraction déterminée de tour. Cette fraction constante pour la plante donnée porte le nom de divergence. Si les feuilles sont largement espacées l'observation est aisée et on trouve pour valeurs les plus fréquentes de la divergence :

$$\frac{1}{2}, \frac{1}{3}, \frac{2}{5}, \frac{3}{8}, \frac{5}{13} \dots$$

Ex : orme : $\frac{1}{2}$, aulne : $\frac{1}{3}$, cerisier : $\frac{2}{5}$.



Rameau à feuilles alternes dépouillé de ses feuilles

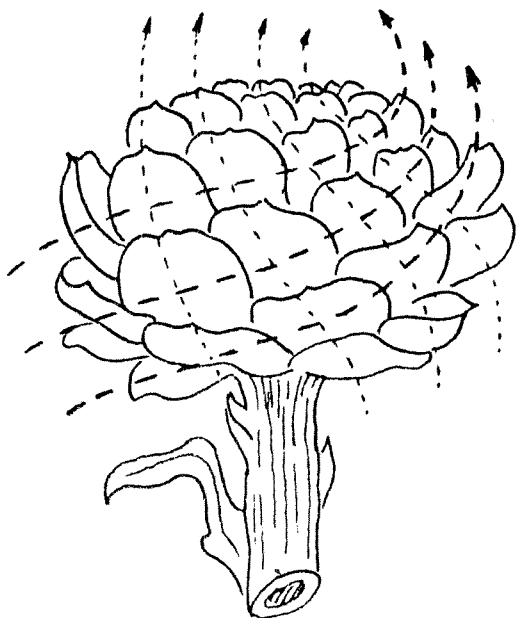
Lorsque les feuilles sont très rapprochées comme pour l'artichaut par exemple, l'étude devient beaucoup plus difficile. Mais on remarque qu'en joignant chaque feuille à la feuille supérieure immédiatement voisine on peut tracer sur l'artichaut 8 rangées tordues en hélices montant dans un sens et 5 montant dans l'autre. Une étude minutieuse donnerait pour divergence $\frac{5}{13}$. Les hélices sont particulièrement visibles sur une pomme d'épicéa (5 dans un sens et 8 dans l'autre et sur une pomme de pin, 8 et 13). La disposition des graines dans une fleur suit en général la même règle.

Nous avons observé dans un dahlia 21 spirales dans un sens et 34 dans l'autre. On trouve des valeurs encore plus élevées pour les fleurs de tournesol (55 et 89 par exemple).

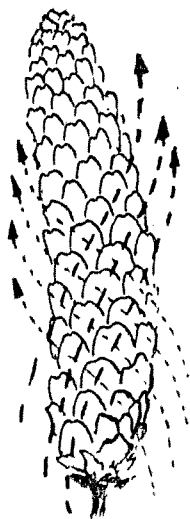
Invariablement les mêmes conclusions s'imposent :

a) La divergence est une fraction $\frac{a}{b}$ telle que $a = u_k$ et $b = u_{k+2}$, les u_i étant des termes de la suite de Fibonacci : 1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21 ... définie par $u_n = u_{n-1} + u_{n-2}$ et $u_0 = u_1 = 1$.

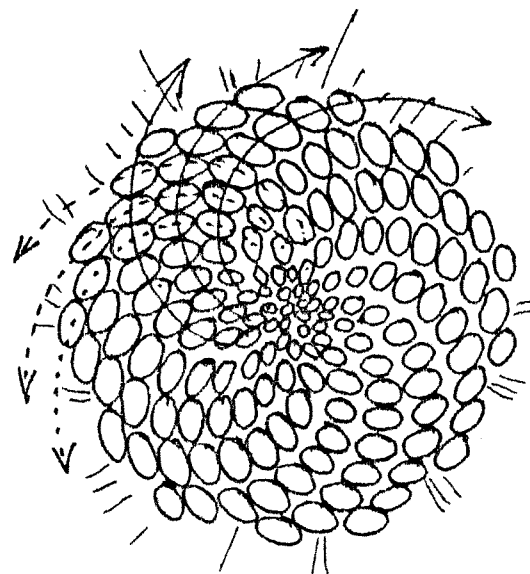
b) Si la divergence vaut $\frac{u_k}{u_{k+2}}$ alors les feuilles ou les graines, lorsqu'elles sont très rapprochées semblent u_k disposées suivant u_k spirales (ou hélices) tournant dans un sens et u_{k+1} spirales tournant dans l'autre sens.



