

Sur le formalisme continu en cinétique de croissance

Discontinuité temporelle et mémorisation

Sous ce titre de portée très générale examinons brièvement les deux points suivants :

- implications du choix du formalisme : continu *versus* discret ;
- signification de l'existence de discontinuités.

Continu *versus* discret

Nous avons vu à propos des modèles structurés (chap. 20 du livre [Biomathématiques de la croissance](#) de R. Buis) que l'analyse d'une cinétique de croissance pouvait être conduite soit selon un *formalisme continu* (systèmes différentiels), soit selon un *formalisme discret* (théorie des automates). Le premier se fonde sur le fait qu'il s'agit d'un processus dont l'évolution spatio-temporelle des vitesses instantanées locales amène des changements d'état aboutissant à un état final caractéristique dont on peut préciser les propriétés et les conditions de réalisation. Le second pose l'existence d'états distincts dûment répertoriés *a priori*, le phénomène pouvant être décrit par le jeu des règles logiques fixant les connexions entre ces états discrets. Cette approche de nature cybernétique, dite de *cinétique logique*, n'est pas irréductible à la première. Nous en verrons plus loin un exemple de connexion.

L'importance qu'il convient d'accorder au continu peut aisément s'illustrer en se référant à l'exemple très simple de la croissance d'une population de cellules. Celle-ci en effet est marquée par l'absence de synchronisme des divers événements élémentaires (naissance, différenciation, mortalité) d'une cellule à l'autre, même en conditions bien contrôlées *in vitro* et avec un explant initial supposé homogène. Il ne s'agit pas de méconnaître le principe de cellularité (souvent mis en avant par Lindemayer) qui consiste à baser toute représentation d'une croissance sur cet événement discret fondamental qu'est la production de nouvelles unités. Mais il reste qu'en pratique toute série de mesures de croissance est l'expression d'un ensemble de processus conjoints évolutifs, parfois multi-échelles, qui se traduisent aux yeux de l'observateur par l'existence de singularités dont il convient d'explicitier leur survenue et leur stabilité.

Ces deux positions de principe illustrées ici à propos d'un cursus de croissance sont évidemment à ramener à un problème plus général, celui de la *dualité continu/discret* en biologie et plus largement en sciences expérimentales. Notons ici quelques remarques intéressantes sur notre sujet.

► Bien que le temps physique ait la nature du continu, les cinétiques biologiques ne présentent pas nécessairement cette propriété. Macroscopiquement en effet la croissance autonome d'une entité biologique peut comporter des phases de pause ou de dormance. Par exemple : le développement caulinaire résulte d'un ensemble d'unités en croissance continue sur un laps de temps donné, et d'unités temporairement dormantes, de sorte que la cinétique comporte phénoménologiquement une part de discret résultant de discontinuités temporelles dans l'activité de certaines parties du système.

► Plus généralement tout système structuré ressort à la fois du continu et du discret. Il est *discret* par sa nature en classes d'éléments avec sa représentation en graphes orientés (flux et boucles de rétroaction). Mais il est *continu* par sa dynamique (hors périodes de dormance).

- ▶ La représentation d'une croissance ne se restreint pas à la simple cinétique $y_j(t)$ pour toute variable j . Cette dépendance temporelle explicite est à compléter par des fonctions implicites du temps du type $F(y_1, y_2)$ pour un couple de variables. Ce que l'on fait avec les diagrammes d'allométrie (chap. 8 du livre [Biomathématiques de la croissance](#) de R. Buis) et avec les trajectoires dans un espace de phases (système dynamique). Toute singularité peut ainsi être rapportée soit au temps physique, soit à l'état du système en termes de variables d'état.
- ▶ Précisons enfin les termes *discret* et *discontinuité*. La dépendance temporelle d'une variable donnée, par exemple le démarrage d'une nouvelle unité de croissance, peut être sujette à l'existence d'un effet retard (*lag*). Or celui-ci ne se réduit pas à un simple décalage temporel, en rapport avec une période d'incubation ou de maturation. Autre qu'un simple délai temporel une cinétique peut s'accompagner d'un phénomène d'*hystérésis* (ou de mémoire) qui se manifeste par d'importantes discontinuités que l'on observe dans différents systèmes physiques et biologiques. Nous reviendrons plus loin sur ce type important de caractéristique dynamique.
- ▶ Plus généralement toute action modulant une vitesse de croissance peut être instantanée (ou considérée telle) ou retardée. L'existence d'un délai peut être interprétée comme ressortant d'un processus de mise en mémoire, *i.e.* en termes d'information (*lato sensu*) avec le jeu stockage-rappel. Détaillons un peu cette question en cinétique de croissance végétale.

Sur le continu et le discontinu en cinétique de croissance

D.1. Dynamique avec hystérésis

Rappelons brièvement la nature formelle du phénomène d'*hystérésis* qui fut mis en évidence à l'origine dans l'étude de l'effet des variations du champ magnétique sur le phénomène d'aimantation. Expérimentalement, par augmentation progressive de l'intensité du champ, on procède à l'aimantation d'une substance ferromagnétique (non encore aimantée) jusqu'à saturation. Dans un deuxième temps on observe que la diminution du champ ne permet pas le retour à la valeur nulle initiale. Les deux courbes d'aimantation et de désaimantation ne sont pas identiques, décrivant un cycle dit d'hystérésis. Du fait de leur décalage on dit que ce phénomène de ferromagnétisme présente une *mémoire* puisque l'effet de tout nouveau changement du champ sur cette substance aimantée est fonction de l'histoire de celle-ci. La courbe d'action dépend de l'état antérieur, plus exactement du chemin suivi antérieurement, selon le schéma classique de la figure D1.

