

# Discontinuités ontogénétiques

## Commutation végétatif → reproducteur

Nous avons vu au [chapitre D de ce site web](#) l'existence de sauts brusques dans la dynamique de certains systèmes lorsque la surface des états stationnaires stables présente des discontinuités (illustrées avec des exemples de type fronce). Il s'agissait là de comportements réversibles sous la dépendance de deux variables de contrôle. Mais le développement végétal présente un autre type de discontinuité caractérisée par un *saut morphogénétique irréversible* qui fait passer le système d'un mode de développement à un autre sans possibilité de retour.

Le cas le plus remarquable de développement phasique est celui de l'*induction florale* qui constitue une transition qualitative faisant passer la plante supérieure d'un mode de développement végétatif à un mode reproducteur (commutation, *switch*) selon la nature des pièces néoformées par ses méristèmes caulinaires. En conditions normales il s'agit d'un *changement irréversible*<sup>1</sup> qui se situe au niveau d'un méristème donné. En effet la population des bourgeons caulinaires de la plante entière peut comporter, au moins temporairement, les deux types de méristèmes, végétatifs et reproducteurs, selon une distribution spatio-temporelle caractéristique.

*Remarque* - Notons pour information l'emploi de différents termes : l'*induction* concerne l'émission d'un « signal de floraison », suivie d'une modification histologique du méristème (*évocation*), puis de la différenciation des premières ébauches florales (*initiation*). Ce changement qualitatif dans la nature des pièces néoformées peut être qualifié de *bifurcation morphogénétique*, par analogie avec l'occurrence de changements brusques de dynamique dans certains systèmes différentiels. Notons encore la métaphore de la *chréode* ou trajectoire de morphogenèse au sein d'un « paysage épigénétique » comportant plusieurs modes possibles de développement (Waddington).

### Un modèle d'induction florale (Thornley et Cockshull)

► Ce modèle se réfère à une fonction potentiel  $U(x)$  à 1 ou 2 minimums locaux possibles (états stables), avec une variable de contrôle  $y$  conditionnant le nombre et la position de ces extremums.  $y$  assure ainsi une commutation irréversible entre deux régimes qu'il s'agira d'interpréter comme afférents à l'état végétatif et à l'état reproducteur du méristème caulinaire.