Artichaut : $d = \frac{5}{13}$



Pomme d'épice : $d = \frac{5}{13}$



Graines dans une fleur de tournesol

Essayons d'expliquer de façon plausible ces résultats moyennant certaines hypothèses. Mais auparavant il nous faut reprendre quelques propriétés classiques de la suite de Fibonacci.

II. SUITE DE FIBONACCI ET NOMBRE D'OR

La suite de Fibonacci est donc définie par la relation de récurrence :

$$\forall n \quad u_n = u_{n-1} + u_{n-2} \quad \text{avec } u_0 = u_1 = 1.$$

u_0	u_1	u_2	u_3	u_4	u_5	u_6	u_7	$\dots\dots$
1	1	2	3	5	8	13	21	$\dots\dots$

Quelques propriétés

a) Appelons $\delta(a,b)$ le pgcd de a et b. On peut écrire :

$$\delta(u_n, u_{n+1}) = \delta(u_{n+1} - u_n, u_n) = \delta(u_{n-1}, u_n) = \dots\dots\dots = \delta(1,1) = 1$$

D'autre part :

$$\delta(u_n, u_{n+2}) = \delta(u_n, u_{n+2} - u_n) = \delta(u_n, u_{n+1}) = 1$$

$\forall n$

$$\begin{aligned} &u_n \text{ et } u_{n+1} \text{ sont premiers entre eux} \\ &u_n \text{ et } u_{n+2} \text{ sont premiers entre eux.} \end{aligned}$$

b) $u_{n+1} \cdot u_{n-1} - u_n^2 = (u_n + u_{n-1})u_{n-1} - u_n(u_{n-1} + u_{n-2})$

$$= u_n \cdot u_{n-1} + u_{n-1}^2 - u_n \cdot u_{n-1} - u_n \cdot u_{n-2} = u_{n-1}^2 - u_n \cdot u_{n-2}$$

et comme $u_2 \cdot u_0 - u_1^2 = 1$

$$u_{n+1} \cdot u_{n-1} - u_n^2 = (-1)^{n+1}$$

$$u_{n+1} \cdot u_{n-2} - u_n \cdot u_{n-1} = (u_n + u_{n-1})u_{n-2} - u_n(u_{n-2} + u_{n-3})$$

$$= u_{n-1} \cdot u_{n-2} - u_n \cdot u_{n-1}$$

Donc

$$u_{n+1} \cdot u_{n-2} - u_n \cdot u_{n-1} = (-1)^n$$

On trouve de la même façon

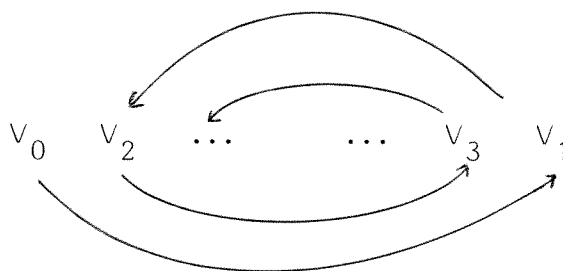
$$u_{n-2} \cdot u_{n+2} - u_n^2 = (-1)^n$$

c) Considérons la suite $V_n = \frac{u_{n+1}}{u_n}$

$$V_n - V_{n-1} = \frac{u_{n+1} \cdot u_{n-1} - u_n^2}{u_n \cdot u_{n-1}} = \frac{(-1)^{n+1}}{u_n \cdot u_{n-1}}$$

Comme la suite des u_n est croissante et que $u_n \rightarrow +\infty$ lorsque $n \rightarrow +\infty$ le terme $V_n - V_{n-1} \rightarrow 0$ lorsque $n \rightarrow +\infty$ et la suite des V_n est croissante pour les n pairs et décroissante pour les n impairs.