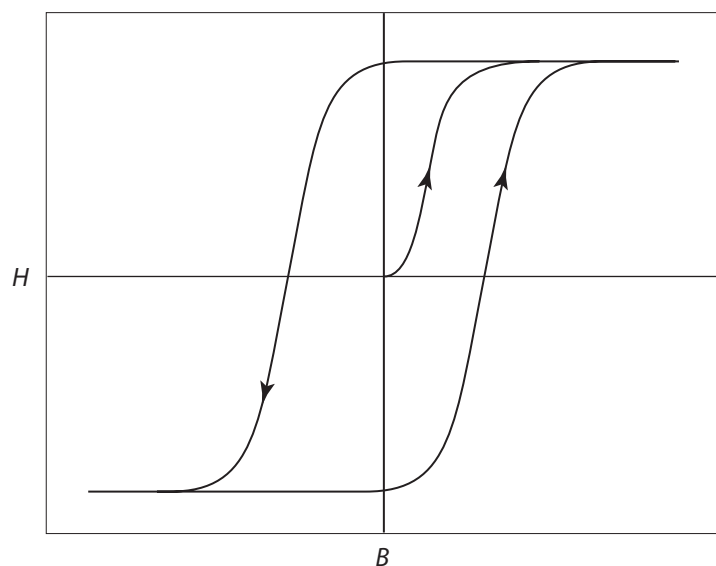


Figure D1 - Cycle d'hystérésis (B, H) d'un matériau ferromagnétique
 H est l'excitation magnétique et B le champ magnétique.

Certains phénomènes de croissance présentent cette propriété d'hystérésis, aussi bien en morphogénèse végétale qu'en dynamique des populations. Donnons-en quelques exemples.

D.1.1. Dynamique de croissance d'un système végétation-prédateur

Considérons le couple (croissance d'une biomasse végétale de densité V , sa consommation par un prédateur de densité P). Cette phénoménologie est bien étudiée dans le cas concret de la recherche d'un équilibre entre la culture d'une espèce fourragère et sa consommation *in situ* par un herbivore (voir par exemple May, 1977). Une situation analogue est celle de la régénération d'un peuplement végétal exploité (contrôle de la croissance et de la production d'une prairie ou d'une forêt par exemple). Ce qui rejoint le problème écologique général de la gestion raisonnée de populations naturelles soumises à prélèvement.

On écrit que la croissance de la biomasse végétale résulte du bilan entre une fonction de croissance autonome $G(V)$ et une fonction de consommation par prédation $C(V, P)$. Celle-ci dépend à la fois de la densité du prédateur et des ressources disponibles. Soient les hypothèses suivantes :

- la croissance végétale est de type logistique ;
- la vitesse spécifique du prédateur est de type sigmoïde à saturation (fonction de Hill) : la consommation par unité de prédateur augmente plus vite que linéairement avec l'accroissement des ressources, puis décroît jusqu'à une limite correspondant à une consommation unitaire maximale (réponse fonctionnelle de type III de Holling).

Avec une formulation simple pour ces deux fonctions nous avons :

$$\frac{dV}{dt} = aV\left(1 - \frac{V}{K}\right) - \frac{bPV^2}{c + V^2} \quad c > 0 \quad [1]$$

La prédation équivaut formellement à une variable de contrôle agissant sur la production effective de biomasse végétale au regard de son potentiel autonome prévu par la logistique ($K = V_{\max}$).

En simplifiant [1] avec le changement de variables $X = V/V_{\max}$; $Y = bP/(aV_{\max})$; $\tau = at$, nous avons en variables sans dimensions :

$$\frac{dX}{d\tau} = X(1 - X) - \frac{X^2 Y}{c/K^2 + X^2} \quad [2]$$

► *Stationnarité* : l'équilibre du système (croissance végétale = prédation) ($dX/d\tau = 0$) correspond aux intersections des graphes $G(X)$ et $C(X, Y)$, soit les racines réelles positives de l'équation du 3^e degré :

$$X^3 - X^2 + (c + Y)X - c = 0 \quad [3]$$

A priori il y a donc possibilité de *multistationnarité*. On remarque graphiquement que le nombre d'intersections des deux graphes dépend de la valeur de Y (on dit la charge du système en prédateurs). Bornons-nous à préciser les situations suivantes correspondant à trois cas de densité du prédateur avec $c = 0,01$ (fig. D2) :

- faible densité ($Y = 0,10$) : 1 point d'équilibre unique de V , situé légèrement en-dessous de la biomasse maximale de la logistique ;
- forte densité ($Y = 0,35$) ; 1 point d'équilibre unique avec une faible biomasse végétale ;
- densité intermédiaire ($Y = 0,22$) ; multistationnarité avec 1 état d'équilibre instable C et deux stables B et D.

