

EXTRAITS

BIOMATHÉMATIQUES DE LA CROISSANCE

Grenoble Sciences

Grenoble Sciences est un centre de conseil, expertise et labellisation de l'enseignement supérieur français. Il expertise les projets scientifiques des auteurs dans une démarche à plusieurs niveaux (référés anonymes, comité de lecture interactif) qui permet la labellisation des meilleurs projets après leur optimisation. Les ouvrages labellisés dans une collection de Grenoble Sciences correspondent à :

- des projets clairement définis sans contrainte de mode ou de programme,
- des qualités scientifiques et pédagogiques certifiées par le mode de sélection,
- une qualité de réalisation assurée par le centre technique de Grenoble Sciences.

Directeur scientifique de Grenoble Sciences

Jean BORNAREL, Professeur émérite à l'Université Grenoble Alpes

Pour mieux connaître Grenoble Sciences :

<https://grenoble-sciences.ujf-grenoble.fr>

Pour contacter Grenoble Sciences :

tél : (33) 4 76 51 46 95, e-mail : grenoble.sciences@ujf-grenoble.fr

Livres et pap-ebooks

Grenoble Sciences labellise des livres papier (en langue française et en langue anglaise) mais également des ouvrages utilisant d'autres supports. Dans ce contexte, situons le concept de **pap-ebook**. Celui-ci se compose de deux éléments :

- un **livre papier** qui demeure l'objet central,
- un **site web compagnon** qui propose :
 - des éléments permettant de combler les lacunes du lecteur qui ne posséderait pas les prérequis nécessaires à une utilisation optimale de l'ouvrage,
 - des exercices pour s'entraîner,
 - des compléments pour approfondir un thème, trouver des liens sur internet, etc.

Le livre du **pap-ebook** est autosuffisant et certains lecteurs n'utiliseront pas le site web compagnon. D'autres l'utiliseront et ce, chacun à sa manière. Un livre qui fait partie d'un **pap-ebook** porte en première de couverture un logo caractéristique et le lecteur trouvera le site compagnon de ce livre à l'adresse internet suivante :

<https://grenoble-sciences.ujf-grenoble.fr/pap-ebook/buis>



Grenoble Sciences bénéficie du soutien du **ministère de l'Éducation nationale, de l'Enseignement supérieur et de la Recherche** et de la **région Auvergne-Rhône-Alpes**. Grenoble Sciences est rattaché à l'**Université Grenoble Alpes**.

ISBN 978 2 7598 1778 8

© EDP Sciences 2016

BIOMATHÉMATIQUES DE LA CROISSANCE
Le cas des végétaux
Roger BUIS



17, avenue du Hoggar
Parc d'Activité de Courtabœuf - BP 112
91944 Les Ulis Cedex A - France

Biomathématiques de la croissance

Le cas des végétaux

Cet ouvrage, labellisé par Grenoble Sciences, est un des titres du secteur Sciences de la vie de la Collection Grenoble Sciences d'EDP Sciences, qui regroupe des projets originaux et de qualité. Cette collection est dirigée par Jean BORNAREL, Professeur émérite à l'Université Grenoble Alpes.

Comité de lecture de l'ouvrage

- **Jean-Daniel BONTEMPS**, Ingénieur des Ponts, des Eaux et des Forêts, Dr. en Sciences Forestières, Enseignant-Chercheur à AgroParisTech (Centre de Nancy), puis Directeur de Recherche à l'IGN (Laboratoire de l'Inventaire Forestier, Nancy),
- **Jacques DEMONGEOT**, Professeur à l'Université Grenoble Alpes,
- **Jean-Pierre FRANÇOISE**, Professeur à l'Université Pierre et Marie Curie, Paris.

Cet ouvrage a été suivi par **Stéphanie TRINE** pour la partie scientifique et par **Sylvie BORDAGE & Anne-Laure PASSAVANT** du centre technique de Grenoble Sciences pour sa réalisation pratique (avec la participation de Patrick DESSENNE pour les figures et Aude DURAND pour les équations).