On a donc la disposition suivante :



Donc lorsque $n \rightarrow +\infty$ V_n tend vers une limite que nous appellerons $\bar{\Phi}$.

$$\bar{\Phi} = \lim_{n \rightarrow +\infty} \frac{u_{n+1}}{u_n}$$

Calculons $\bar{\Phi}$ $u_{n+1} = u_n + u_{n-1}$

$$\frac{u_{n+1}}{u_n} = 1 + \frac{u_{n-1}}{u_n} = 1 + \frac{1}{\frac{u_n}{u_{n-1}}}$$

$$\lim_{n \rightarrow +\infty} \frac{u_{n+1}}{u_n} = 1 + \frac{1}{\lim_{n \rightarrow +\infty} \frac{u_n}{u_{n-1}}} \quad (\Leftrightarrow) \quad \bar{\Phi} = 1 + \frac{1}{\bar{\Phi}}$$

$\bar{\Phi}$ est la solution positive de l'équation $\bar{\Phi}^2 - \bar{\Phi} - 1 = 0$

$$\boxed{\bar{\Phi} = \frac{1 + \sqrt{5}}{2} \simeq 1,618} \quad (\bar{\Phi} = \text{nombre d'or})$$

Développement en fraction continue

$$\bar{\Phi} = 1 + \frac{1}{\bar{\Phi}} = 1 + \frac{1}{1 + \frac{1}{\bar{\Phi}}} = 1 + \frac{1}{1 + \frac{1}{1 + \dots}}$$

Les premières réduites sont $\frac{1}{1}$, $\frac{2}{1}$, $\frac{3}{2}$, $\frac{5}{3}$,

Supposons que la $n^{\text{ième}}$ réduite soit $\frac{u_n}{u_{n-1}}$

La $(n+1)^{\text{ième}}$ réduite est alors $1 + \frac{1}{\frac{u_n}{u_{n-1}}} = \frac{u_n + u_{n-1}}{u_n} = \frac{u_{n+1}}{u_n}$

Donc : la $n^{\text{ième}}$ réduite de $\bar{\Phi}$ est $\frac{u_n}{u_{n-1}}$

d) Le nombre $\Psi = \frac{1}{\bar{\Phi}^2}$

Ce nombre va jouer un rôle important dans la disposition des feuilles et des graines.

La décomposition de Ψ en fraction continue est immédiate

$$\Phi^2 = 1 + \Phi \implies \Psi = \frac{1}{1 + \Phi} = \frac{1}{2 + \frac{1}{1 + \frac{1}{1 + \dots}}}$$

Les premières réduites sont cette fois : $\frac{1}{2}$, $\frac{1}{3}$, $\frac{2}{5}$, $\frac{3}{8}$, ...

Supposons que la $n^{\text{ième}}$ réduite soit $\frac{u_{n-1}}{u_{n+1}}$. Soit x la $(n+1)^{\text{e}}$ réduite.

$$\text{On a : } \frac{u_{n-1}}{u_{n+1}} = \frac{1}{2 + \frac{1}{1 + \frac{1}{\ddots 1}}} \quad \text{donc} \quad \frac{1}{1 + \frac{1}{1 + \frac{1}{\ddots 1}}} = \frac{1}{\frac{u_{n+1}}{u_{n-1}} - 1}$$

et par conséquent :

$$\begin{aligned} x &= \frac{1}{2 + \frac{1}{\frac{u_{n+1}}{u_{n-1}} - 1}} = \frac{1}{2 + \frac{u_{n-1}}{u_n}} = \frac{u_n}{u_n + u_{n-1}} \\ &= \frac{u_n}{u_n + u_{n+1}} = \frac{u_n}{u_{n+2}} \end{aligned}$$

Conclusion : les fractions $\frac{u_k}{u_{k+2}}$ que nous avons rencontrées à propos de la divergence des feuilles ne sont autres que les réduites de : $\Psi = \frac{1}{\Phi^2} \quad (\simeq 0,382)$.

III. INTERPRETATION MATHÉMATIQUE DES PHÉNOMÈNES OBSERVÉS

Dans ce dernier paragraphe nous allons essayer de répondre à deux questions :

- Pourquoi la divergence prend-elle des valeurs $d = \frac{u_k}{u_{k+2}}$?
- Pourquoi, si $d = \frac{u_k}{u_{k+2}}$, voit-on apparaître u_k spirales tournées dans un sens et u_{k+1} tournées dans l'autre ?