L'équation [3] nous donne respectivement pour ces 3 valeurs du prédateur Y : 1, 1 et 3 racines réelles.

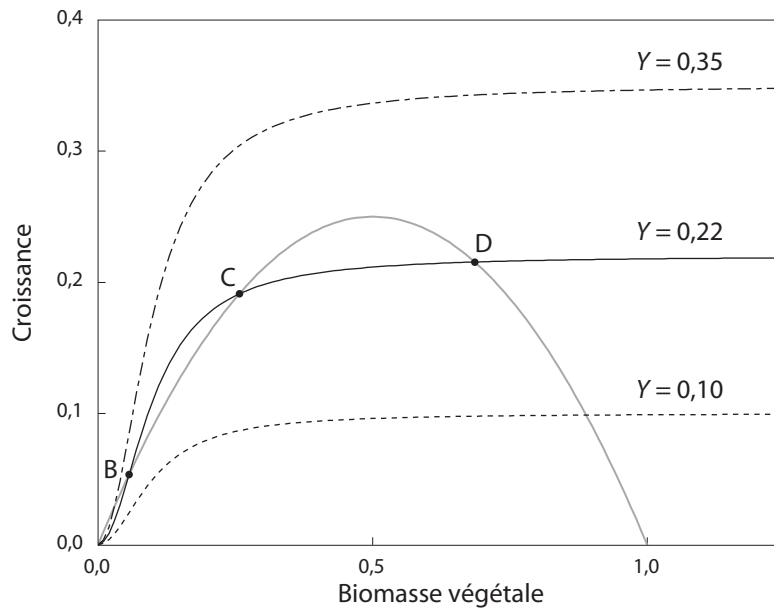


Figure D2 - Equilibre croissance-prédation

En ordonnées : composantes de la vitesse de croissance végétale dX/dt . En gris : croissance logistique autonome ; en noir : consommation pour 3 densités de prédateur Y . Les intersections donnent les valeurs stationnaires X^* .

La courbe des états stationnaires (fig. D3) permet de visualiser l'évolution de la biomasse végétale en fonction de l'intensité de la prédation. Sur la branche $N_1M_2M_1$, c'est-à-dire pour $Y_1 < Y < Y_2$, ce système présente 3 points d'équilibre : 2 stables (arc N_1M_2 et arc M_1N_2) et 1 instable (arc M_1M_2). La propriété d'hystérésis est caractérisée par l'existence de deux points de rupture M_1 et M_2 , chacun provoquant une discontinuité dans le parcours de ce graphe. Leur signification sur la dynamique de cet écosystème s'observe en comparant le chemin des états d'équilibre consécutif à une augmentation de la prédation (de gauche à droite avec le saut M_2N_2) et à une diminution de celle-ci (de droite à gauche avec le saut M_1N_1).

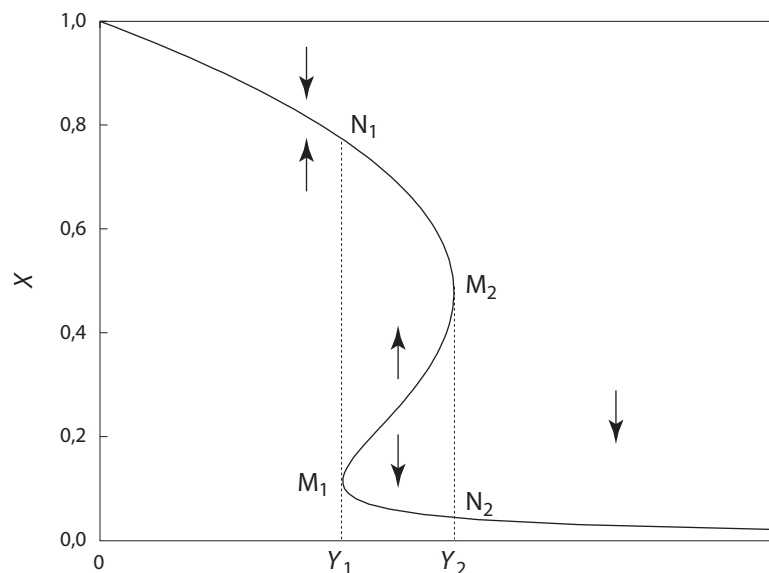


Figure D3 - Graphe des états stationnaires

Existence de deux points de rupture (*breakpoints*) M_1 et M_2 amenant les sauts $M_2 \rightarrow N_2$ et $M_1 \rightarrow N_1$.

Remarque - La multistationnarité bien explicitée à la figure D2 constitue une caractéristique fondamentale de ce système. Toutefois les conditions de stabilité ne sont pas toujours aussi bien définies, posant la question de la *stabilité structurelle*. Ainsi certains modèles de dynamique de populations peuvent présenter une forte sensibilité à leur structure qui peut modifier les conditions d'instauration d'une insta-

bilité. C'est le cas du modèle de proie-prédateur de Rosenzweig-MacArthur qui s'intéresse à l'effet d'un enrichissement du milieu en ressources sur l'équilibre de deux espèces proie-prédateur. Ce système est structurellement instable. Au voisinage de l'équilibre il suffit en effet d'une très légère modification du rapport des fonctions de consommation de ressources et de croissance de la proie (position de l'intersection des isoclines des deux espèces) pour perturber qualitativement la dynamique, d'où des difficultés d'interprétation et de prévision. Dans ce cas particulier cela peut être rapporté à l'incertitude sur la forme des composantes de base que le modèle a posé être mathématiquement similaires, de type sigmoïde¹. Bien entendu cette question de sensibilité liée à la structure peut valoir pour d'autres modèles de cinétique de croissance.

