THÉORIE DE L'ANGLE UNIQUE

EN PHYLLOTAXIE

PAR

M. C. DE CANDOLLE.

Les botanistes donnent le nom de Phyllotaxie à l'ensemble des lois qui régissent la disposition des organes foliacés sur les tiges. Cette partie de la science a produit deux théories opposées. Depuis C. Schimper qui le premier a signalé l'arrangement spiral, presque tous les botanistes ont admis que la distance angulaire qui sépare les feuilles varie non-seulement d'une espèce à une autre, mais fréquemment aussi dans les différentes parties d'un même individu. Il est vrai qu'ils ont atténué cette apparente complication en signalant des lois remarquables qui relient entre eux ces différents angles. En 1838, deux savants français MM. Bravais et Martins, émirent l'opinion inverse que la distance angulaire des feuilles est constante non-seulement dans les diverses parties de chaque individu, mais même d'une manière générale pour toutes les plantes phanérogames à feuilles alternes. Malheureusement MM. Bravais et Martins n'ayant pas démontré le théorème qui doit servir de base à leur manière de voir, leur hypothèse a eu peu de faveur auprès des maîtres de la science qui continuent à admettre l'existence de plusieurs angles différents.

Ce n'est donc pas sans avoir longtemps hésité que je me hasarde aujourd'hui à plaider la cause de l'angle unique. Afin de faire comprendre la nature de cette question, il me semble nécessaire de rappeler brièvement les traits principaux de l'ancienne théorie.

On comprend qu'on a dû être amené de bonne heure à rechercher les lois de la disposition des feuilles.

L'importance de cette étude est manifeste. Puisque les parties de la fleur ne sont que des feuilles modifiées, leur mode de disposition, leur symétrie comme on dit en botanique, doit être soumise aux mêmes lois. Réciproquement, si on trouve dans la symétrie des parties de la fleur les mêmes lois qu'en phyllotaxie, on aura une preuve de plus de l'identité fondamentale des feuilles modifiées et des feuilles ordinaires.

Un coup d'œil jeté sur un certain nombre de plantes fait bien vite voir que les feuilles sont tantôt éparses à des hauteurs différentes le long de la tige, tantôt réunies par groupes d'un nombre plus ou moins grand de feuilles placées à une même hauteur.

Dans le premier cas, les botanistes disent que les feuilles sont alternes et dans le second cas ils appellent verticille l'ensemble des feuilles situées à une même hauteur.

En examinant les choses avec un peu plus d'attention, on trouve que les feuilles alternes ne sont point disséminées au hasard. Si on les suit toutes de bas en haut, en partant de l'une d'entre elles, on verra qu'après avoir tourné un certain nombre de fois autour de la tige on rencontrera une nouvelle feuille qui semblera située exactement au-dessus de celle dont on est parti. On observe que les feuilles intercalées entre celles qui semblent ainsi superposées sont séparées par une même distance angulaire. Si donc on prend une feuille quelconque pour origine, il faudra toujours tourner le même nombre de fois autour de la tige et passer par le même nombre de feuilles intermédiaires avant d'en trouver une qui se superpose à la première.

L'ensemble formé par une première feuille et celles qui suivent jusqu'à ce qu'on en trouve une située au-dessus de la première, est ce qu'on nomme un *cycle*. En divisant le nombre de fois qu'il faut faire le tour de la tige pour parcourir tout un cycle, par le nombre des feuilles qui forment ce cycle, on obtient la valeur de l'angle qui sépare deux feuilles consécutives. Cet angle est ce qu'on nomme la *divergence des feuilles*.

En étudiant un grand nombre de plantes différentes, on trouvera que les cycles ne sont pas toujours composés d'un même nombre de feuilles, et en déterminant la divergence correspondant à chacun de ces cycles on trouvera des angles différents.

Or les botanistes, après avoir ainsi déterminé la divergence des feuilles dans un grand nombre de plantes et dans les diverses parties de ces plantes, ont reconnu que tous les angles mathématiquement possibles n'existent point dans la nature. Bien plus, tous ceux qu'ils ont trouvés rentrent dans une des séries suivantes :

$$\frac{1}{2} \quad \frac{1}{3} \quad \frac{2}{5} \quad \frac{3}{8} \quad \frac{5}{13} \ldots$$

$$\frac{1}{3} \quad \frac{1}{4} \quad \frac{2}{7} \quad \frac{3}{11} \quad \frac{5}{18} \ldots$$

$$\frac{1}{4} \quad \frac{1}{5} \quad \frac{2}{9} \quad \frac{3}{14} \quad \frac{5}{23} \ldots$$

La première de ces séries fournit à elle seule presque tous les angles connus et ceux des séries suivantes sont deplus eu plus rares à mesure qu'on s'éloigne de la première.