L'illustration de couverture est l'œuvre d'Alice GIRAUD d'après : fig. 1.1 [d'après Winsor, 1932] - *Pelagornium* (Tanaka Juuyoh/Flickr) ; fig. 1.9 [d'après Duplat et Tran-Ha, 1997] - chêne ; fig. 1.11 [Nagato, 1981] ; fig. 15.2 [Cosgrove, 1993] - *Triticum* (Dag Terje Filip Endresen/Flickr) ; fig. 2.7 [d'après Whaley et Whaley, 1942, *Amer. J. Bot.*, **29**, fig. 13-15, 198] - *Tropaeolum majus* (Maja Dumat/Flickr) ; fig. 3.5 [d'après les données de Gregory, 1921] - feuille de concombre (Forest and Kim Starr/Flickr) ; fig. 4.8 [d'après Pienaar *et al.*, 1973] - *Picea* (Arthur Chapman/Flickr) ; fig. 4.14 [d'après Rawson *et al.*, 1980, *Austral. J. Plant Physiol.*, **7**(5), fig. 2, 577, © CSIRO] - Tournesol (Vishwas Krishna/Flickr) ; fig. 5.11 - *Mirabilis* (nociveglia/ Flickr) ; fig. 6.1 [d'après Pearl et Reed, 1925] - *Curcubita pepo* (Jennifer/Flickr) ; fig. 7.5 [d'après Amer et Williams, © 1957, Oxford University Press] - Levure (Masur/Wikimedia) ; fig. 9.4 [données d'un arbre individuel, Danjon et Hervé, 1994, *Ann. Sci. Forest.*, **51**, fig. 2, 595, www.afs-journal.org] - *Pinus* (Adrià Ariste Santacreu/Flickr) ; fig. 17.1 - *Lupinus albus* (Manvel/Flickr) ; *Escherichia coli* (Elapied/ Wikimedia) ; *Dunalia parva* (djmpmapleferryman/Flickr) ; *Staphylococcus aureus bacteria* (Niaid/Flickr).

Ouvrages labellisés sur des thèmes proches (chez le même éditeur) :

Respiration et photosynthèse (C. Lance) • Mathématiques pour les sciences de la vie, de la nature et de la santé (F. Bertrandias & J.-P. Bertrandias) • La biologie des origines à nos jours (P. Vignais) • Eléments de biologie à l'usage d'autres disciplines (J. Demongeot & P. Tracqui) • Science expérimentale et connaissance du vivant (P. Vignais) • Mathématiques pour l'étudiant scientifique (P.-J. Haug) • Rencontre de la science et de l'art (J. Yon-Kahn) • Outils mathématiques (E. Belorizky) • Bactéries et environnement (J. Pelmont) • Analyse statistique des données expérimentales (K. Protassov) • Biodégradations et métabolismes (J. Pelmont) • Exercices corrigés d'analyse avec rappels de cours (D. Alibert) • Mémento technique, à l'usage des biologistes et des biochimistes (A. Marouf & G. Tremblin) • Analyse numérique et équations différentielles (J.-P. Demailly) • Abrégé de biochimie appliquée (A. Marouf & G. Tremblin) • Méthodes numériques appliquées (J.-P. Grivet) • Glossaire de biochimie environnementale (J. Pelmont) • Petit traité d'intégration (J.-Y. Briend) • Biosphère et Chimie (R. Luft) • Chemogénomique (E. Maréchal, L. Lafanechère & S. Roy) • Histoire de la science des protéines (J. Yon-Kahn) • Cinétique enzymatique (A. Cornish-Bowden, M. Jamin & V. Saks) • Enzymes (J. Pelmont)

et d'autres titres sur le site internet : <https://grenoble-sciences.ujf-grenoble.fr>

1.2. Les types de courbes de croissance observées

Schématisons les principaux types de courbes expérimentales de croissance biologique.