D.1.2. Dynamique de croissance d'un système à 3 espèces : végétation-ravageur-prédateur

Soit un écosystème constitué d'une espèce végétale dont le feuillage est consommé par un ravageur phytophage (insecte) qui constitue lui-même la proie d'un prédateur. Il est illustré par l'exemple classique des forêts de Conifères au Canada parasitées par une chenille de Lépidoptère (*Choristoneura sp.*, tordeuse de l'Épicéa), celle-ci étant consommée par diverses espèces d'oiseaux. Ce système est remarquable par l'éruption du ravageur à des périodicités de l'ordre de quelques dizaines d'années (34-72 ans), alors que la durée de chaque pic de fortes densités de chenilles est beaucoup plus brève (7-16 ans). Au point de vue cinétique ce système est constitué d'une *variable rapide* (nombre N de chenilles à forte vitesse de propagation) et d'une *variable lente* (superficie foliaire S des arbres) la régénération du feuillage étant plus lente que la multiplication des autres espèces en jeu.

Une analyse détaillée de ce système est donnée par Ludwig *et al.* (1978) que nous allons résumer en tant qu'exemple d'un comportement avec hystérésis à 3 dimensions. La démarche consiste dans un premier temps à considérer la dynamique des variables rapides, à variable lente constante. D'une manière similaire au cas précédent, posons la croissance du ravageur phytophage comme le bilan entre leur reproduction et leur mortalité (consommation par le prédateur) :

$$\frac{dN}{dt} = aN\left(1 - \frac{N}{K}\right) - \frac{\beta N^2}{\alpha^2 + N^2} \quad [4]$$

La charge biotique maximale K comme ressource potentielle pour le ravageur est ici une variable déterminée par la biomasse foliaire disponible. Le nombre de prédateurs (dont on ne connaît pas la cinétique) ne figure pas explicitement : il est traité comme un paramètre β . Avec des variables sans dimensions : $u = N/\alpha$; $q = K/\alpha$; $r = a\alpha/\beta$; $\tau = \beta t/\alpha$; le système précédent s'écrit :

$$\frac{du}{d\tau} = ru\left(1 - \frac{u}{q}\right) - \frac{u^2}{1 + u^2} = f_1(u, q, r) - f_2(u) \quad ; \quad u \in [0, 1] \quad [5]$$

$u \ll 1$ signifie $N \ll \alpha$, c'est-à-dire une consommation négligeable du feuillage.

La densité u du ravageur phytophage est ainsi exprimée par une fonction logistique assujettie à deux variables de contrôle : q (dépendant de la biomasse végétale disponible) et r (dépendant de ses prédateurs).

► *Multistationnarité* : les états stationnaires ($f_1 = f_2$) sont les racines (u_1^* , u_2^* , u_3^*) de l'équation :

$$u^3 - qu^2 + \left(1 + \frac{q}{r}\right)u - q = 0 \quad [6]$$

On voit la différence avec l'équation des états stationnaires de l'exemple précédent [3]. Ici nous avons deux variables de contrôle de la densité de phytophage : q (superficie foliaire) et r (ses prédateurs). Sans détailler la discussion de la résolution de cette équation on sait qu'il peut y avoir théoriquement 3 racines réelles positives en u , avec les cas : 1 racine double, ou 1 triple, ou 3 distinctes. La figure D4

1 Wood S.N., Thomas M.B., 1999, *Proc Roy. Soc. London*, B, **266**, 565-570 ; Fussmann G.F., Blasius B., 2005, *Biol. Lett*, **1**, 9-12

donne un exemple de variation du taux de consommation de la biomasse foliaire à q constant pour 3 valeurs de r . On note, selon les cas, l'existence de 1, 2 ou 3 points d'intersection de ces graphes (mutistationnarité).

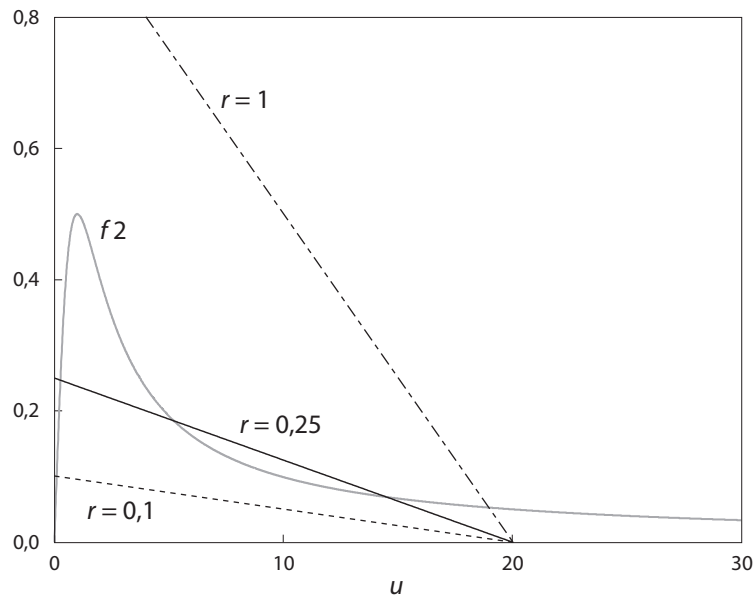


Figure D4 - Vitesse spécifique de croissance du phytophage en variables sans dimensions à q constant ($q = 20$)
 En noir : taux de multiplication logistique du ravageur $f_1(u)$ pour 3 valeurs de r (densité de prédateurs).
 En gris : taux de mortalité $f_2(u)$.