1) La divergence vaut $d = \frac{u_k}{u_{k+2}}$

Représentons la section de la tige par un cercle et l'arc correspondant à la divergence par un arc α . La divergence étant par définition une fraction de circonférence nous allons prendre le cercle entier comme unité de mesure des arcs. Pour faire cette étude il est indispensable de recourir à des figures aussi exactes que possible. Comme $d = \frac{5}{13}$ et $d' = \frac{8}{21}$ correspondent à des valeurs voisines de

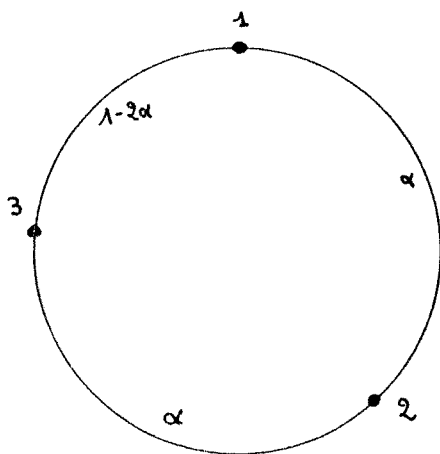
0,38 prenons cette valeur pour nos constructions (ceci correspond à un arc d'environ 137°). Plaçons sur le cercle des points numérotés représentant les bases des feuilles dans l'ordre de leur croissance. La figure confirme alors immédiatement l'hypothèse que nous retiendrons et qui est préconisée par certains auteurs (cf. par exemple : "les formes dans la nature" de P. Stevens) :

|| Lorsqu'une nouvelle feuille n° c vient se placer entre deux feuilles n° a et n° b ($a < b$) elle se place plus près de la feuille la plus âgée n° a que de la plus jeune n° b.

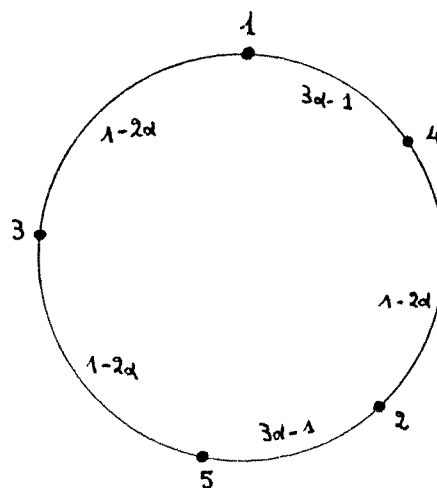
Cette hypothèse est assez naturelle quand on songe que de cette façon les feuilles les plus jeunes et en pleine croissance, b et c en l'occurrence, se gênent le moins possible dans leur développement.

Examinons maintenant en 3 étapes l'apparition des 8 premières feuilles.

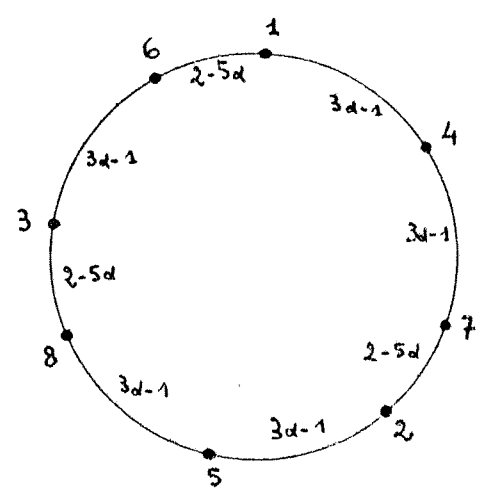
Etape ①.



Etape ②.



Etape ③.



- ① La feuille 3 est plus près de 1 que de 2.
- ② La feuille 4 vient entre 1 et 2 mais plus près de 1 que de 2.
La feuille 5 vient entre 2 et 3 mais plus près de 2 que de 3.
- ③ La feuille 6 vient entre 1 et 3 mais plus près de 1 que de 3.
La feuille 7 vient entre 2 et 4 mais plus près de 2 que de 4.
La feuille 8 vient entre 3 et 5 mais plus près de 3 que de 5.

En tenant compte du fait que l'arc séparant deux feuilles consécutives vaut toujours α on constate qu'à chaque étape le cercle est subdivisé en grands arcs et petits arcs respectivement égaux entre eux. A l'étape suivante les points se placeront sur les grands arcs qu'ils subdiviseront de sorte que les nouveaux grands arcs soient égaux aux anciens petits arcs conformément au tableau suivant.