On voit d'ailleurs que chaque terme d'une série peut se former au moyen des deux précédents en additionnant leurs nominateurs et dénominatieurs.

Il en résulte que chaque série n'est autre chose que la suite des réduites d'une fraction continue de la forme simple

$$\cfrac{1}{a + \cfrac{1}{1 + \cfrac{1}{1 \ldots}}}$$

Ainsi on est arrivé à formuler la loi générale de la disposition des feuilles alternes de la manière suivante :

La divergence des organes foliacés est toujours égale à une des réduites d'une fraction continue de la forme

$$\cfrac{1}{a + \cfrac{1}{1 + \cfrac{1}{1 \ldots}}},$$

et de toutes les fractions continues de cette forme, celle qui fournit le plus grand nombre des divergences connues est celle

$$\cfrac{1}{2 + \cfrac{1}{1 + \cfrac{1}{1 \ldots}}}$$

qui donne lieu aux angles de divergence de la série

$$\frac{1}{2}\quad \frac{1}{3}\quad \frac{2}{5}\ \ldots.$$

Le fait que tous les angles de divergence qui existent dans la nature sont les différences réduites de quelques fractions continues simples, a paru un mystère. On a pensé que ces rapports singuliers des angles de divergence entre eux cachaient quelque secret extraordinaire.

C'est ce mystère que MM. Bravais et Martins ont essayé de sonder dans le mémoire cité plus haut.

Ils furent frappés, d'une part, de ce que les angles de chaque série de la nature sont tous des approximations successives d'une même fraction continue, et d'autre part, de ce qu'on n'observe jamais les termes élevés de ces séries que dans les cas d'une grande condensation des feuilles. Cette considération les conduisit naturellement à penser que les divergences d'une même série ne sont, au fond, que des approximations successives d'un seul et même angle. Ils furent confirmés dans cette opinion par la remarque que les divergences d'ordre un peu élevé dans chaque série sont en réalité si peu différentes les unes des autres, qu'ils doivent différer extrêmement peu de la véritable valeur de la fraction continue, dont ils sont les réduites.

Ainsi, dans la série la plus connue, $\frac{3}{8}$ et $\frac{5}{13}$ ne diffèrent que de $\frac{1}{104}$ de circonférence, quantité inappréciable à l'œil sur presque toutes les tiges.

Malheureusement MM. Bravais et Martins n'ont pas poussé leur investigation au delà de ces rapprochements. Ils se sont contentés d'exposer avec clarté et précision un certain nombre de conséquences importantes de l'arrangement spiral, telles que la nature des parastiches et les différences essentielles entre la disposition alterne et la disposition verticillaire. La plupart des botanistes ont trouvé le mémoire de MM. Bravais et Martins trop mathématique et point assez concluant. La théorie de l'angle unique a été ainsi rejetée par presque tout le monde, sans qu'on l'ait examinée à fond.

Il m'a toujours semblé cependant qu'on ne pourrait jamais comprendre le véritable rôle des fractions continues dans la nature, sans avoir établi d'abord toutes les conséquences mathématiques de l'arrangement spiral.

L'existence des séries de réduites est-elle une conséquence nécessaire de l'arrangement spiral? Telle est la question qui m'a paru résumer tout le conflit, et je me suis appliqué à la résoudre. Dans ce but, j'ai cherché à déterminer géométriquement la relation générale de points équidistants disposés en hélice autour d'un cylindre, par rapport à l'un d'entre eux pris comme origine. On voit que je n'ai abordé que le cas de points situés sur une seule hélice. C'est celui des feuilles alternes, et je m'en réfère, pour tout ce qui concerne les verticilles, au mémoire de MM. Bravais et Martins, dans ce qu'il contient de général sur ce sujet [1]. Cela dit, je vais démontrer le théorème suivant, dont les conséquences seront décisives.