► *Existence de 2 états stationnaires* : 1 racine double de [6] : $u_1^* = u_2^*$. La courbe de mortalité est tangente à la droite du taux de mortalité (fig. D4) : $df_1/du = df_2/du$. On en tire

$$-\frac{r}{q} = \frac{1-u^2}{(1+u^2)^2}$$

Avec la stationnarité $f_1 = f_2$, il vient les deux conditions d'une racine double :

$$r(u) = \frac{2u^3}{(1+u^2)^2} \quad [7]$$

$$q(u) = \frac{2u^3}{u^2-1}$$

Ces deux équations définissent les deux courbes d'évolution d'une racine double selon $u_1^* = u_2^*$ ou $u_2^* = u_3^*$ dont on voit les limites :

$$u \rightarrow +\infty ; q \rightarrow +\infty ; r \rightarrow 0 \quad [8]$$

$$u \rightarrow +1 ; q \rightarrow +\infty ; r \rightarrow \frac{1}{2}$$

La surface de réponse (ensemble des points stationnaires ou surface de stabilité) en 3D peut être appréhendée à l'aide de sections en posant l'une variables de contrôle constante. Ainsi la figure D5 indique la partition du plan (q, r) en régions à 1 ou 3 états stationnaires, les deux courbes définies en [8] étant les lieux d'existence de l'état stationnaire instable u_2^* . La courbe supérieure correspond à $u_1^* = u_2^*$, et la courbe inférieure à $u_2^* = u_3^*$. Résumons son interprétation. Supposons q fixé (biomasse foliaire) et faisons varier la densité de ravageurs r selon le chemin ABCD. Le nombre d'états stationnaires passe de 1 à 3, puis de 3 à 1. Ce sont les situations de sauts sur le diagramme d'hystérésis.

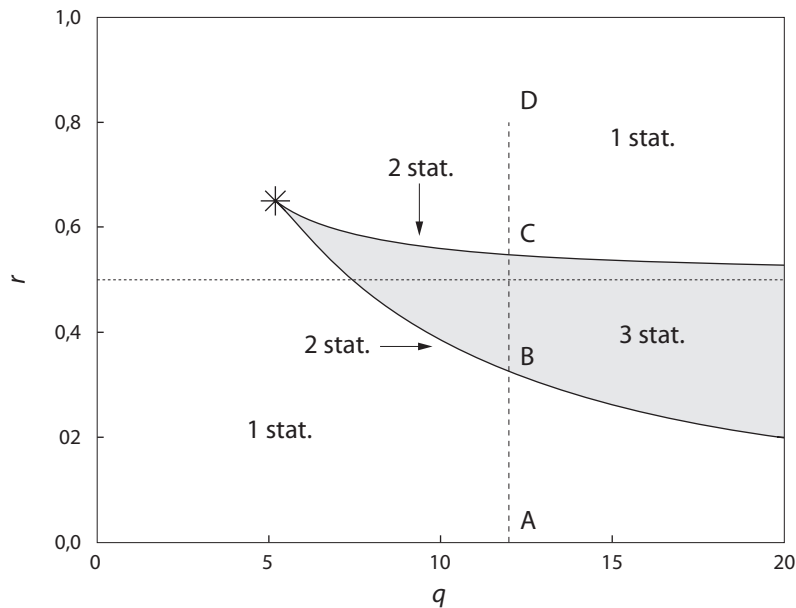


Figure D5 - Multistationnarité. Les deux branches indiquent les situations à 2 états stationnaires Equations [7] ; coalescence au point * (voir remarque ci-dessous)

Remarque - On vérifie à titre d'exercice que les abscisses des intersections des deux graphes de la figure D5 sont les racines de l'équation des états stationnaires [6] pour telles valeurs des variables de contrôle. Pour $r = 0,25$ et $q = 20$, ces racines, calculées par exemple avec la procédure *roots* de *Matlab*, sont : $u^* = 0,0124 ; 5,6207 ; 14,3669$. La valeur de $u_2^* = 5,6207$ est l'abscisse du point * de la figure D5.

► *Dynamique avec hystérésis*

En considérant maintenant r constant, nous avons le diagramme d'hystérésis de la figure D6 qui représente une section de la surface de réponse $u^*(q, r)$ à prédation constante mais non négligeable (choix d'une valeur faible de α).