	1 ^{ère} étape		2 ^o étape		3 ^o étape			n ^{ème} étape	
	Nombre	Valeur	Nbre	Valeur	Nbre	Valeur		Nombre	Valeur
Petits arcs	1	$1-2\alpha$	2	$3\alpha-1$	3	$2-5\alpha$...	u_n	$(-1)^n(u_{n+1}\alpha - u_n)$
Grands arcs	2	α	3	$1-2\alpha$	5	$3\alpha-1$...	u_{n+1}	$(-1)^n(u_{n-2} - u_n\alpha)$

Par récurrence, à l'étape $n+1$:

nombre de petits arcs = nombre de grands arcs de l'étape antérieure

$$= u_{n+1}$$

nombre de grands arcs = nombre de petits arcs + nombre de grands arcs de l'étape antérieure = $u_{n+1} + u_n = u_{n+2}$.

Valeur des grands arcs : $(-1)^n(u_{n+1}\alpha - u_n) = (-1)^{n+1}(u_{n-1} - u_{n+1}\alpha)$

Valeur des petits arcs : $\frac{1 - u_{n+2}(-1)^{n+1}(u_{n-1} - u_{n+1}\alpha)}{u_{n+1}}$

$$= (-1)^{n+1}\alpha u_{n+2} + \frac{1 - (-1)^{n+1}u_{n+2} \cdot u_{n-1}}{u_{n+1}}$$

$$= (-1)^{n+1}\alpha u_{n+2} + \frac{1 - (-1)^{n+1} [(-1)^{n+1} + u_{n+1} \cdot u_n]}{u_{n+1}} = (-1)^{n+1}\alpha u_{n+2} - (-1)^{n+1}u_n$$

$$= (-1)^{n+1}(\alpha u_{n+2} - u_n)$$

Ceci démontre donc les résultats du tableau concernant la $n^{\text{ième}}$ étape. Théoriquement la divergence α , si notre hypothèse se trouve réalisée de façon absolue, doit donc satisfaire aux conditions :

$$1 - 2\alpha < \alpha \implies \alpha > \frac{1}{3}$$

$$3\alpha - 1 < 1 - 2\alpha \implies \alpha < \frac{2}{5}$$

$$2 - 5\alpha < 3\alpha - 1 \implies \alpha > \frac{3}{8}$$

.....

$$(-1)^n(u_{n+1}\alpha - u_n) < (-1)^n(u_{n-2} - u_n\alpha) \implies \alpha < \frac{u_k}{u_{k+2}} \quad \text{indices pairs}$$

$$\alpha > \frac{u_k}{u_{k+2}} \quad \text{indices impairs}$$

$$\Rightarrow \frac{u_1}{u_3} < \frac{u_3}{u_5} < \frac{u_5}{u_7} < \dots < \alpha < \dots < \frac{u_4}{u_6} < \frac{u_2}{u_4} < \frac{u_0}{u_2}$$

$$\Rightarrow \alpha = \Psi = \frac{1}{\Phi^2} \quad (\text{puisque les fractions sont les réduites de } \Psi).$$

\Rightarrow La divergence idéale serait $\alpha = \Psi = \frac{1}{\Phi^2}$ où Φ est le nombre d'or.

$$\text{On trouve } \Psi = \frac{1}{\left(\frac{1+\sqrt{5}}{2}\right)^2} = \frac{3-\sqrt{5}}{2} \simeq 0,381966.$$

Le nombre Ψ est irrationnel, or les divergences sont des fractions. Mais les valeurs rencontrées dans la nature ne sont autres que les réduites de Ψ c'est-à-dire de toutes les fractions celles qui approchent le mieux la valeur idéale $\alpha = \frac{1}{\Phi^2}$.

Il est curieux aussi de constater que les premières réduites (celles où l'approximation est la moins bonne) se rencontrent surtout sur les tiges à feuilles largement espacées. Par contre pour les plantes à feuilles (ou grains) serrées on rencontre des réduites d'un ordre plus élevé.