$$U(x) = b(x - x_0)^4 - a(x - x_0)^2 + fy(x - x_0) \quad [1]$$

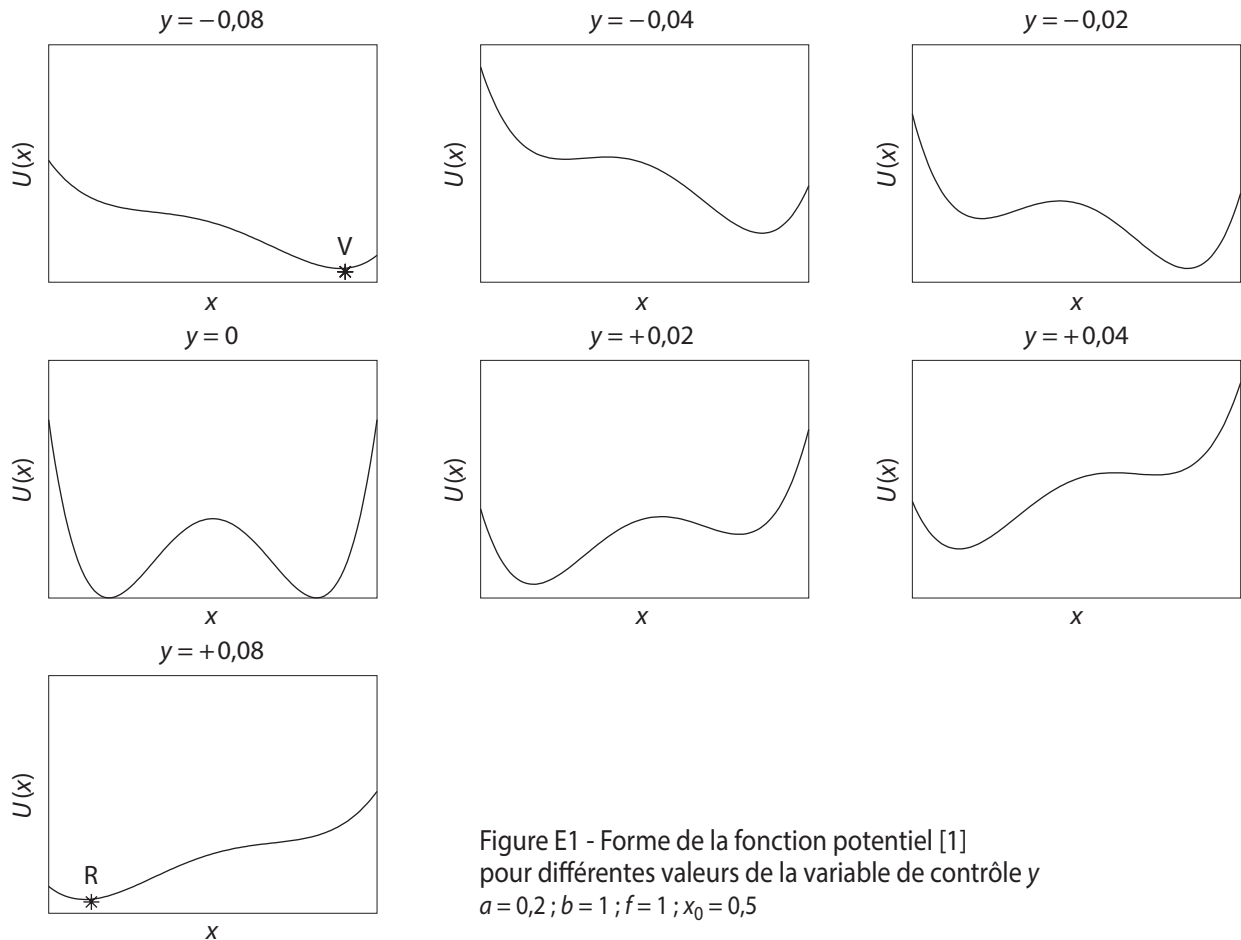
On montre (annulation de  $dU(x)/dx$ ) que cette fonction présente :

- 1 racine réelle (= 1 minimum) si  $(fy)^2 > 8a^3/27b$
- 3 racines réelles (dont 1 double) si  $(fy)^2 = 8a^3/27b$
- 3 racines réelles distinctes (= 2 minimums) si  $(fy)^2 < 8a^3/27b$

La figure E1 présente différentes formes de cette fonction potentiel selon la valeur de  $y$ . Dans ce cas la commutation a lieu pour  $y = 0,0487$ . Sont notés explicitement deux cas à 1 puits de potentiel

<sup>1</sup> Ne sont évidemment pas considérées ici les modifications résultant de traitements localisés d'induction expérimentale sur certains bourgeons.

(V : végétatif, R : reproducteur). On remarque, pour les valeurs intermédiaires de  $y$ , des situations de bistabilité (2 minimums séparés par une « barrière de potentiel ») que l'on peut interpréter comme un méristème en phase d'attente (voir plus loin la signification de la variable de contrôle  $y$ ).



► L'importance des variations de la taille d'un apex caulinaire étant bien soulignée expérimentalement, prenons comme grandeurs représentatives (Thornley et Cockshull, 1980) : (i)  $W_p$  : poids (*weight*) sec d'un primordium à son émergence ; (ii)  $W_a$  : poids sec du dôme apical juste avant l'initiation d'un primordium (= stade de son volume maximal). En réalité nous parlerons de croissance volumique (ce qui correspond mieux à l'observation).