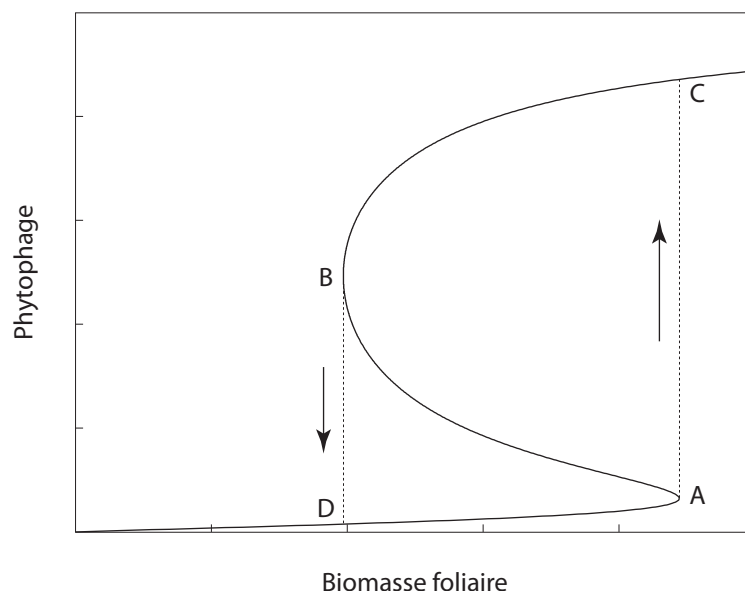


Figure D6 - Etats stationnaires à prédation constante : $\alpha = 0,06$

Ce diagramme est défini par la relation $Y = X/(-X^3 + X^2 - \alpha^2 X + \alpha^2)$ où Y est la densité de phytophage et X la superficie foliaire unitaire (voir May, 1977). L'équilibre N/S (phytophage/biomasse foliaire) dépendant du nombre de prédateurs (le β de l'équation [4]) S joue le rôle de $1/\beta$. La branche

inférieure jusqu'en A correspond à une forêt jeune en développement et un état endémique du phytophage. Au-delà se déclenche le saut brusque de A à C : le développement de la forêt atteint alors un point critique C où il y a explosion de la population de ravageurs. Le chemin inverse s'interprète à partir de la relation formelle inverse entre la biomasse foliaire et le taux de prédation. Une diminution de S (prédation accrue) entraîne une diminution du phytophage avec le saut en B.

Avec cette analyse simplifiée qui fixe *a priori* le niveau d'une des variables de contrôle, les figures précédentes correspondent à des sections de la représentation à 3 dimensions de la surface des états stationnaires $u^*(q, r)$. Cette surface (fig. D7) montre les conditions de discontinuité (occurrence des sauts notés précédemment en A et B) (voir Jones, 1977).

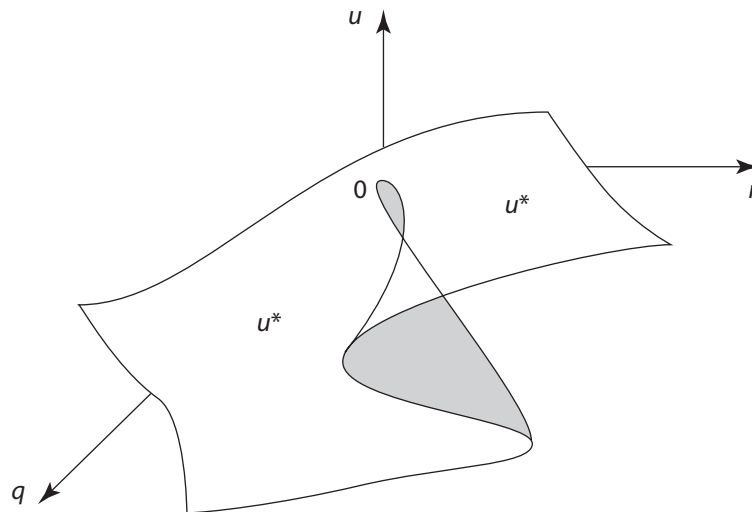


Figure D7 - Surface des états stationnaires u^* (fronce)

La fronce disparaît au point critique 0, point de rebroussement mis en évidence par projection sur le plan (r, q)

Cette surface (dite surface de réponse) appartient au type de catastrophes élémentaires dénommé *fronce* (*cusp*) de R. Thom : deux variables de contrôle (ou paramètres) et une variable d'état selon une équation de déploiement de degré 4 (voir par exemple Bruter, 1974) :

$$V(x) = \frac{1}{4}x^4 + \frac{1}{2}ux^2 + v = 0$$

Par ensemble de catastrophes on entend l'ensemble des valeurs des variables de contrôle pour lesquelles il y a changement du nombre de minimums locaux (puits de potentiel), voir la figure D8 :

$$\frac{dV}{dx} = x^3 + ux + v = 0$$

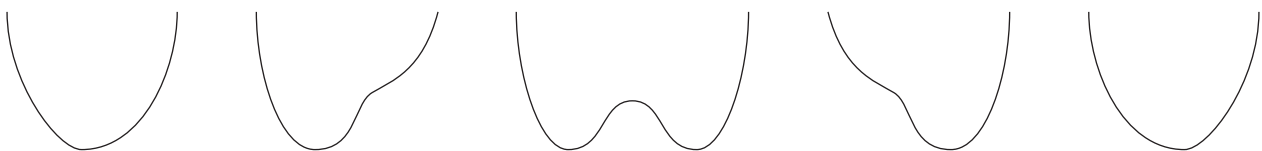


Figure D8 - Schéma de la variation de la forme du potentiel

La suite de gauche à droite correspond au sens vertical et en avant de la figure D7. La configuration au centre (2 minimums stables et 1 maximum instable) est celle d'un point col (selle) (zone ombrée de la fig. D7).