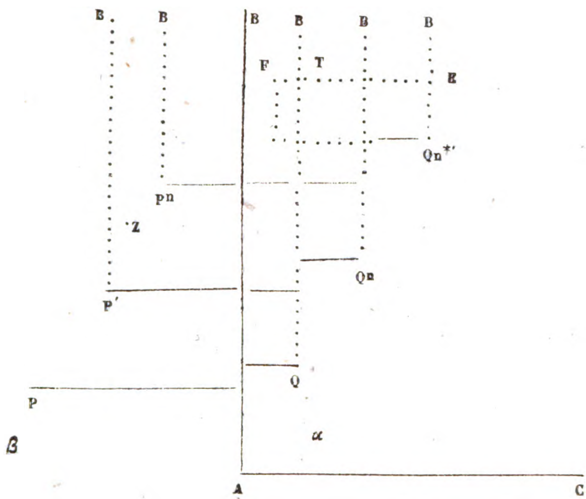
Théorème.—Si on a une suite de points séparés par une même distance angulaire irrationnelle, et dont le lien géométrique soit une hélice enroulée autour d'une surface cylindrique, il existera une série de ces points qui seront de plus en plus rapprochés de la directrice passant par l'un d'entre eux pris comme origine, et tels que chacun d'eux

[1] Mon ami M. L. de la Rive, connu par ses travaux de physique mathématique, a bien voulu vérifier l'exactitude de mes démonstrations, et je saisis avec empressement l'occasion de lui témoigner ma vive reconnaissance.

en sera plus rapproché qu'aucun des précédents. Ces points, de plus en plus rapprochés de cette directrice, seront situés alternativement de chaque côté d'elle.

Pour le démontrer, supposons qu'on ait développé la surface cylindrique ainsi que l'hélice sur un plan B A C, soit A B la directrice passant au point d'origine. Soit δ la divergence des points que je supposerai tous numérotés à partir du point A, pris comme 0.

Supposons qu'après un premier tour de circonférence l'hélice coupe la directrice A B entre deux numéros distants de cette ligne, l'un de l'angle α à droite, et l'autre de l'angle β à gauche.



Si δ est irrationnel, α et β doivent être incommensurables. Examinons d'abord le cas où α est plus petit que β, et est contenu au plus n fois dans β, n étant entier. Au second tour, la distance de droite à la directrice sera égale à 2 α, et celle de gauche à $\beta-\alpha$. Il est clair qu'à chaque tour la distance de droite ira en augmentant et celle de gauche en diminuant, jusqu'à ce qu'on rencontre un point distant à gauche de $\beta-n\alpha$. Au tour qui suivra, la distance de gauche sera de nouveau plus grande, et celle de droite égale à $(n+1)\ \alpha-\beta$. Ce dernier angle est nécessairement plus petit que α. A partir de ces deux distances minima $\beta-n\alpha$ et $(n+1)\alpha-\beta$ les distances de droite vont de nouveau en augmentant, et celles de gauche en diminuant.

Dans le cas où β aurait été contenu un certain nombre de fois dans α, c'est le contraire qui aurait eu lieu. Dans l'un et l'autre cas, on trouvera nécessairement au-dessus de A deux points situés à droite et à gauche, à des distances plus petites qu'aucune de celles qui précèdent et qu'aucune de celles qui suivent immédiatement.

On conçoit qu'il doit exister d'autres distances minima au-dessus de ces deux premières. Pour comprendre comment ces autres minima se suivront, examinons le cas général où on aurait trouvé deux points P et Q situés à droite et à gauche de A B, tels que leurs distances P et Q à cette ligne fussent plus petites qu'aucune de celles qui précèdent, et tels qu'il n'y ait entre P et Q aucun autre minimum plus petit que P le plus grand.

Soit T le nombre de tours que l'hélice fait entre A et Q, et R le nombre de ces tours entre A et P. Supposons la différence T—R quelconque. Voyons d'abord le cas où Q serait compris au plus n fois dans P.

Menons la directrice Q B. Après T tours au-dessus de Q, on trouvera un point Q^n distant à droite de Q B de l'angle Q. Entre Q et Q′, il n'y aura pas de point plus rapproché de Q B que Q′. En menant la directrice Q′ B et répétant le même raisonnement, on trouvera une série de points $Q\ Q' \dots Q^n$, qui seront les plus rapprochés de A B qui puissent exister entre A et Q^n à droite.

De même, en faisant R tours au-dessus de $Q\ Q'$, etc., on trouvera une série de points $P'\ P''\ P^n$ de plus en plus rapprochés à gauche de A B, et tels que ce dernier P^n en soit distant de $P - N\,Q < Q$. Ce dernier point sera plus rapproché de A B qu'aucun de ceux qui précèdent. De plus, il ne peut y en avoir aucun autre entre P^n et P^{n-1} à gauche de P^n entre les directrices $P^n\,B$ et $P^{n-1}\,B$. Car supposons qu'il en existât un, tel que z. Menons la directrice z B. Le point P^n devrait être séparé de z B par un angle moindre que Q.