Posons comme variables d'état représentatives des tailles respectives du primordium et du dôme apical au cours d'un cycle méristématique :

$$\begin{aligned} x &= W_p / W_a \quad ; \quad x_{\min} \leq x \leq x_{\max} \\ y &= \alpha(W_a - c) \quad ; \quad c \neq 0 \end{aligned} \quad [2]$$

Les limites  $x_{\min}$  et  $x_{\max}$  correspondent respectivement à une taille minimale observable et à une contrainte spatiale (*i.e.* condition initiale permettant la restauration du dôme apical après la surrection d'un primordium individualisé).  $\alpha$  est un facteur d'échelle,  $c$  étant une simple constante de translation.  $x$  représente ainsi la taille relative d'un primordium au cours du cycle méristématique.

Nous reproduisons ci-dessous (fig. E2) l'une des figures du chapitre 17 du livre [Biomathématiques de la croissance](#) de R. Buis qui schématise ces variations du méristème caulinaire dont la croissance est à considérer à deux niveaux :

- croissance du dôme apical durant la phase de restauration après l'émergence d'un primordium (AB, BC...);

- tendance ontogénétique (sur le long terme) reliant la suite de ses états homologues de volume maximal (ligne en pointillé).

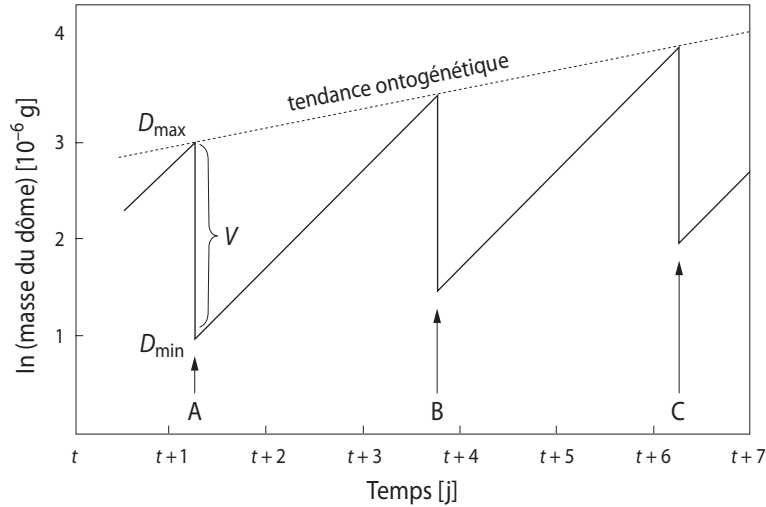


Figure E2 - Croissance volumique  $W_a$  d'un méristème caulinaire (échelle semi-logarithmique),

$$D_{\min} = W_{a\min}, D_{\max} = W_{a\max} \text{ [d'après Charles-Edwards et al., 1979]}$$

On suppose une cinétique exponentielle pour chacune de ces croissances avec des vitesses spécifiques  $\mu$  et  $r_w$ , respectivement pour  $W_p$  et  $W_a$ . D'un point de vue ontogénétique nous pouvons considérer, sur la durée d'un plastochrone  $\tau$  (= durée d'un cycle méristématique), l'équivalence entre la croissance effective AB (ou BC... ) et la croissance sur la portion de trajectoire en pointillé d'abscisses A et B (ou B et C... ), écrivant donc :

$$(W_a - W_p) \exp(\mu\tau) = W_a \exp(r_w\tau)$$

D'où 
$$r_w = \mu + \frac{1}{\tau} \ln(1 - x)$$

► Pour que l'on puisse interpréter correctement les variables  $x$  et  $y$  de [2] comme les variables correspondantes de la fonction potentiel [1], il est nécessaire de modifier celle-ci de manière à tenir compte de l'existence de limites du volume apical, soit :

$$U(x) = b(x - x_0)^4 - a(x - x_0)^2 + f y (x - x_0) + \frac{h}{(x_{\max} - x)(x - x_{\min})}$$