Remarque - Un autre exemple de dynamique avec une surface de contrôle de type *fronce* est fourni par le développement du Champignon *Candida albicans* sous ses différentes morphologies : forme levure, pseudomycelium, mycelium, chlamydo-spores (spores à paroi épaisse caractéristique) (Dujardin, 1987). En particulier une interprétation de la chlamydo-spore (processus conditionné par le milieu) est proposée avec une telle surface de réponse utilisant comme paramètres de contrôle la densité d'ensemencement et la durée de culture (voir figure 3 dans Dujardin et Walbaum, 1985).

D. 2. Existence d'un effet de mémoire en morphogenèse végétale

D.2.1. Quelques observations de mémorisation végétale

Considérons le cas bien étudié du développement d'une jeune plantule de *Bidens pilosa* (Composées). Après excision du bourgeon apical (condition de ramification par perte de la «dominance apicale» naturelle), on observe *grosso modo* une symétrie de démarrage puis de croissance des bourgeons à l'aisselle des deux cotylédons (1 bourgeon par cotylédon). Expérimentalement il est aisé de rompre cette symétrie par l'application unilatérale de quelques piqûres sur l'un des cotylédons. Ce *signal* traumatique est à l'origine d'un *message morphogène* qui peut être conservé au sein de la plantule avant de s'exprimer ultérieurement selon les conditions externes de croissance ou l'application de tel traitement.

D'où l'on peut déduire l'existence d'une *mémoire* chez cet organisme végétal (Thellier *et al.*, 1982). Celui-ci présente en effet les deux caractéristiques de toute mémorisation : une fonction de *stockage* d'une information et une fonction de *rappel* qui détermine éventuellement une modification de la morphogenèse.

Résumons les principaux faits. La *mise en mémoire* est rapide puisque l'ablation du cotylédon recevant les piqûres ne modifie pas l'expression de ce message. De plus diverses sortes de traumatismes ont ce même effet d'induire la préséance du bourgeon axillaire opposé au cotylédon traité. Par la suite, en rapport avec la réception de certains stimulus, ce message peut rester latent ou au contraire être rappelé et s'exprimer dans le développement de la plantule. La réponse est nette mais de nature statistique : l'effet d'un traitement unilatéral (piqûres sur un seul cotylédon) est d'augmenter la probabilité du démarrage et de la croissance du bourgeon opposé. Un autre fait important montre la réalité de ces fonctions de stockage et de rappel. En présence du bourgeon apical, la plantule conserve le souvenir d'un traitement dissymétrique des cotylédons. Une ablation de l'apex postérieure à un tel traitement permet ensuite l'expression du message morphogène d'asymétrie de croissance. Ajoutons enfin qu'expérimentalement il est possible par une succession de traitements traumatiques de provoquer à plusieurs reprises le rappel ou le blocage de cette information morphogène.

D.2.2. Modèle de mémorisation

Disposant d'une grande diversité de ce genre d'observations sur la plantule de *Bidens* un modèle de mémorisation végétale a d'abord été envisagé selon une formulation de type *logique* 0/1. Une telle représentation est utilisée pour décrire des processus de *régulation génétique* (sur une présentation méthodologique d'ensemble voir Thomas, 1979). Cette base fut ensuite complétée par un système dynamique afin de rendre compte de la *partie métabolique du système* (vitesses de réaction). Nous avons ainsi deux sous-systèmes connectés, de nature respectivement discrète (booléenne) et continue (différentielle) (Demongeot *et al.*, 2000, 2006).

► Schéma logique du développement axillaire

Les cotylédons étant symétriques sont nommés *a priori* A ou B. Désignons par a ou b le côté correspondant pour spécifier le bourgeon axillaire. Les variables logiques de ce système sont les suivantes :

- *Variables d'entrée* : (T, PA). On note T ou \bar{T} pour le bourgeon apical, respectivement présent ou excisé (soit les valeurs respectives 1 et 0). PA désigne le traumatisme sur le cotylédon A. Nous négligeons ici pour simplifier la variable d'environnement censée spécifier si le milieu est déficient ou non pour le développement (selon notamment les conditions de nutrition ou de lumière).
- *Variables internes* : (a, b, sa), a et b pour le développement axillaire côté a et b, et sa pour le stockage de l'information côté a.

Soit le schéma logique simple : $PA \xrightarrow{+} \overset{+}{\text{sa}} \xrightarrow{-} \overset{-}{\text{a}} \text{ b}$

La flèche au-dessus de sa signifie le maintien de l'information stockée (de type autocatalyse par exemple). Le signe – des interactions entre les deux côtés a et b indique l'existence d'une inhibition (compétition trophique par exemple).