Or, pour trouver au-dessus de z, à droite de la directrice z B, un point qui n'en soit pas plus éloigné que Q, il faut faire plus de T tours. D'autre part, il ne saurait y avoir T tours possibles entre z et P^n. Donc, tout point situé entre P^n et P^{n-1}, à gauche de P^n, doit en être distant d'un angle plus grand que Q.

On pourrait en dire autant de tous les points situés entre P^{n-1} et P^{n-2}, à gauche de P^{n-1}, et. ainsi de suite jusqu'aux points situés au-dessous de P à gauche. D'ailleurs il est clair qu'au-dessus de P^n les distances de gauche vont de nouveau en augmentant.

Donc P^n est le premier minimum plus petit que Q. Il est situé de l'autre côté de A B et égal à l'avant-précédent, diminué d'un nombre entier de fois le précédent.

On pourrait répéter le même raisonnement sur P^n et Q envisagés ensemble. On trouverait du côté de Q une série de points allant en se rapprochant de A B, et si P^n est compris M fois dans Q, on arrivera à un point distant à droite de A B, de $P^n - M\,Q$, plus rapproché de cette ligne qu'aucun des précédents. On prouverait comme ci-dessus que tout point situé à droite de $P^n - MQ$, et au-dessous, en est distant d'un angle plus grand que P^n. En jetant un coup d'œil sur le rectangle EFQ^{n+1} formé en menant après R tours au-dessus de Q^{n+1} la ligne $EF = P$, on voit que $Q^{n+1} - P$ est égal à $Q - P^n$. D'autre part, si P^n est contenu au plus une seule fois dans Q, le minimum de droite qui suit P^n doit être $Q - P^n$. On voit que ce cas n'est autre que celui où Q^{n+1} est minimum.

Il est bon aussi de remarquer que tout ce qu'on a dit dans le courant de la démonstration reste vrai si P et Q sont au même niveau, c'est-à-dire lorsque nos deux premiers numéros correspondent à des minima.

Enfin, il est clair que tous ces raisonnements conduiraient aux mêmes résultats, en supposant Q plus grand que P.

Donc, au-dessus des deux minima P et Q, ou $\beta - n\alpha$ et $(n+1)\alpha - \beta$, il y en aura une série d'autres situés alternativement de chaque côté de A B, et les numéros correspondants à ces minima seront toujours plus rapprochés de A B qu'aucun de ceux qui les précèdent. C. Q. F. D. Les numéros correspondants à ces minima seront toujours précédés et immédiatement suivis de points plus éloignés qu'eux de la directrice A B. En outre, après chaque minimum, il faudra remonter dans l'hélice au moins aussi haut pour en trouver un nouveau minimum plus petit.

On voit que le nombre de tours de l'hélice entre l'origine et un de ces points de plus en plus rapprochés est toujours égal à la somme du nombre de tours entre l'origine et l'avant-précédent-minimum augmenté d'un nombre entier de fois le nombre de tours correspondant au précédent minimum. Les numéros correspondant à ces minima croissent suivant la même loi.

Donc, si pour chacun de ces minima on forme la fraction qui a pour nominateur le nombre de tours et pour dénominateur le numéro correspondant, on a une suite d'approximations de la divergence qui se suivent en produisant une série de la forme

$$(1)\qquad \frac{p}{q},\ \frac{r}{s},\ \frac{p+nr}{q+ns},\ \frac{r+(p+nr)n'}{s+(q+ns)n'}\ldots$$

Ces fractions sont évidemment la suite des réduites d'une fraction continue de la forme

$$\cfrac{1}{a+\cfrac{1}{b+\cfrac{1}{n+\cfrac{1}{n'\ \ldots}}}}$$

Tout ce qu'on a dit d'une hélice s'enroulant sur un cylindre peut se dire d'une hélice s'enroulant sur un cône ou sur un cône tronqué ou renversé. Il suffit pour appliquer la démonstration à de semblables surfaces de supposer les différents points projetés sur un cylindre enveloppant, en conservant leurs distances angulaires.