La taille relative d'un primordium à son émergence correspond à

$$\partial U / \partial x = 0 \quad [3]$$

d'où l'on explicite le rapport dimensionnel apex/primordium. Les solutions de cette équation (minimum(s) de  $U$ ) dépendent de la valeur de  $y$  (taille de l'apex), avec une taille initiale donnée par :

$$\frac{dx}{dt} = \beta \left( -\frac{\partial U}{\partial x} \right) \quad [4]$$

Cette arrivée en un état stationnaire stable (puits de potentiel) signifie la génération d'un nouveau primordium. Malgré le critère de stabilité locale (fonction potentiel) le méristème continue d'évoluer car ontogénétiquement le dôme apical  $W_a$  (donc  $y$ ) varie.

En définitive nous avons comme équations de vitesse :

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= \beta \left[ -4b(x - x_0)^3 + 2a(x - x_0) - f y - \frac{h(2x - x_{\min} - x_{\max})}{(x_{\max} - x)^2 (x - x_{\min})^2} \right] \\ \frac{dy}{dt} &= r_w (y + \alpha c) \end{aligned} \quad [5]$$

*Exemple* - Le fonctionnement méristématique de *Chrysanthemum morifolium* (cv Polaris) a été modélisé par ce système. Chez cette espèce le volume du dôme apical en rapport avec une induction florale en conditions de jour long a été bien étudié (Horridge et Cockshull, 1979). A partir de diverses mensurations on peut estimer qu'à ce stade le volume est d'environ  $0,01 \text{ mm}^3$  équivalant à  $10^{-6}$  g. Les choix des valeurs des paramètres et simulations sont indiqués dans Thornley et Cockshull (1980). On observe que l'évolution de  $x(t)$ ,  $W_p(t)$  et  $r_w(t)$  présente un saut très net (courbes en escalier, signifiant une commutation entre deux niveaux), alors que le volume apical maximum (en fin de chaque cycle de néoformation) suit une tendance ontogénétique croissante (courbe en pointillé de la fig. E2).

En résumé le passage à l'état reproducteur correspond à des sauts brusques concomitants de type «catastrophe» : (i) diminution de la taille initiale du primordium et du plastochrone, (ii) augmentation rapide du taux de croissance du dôme apical. Soulignons que ce modèle fait état d'une variation ontogénétique du plastochrone  $\tau$ .

*Remarque* - Un autre type de modèle de la transition végétatif  $\rightarrow$  reproducteur (Thornley, 1972, 1976) est basé sur la cinétique de deux morphogènes (dits végétatif et reproducteur) d'où il ressort l'existence de deux bassins d'attraction correspondant à l'état végétatif V et à l'état reproducteur R. Le franchissement de la séparatrice passant du bassin V au bassin R (induction florale) nécessite (i) une proximité de la trajectoire par rapport à la frontière, (ii) l'intervention d'une «perturbation extérieure» pouvant résulter d'une modification du milieu. Ces deux considérations ne sont nullement gratuites car elles correspondent respectivement à la notion expérimentale de «maturation de floraison» (position du point représentatif dans le plan de phase), et au rôle d'un stimulus environnemental (tel que la lumière qui est un facteur déterminant de floraison).

## Références

- Buis R., 2016, *Biomathématiques de la croissance, Le cas des végétaux*, 608 p., Coll. Grenoble Sciences, EDP Sciences
- Charles-Edwards D.A, Cockshull K.E., Horridge J.S., Thornley J.H.M., 1979, *Ann. Bot.*, **44**, 557-566
- Thornley J.H.M., Cockshull K.E., 1980, *Ann. Bot.*, **46**, 333-341
- Thornley J.H.M., 1972, *Ann. Bot.*, **36**, 861-871
- Thornley J.H.M., 1976, *Mathematical models in plant physiology*, Acad. Press