Le tableau suivant illustre ce fonctionnement sur une plantule décapitée selon l'absence ou non d'un signal traumatique sur le cotylédon A.

entrées T PA	variables internes a b sa	croissance axillaire
0 0	0 1 0 ou 1 0 0	côté a ou b
0 1	0 1 1	côté b

Les effets sont respectivement, soit une égale probabilité de ramification en a et en b, soit une ramification préférentielle en b (statistiquement).

Pour une présentation plus détaillée explicitant les équations logiques et la table des commandes (entrées → effets), voir Demongeot *et al.* (2000).

► Schéma dynamique métabolique

Un système différentiel est adjoint au schéma précédent afin de définir les cinétiques des trois parties de la plantule : bourgeon apical, cotylédons et bourgeons axillaires. Sous l'hypothèse d'un morphogène R déterminant le développement des bourgeons, ce système décrit la cinétique de 5 variables d'état : T , T_A et T_B pour la taille du bourgeon terminal et des bourgeons cotylédonaires, R_A et R_B pour la concentration en morphogène dans les bourgeons axillaires A et B.

On pose que la cinétique du morphogène (R_A ou R_B) dépend (i) de sa production autocatalytique, (ii) d'une inhibition mutuelle entre bourgeons, (iii) de sa consommation (participation au métabolisme de croissance des bourgeons) décrite par une fonction F non linéaire avec une inhibition compétitive de type michaelien, (iv) d'un terme de perturbation externe spécifiant l'application d'un traumatisme côté A ou B. Avec une fonction F de consommation à deux points d'inflexion on étudie la stabilité des points stationnaires correspondant aux intersections entre ces graphes (un peu comme nous l'avons vu précédemment pour l'équilibre biomasse végétale-prédation).

Avec cette formulation le problème est posé graphiquement sous forme de trajectoires dans l'espace des variables d'état T , R_A et R_B . En bref la fonction *stockage* de l'information morphogène est rapportée à l'existence de deux cycles limites (afférents au fonctionnement côté A ou B) interprétés comme deux horloges métaboliques internes. La fonction *rappel* dépend de la trajectoire du point représentatif du système et de l'impact du traitement traumatique (nombre et intensité des piqûres, instant de leur application).

Nous renvoyons aux derniers travaux (Thellier *et al.*, 2004 ; Demongeot *et al.*, 2006) détaillant l'état actuel de cette modélisation d'une mémoire végétale, dénommée *mnesic opernet* pour souligner cette combinaison d'un operon génétique et d'un réseau métabolique.

D'un point de vue pédagogique nous avons là un exemple intéressant d'une construction théorique visant à expliquer une série d'observations de morphogénèse expérimentale. On sait combien l'abondance et la diversité de ces expérimentations, et la difficulté d'une interprétation cohérente, appellent depuis longtemps un tel genre de représentation qui puisse apporter quelque clarté sur la compréhension des réactions morphogénétiques de la plante supérieure. Nous voyons que, même non encore validée expérimentalement (en termes physico-chimiques) et en attendant des simulations numériques du modèle (valeurs des paramètres), cette entreprise offre une mise en ordre assez globale de ce que l'on observe pour mieux le comprendre, tout autant qu'un cadre de travail permettant d'imaginer de nouveaux prolongements, à la fois théoriques et expérimentaux.

Références

- Bruter C.P., 1974, *Topologie et perception*, I, 254 p., Maloine-Doin
- Buis R., 2016, *Biomathématiques de la croissance, Le cas des végétaux*, 608 p., Coll. Grenoble Sciences, EDP Sciences
- Demongeot J., Thomas R., Thellier M., 2000, *C.R. Acad. Sci. Paris*, **323**, 93-97
- Demongeot J., Thellier M., Thomas R., 2006, *C.R. Biologies*, **329**, 971-978
- Dujardin L., 1987, *Le développement des végétaux*, 397-413 (H. Le Guyader Ed.), Masson
- Dujardin L., Walbaum S., 1985, *Physiol. végét.*, **23**, 309-320
- Jones D.D., 1977, *Simulation in Systems Ecology* (G.S. Innis Ed.), Simulation Councils Proc.
- Ludwig D., Jones D.D., Holling C.S., 1978, *J. Anim. Ecol.*, **47**, 315-332
- May R.M., 1977, *Nature*, **269**, 471-477
- May R.M., 1981, *Theoretical Ecology*, 2nd ed., 490 p., Blackwell
- Thellier M., Desbiez M.O., Champagnat P., Kergosien Y., 1982, *Physiol. Plantar.*, **56**, 281-284
- Thellier M., Demongeot J., Norris V., Guespin J., Ripoll C., Thomas R., 2004, *Plant Biology*, **6**, 590-597 (*en ligne*)
- Pour aller plus loin*
- Poston T., Stewart I., 1978, *Catastrophe theory and its applications*, 491 p., Pitman
- Thom R., 1972, *Stabilité structurelle et Morphogénèse*, 362 p., Benjamin
- Thomas R., ed., 1979, *Lectures Notes Biomath.*, Proc. Formal analysis of genetic regulation, Brussels, 1977, 507 p., Springer
- Winfree A.T. 1980, *The geometry of biological time*, Springer, 530 p. (2nd ed., 2001, 777 p.)
(pour les aspects spatio-temporels des rythmes biologiques)