Dans le cas particulier où les quotients successifs $n\ n'\ n''\ldots$ sont tous égaux à l'unité et où les deux premiers minima ont lieu au premier tour, la fraction continue prend la forme

$$\cfrac{1}{a+\cfrac{1}{1+\cfrac{1}{1\ \ldots}}}$$

où on reconnaît celle qui donne naissance aux angles de divergences observés dans la nature.

Il est bien évident que ce sont les points de plus en plus rapprochés de la directrice A B que l'œil sera tenté de considérer comme situés sur cette verticale.

Plus le pas de l'hélice sera raccourci, plus sera grande l'exactitude avec laquelle l'œil jugera le véritable écartement des points. Si donc nous supposons que le pas de l'hélice aille en se raccourcissant, ce sont les points de plus en plus rapprochés de la directrice AB qui sembleront successivement superposés au point d'origine. Il est clair que si la divergence est telle que la fraction continue soit

$$\cfrac{1}{2 + \cfrac{1}{1 + \cfrac{1}{1 \ldots}}}$$

chaque superposition apparente produira un des cycles de la série :

$$\frac{1}{2} \quad \frac{1}{3} \quad \frac{2}{5} \quad \ldots$$

et toutes les valeurs de la divergence qui correspondraient à une des autres fractions continues observées fourniraient les différents termes de la série correspondante.

Si l'angle de divergence n'est pas irrationnel, on ne trouvera qu'un certain nombre de points de plus en plus rapprochés donnant les termes correspondants aux premières réduites, et le dernier de ces points sera situé exactement sur la ligne AB. Dans ce cas-là, quelle que soit la petitesse du pas de l'hélice, il ne pourra y avoir de superposition plus apparente que celle correspondant à ce dernier point.

Dans l'un et l'autre cas, soit que la superposition exacte n'ait lieu qu'après un certain nombre de points de plus en plus rapprochés, soit que la divergence soit irrationnelle, *les cycles de plus en plus apparents correspondront à une série de valeurs de plus en plus approchées de la divergence et formant une suite telle que la série* (1), *cette suite pouvant prendre les formes observées dans la nature.*

Revenons maintenant à la question botanique.

Sur un même rameau on voit apparaître successivement une série de cycles d'ordres de moins en moins élevés à mesure que l'axe du rameau s'allonge et tous ces cycles successifs correspondent aux termes d'une série de la forme (1). Donc en vertu de ce qui précède ces séries de cycles qu'on retrouve chez diverses plantes ou dans les différentes parties d'une même plante, correspondent chacune à un seul et même angle de divergence que l'œil apprécie plus ou moins bien, suivant la condensation plus ou moins grande des feuilles.

On peut alors prendre indifféremment pour la valeur de cet angle ou bien le terme le plus élevé de chaque série, ou bien la limite vers laquelle tend cette série. Dans le premier cas on admet un angle unique rationnel qu'il faudra changer contre un autre dès qu'on trouvera un terme plus élevé de la même série.

Dans le second cas on admet un angle unique irrationnel qui expliquera tous les cas présents et à venir.

Les botanistes ont paru s'effrayer de ce terme: *irrationnel.* Mais que veut-il dire en langage botanique? Il signifie uniquement qu'aucune feuille n'est rigoureusement superposée à une autre. Ne pourrait-il pas y avoir quelque raison anatomique qui exigeât que les feuilles, au moment où elles naissent très-rapprochées les unes des autres sur un cône végétatif, ne fussent pas exactement superposées ?

En admettant la théorie de l'angle unique, on verra que de tous ceux qui existent dans la nature, le plus grand est celui de la série la plus commune

$$\frac{1}{2} \quad \frac{1}{3} \quad \frac{2}{5} \quad \ldots$$

Cet angle est celui pour lequel la surface de tige est la plus près d'être égale des deux côtés d'une même feuille. Or les botanistes ont observé que dans le cas où les limbes de feuille ne sont pas symétriques, leur plus grand développement a toujours lieu du côté de l'angle le plus grand.

Si, comme on le dit, les angles correspondant aux autres séries sont plus fréquents chez les végétaux fossiles, la fréquence de l'angle plus grand compris entre $\frac{1}{2}$ et $\frac{1}{3}$ indiquerait-elle une tendance vers une symétrie plus grande des limbes ?

Enfin le fait que l'angle compris entre $\frac{1}{2}$ et $\frac{1}{3}$ est commun à presque tous les phanérogames, ainsi qu'à un grand nombre de cryptogames, est certainement un indice de la communauté d'origine de tous ces végétaux. Il me semble que je ne saurais trop insister, en terminant, sur cette conséquence de la théorie de l'angle unique.