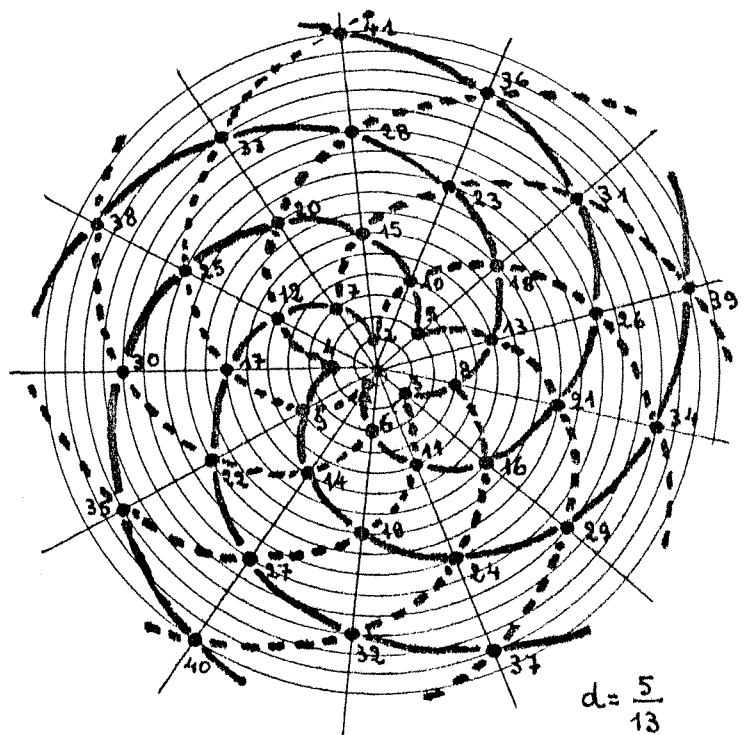
Ex. si $d = \frac{5}{13}$ (artichaut, épicéa) l'approximation est inférieure à 1° ce qui est remarquable compte-tenu de la grosseur des feuilles.

Pour $d = \frac{89}{233}$ (certaines fleurs de tournesol) la précision est de l'ordre de $10''$ ce qui est vraiment stupéfiant !

2) Le nombre de spirales

Lorsque $d = \frac{u_n}{u_{n+2}}$ les points sont tous placés sur l'un des u_{n+2} rayons. Lorsque le point k est situé sur un rayon x le point $k+1$ est situé sur le rayon $x + u_n \pmod{u_{n+2}}$. On peut faire passer un grand nombre de spirales par les points mais les seules qui soient vraiment apparentes sont celles qui joignent les points situés sur des rayons consécutifs.

Cherchons donc h tel que k et $k+h$ soient situés sur deux rayons consécutifs. Il en sera alors de même pour k' et $k'+h$.



Cela conduit à l'une des équations :

$$h \times u_n \equiv 1 \pmod{u_{n+2}} \quad \text{ou} \quad h \times u_n \equiv -1 \pmod{u_{n+2}}$$

ou encore

$$\begin{cases} h \times u_n - p u_{n+2} = 1 & (1) \\ h \times u_n - p u_{n+2} = -1 & (2) \end{cases} \quad (\text{équations diophantiennes linéaires})$$

Les relations suivantes (cf. § III) nous donnent une solution :

$$u_n^2 - u_{n-2} \cdot u_{n+2} = (-1)^{n+1}$$

$$u_{n+1} \cdot u_n - u_{n-1} \cdot u_{n+2} = (-1)^n$$

Comme l'inconnue h seule nous intéresse nous voyons que

$h = u_n$ est solution de l'une des équations (1) ou (2),

$h = u_{n+1}$ est solution de l'autre.

La solution générale étant $h = u_n + l u_{n+2}$ (l entier)

dans un cas et $h = u_{n+1} + l' u_{n+2}$ dans l'autre,

on s'aperçoit que les plus petites solutions positives sont $h = u_n$ et $h = u_{n+1}$ puisque $u_n < u_{n+2}$ et $u_{n+1} < u_{n+2}$.

- a) Si $h = u_n$ les points $1, 1 + u_n, 1 + 2u_n, \dots$ sont sur une spirale
 $2, 2 + u_n, 2 + 2u_n, \dots$ sont sur une 2^o spirale
 \vdots
 $u_n, 2u_n, 3u_n, \dots$ sont sur une spirale.

Il y a donc autant de spirales qu'il y a des classes résiduelles modulo u_n c'est-à-dire u_n .

- b) Si $h = u_{n+1}$ il y a de la même façon u_{n+1} spirales.

Comme le 2^o membre des équations (1) et (2) est tantôt 1 tantôt -1 les spirales a) sont tournées dans un sens et les spirales b) dans l'autre.

La figure ci-dessus nous donne une illustration dans le cas où $d = \frac{5}{13}$.

Nous n'avons abordé que quelques aspects du problème de la phyllotaxie. Ces quelques exemples nous font néanmoins comprendre que la morphologie des êtres vivants est soumise à de véritables lois mathématiques comparables à celles de la physique.

F. Stoltz