1.2.1. Variation monotone de la variable en croissance

- Les formes simples de base observées sont : linéaire, convexe (comme la croissance exponentielle) ou concave ;
- Il existe un ou plusieurs *points d'inflexion* (maximums locaux de la vitesse instantanée de croissance) ;
- Dans le cas d'une croissance limitée, l'arrêt de la croissance peut être progressif et qualifié par commodité d'*asymptotique* (fig. 1.1) ou au contraire survenir brutalement (fig. 1.2).

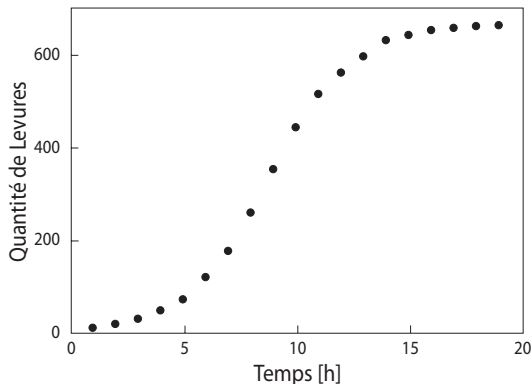


Figure 1.1
Croissance d'une population de Levures
[d'après Winsor, 1932]
Courbe dite « asymptotique »
à 1 seul point d'inflexion

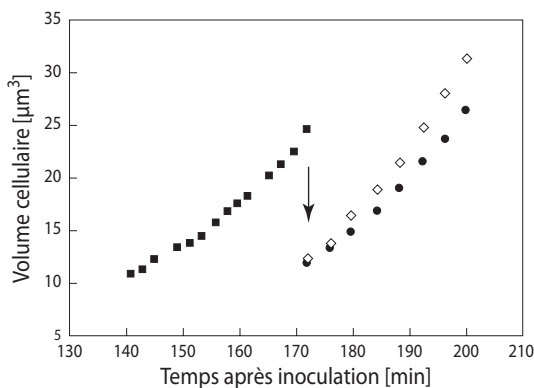


Figure 1.2
Croissance de *Bacillus megatherium*
[d'après Growth in size of micro-organisms
measured from motion pictures, Adolph E.F.,
Bayne-Jones S., *J. cell. compar. Physiol.*, 1,
© 1932, The Wistar Institute Press]
Au-delà de la flèche (scission cellulaire) :
croissance des deux cellules-filles

De très nombreuses courbes expérimentales sont de type *sigmoïde*, mais leur forme varie considérablement selon l'étendue de leur partie médiane sensiblement linéaire et de leurs phases d'accélération et décélération. Celles-ci peuvent être très réduites

Chapitre 2

Modèles autonomes

Problèmes de base

L'objet de ce chapitre est double :

- présenter les grandeurs cinétiques que nous aurons à utiliser dans les différents modèles de croissance,
- expliciter les grandes questions biologiques sous-jacentes à toute étude de cinétique. Celles-ci sont diverses et méritent d'être exposées clairement, allant de la notion de *régulation de croissance* (par exemple substrat-dépendance ou densité-dépendance) à l'*organisation spatio-temporelle* de celle-ci (champ de croissance, structure temporelle du processus, rythmes de croissance).

2.1. Fonction et modèle de croissance

2.1.1. Fonction de croissance

On appelle *fonction de croissance* de la variable y la fonction mathématique $y(t)$ faisant correspondre à tout instant t_i une valeur donnée y_i . Ce terme s'applique surtout lorsqu'il s'agit d'une variable scalaire (dimension, poids, nombre, teneur...). D'un point de vue statistique on dispose d'observations sur échantillons, indépendants ou non selon que les mesures peuvent s'effectuer ou non sur les mêmes individus tout au long de la croissance. A cette *série temporelle* (ou *chronologique*) *univariée* on cherche à ajuster une fonction de croissance appropriée. Divers tests statistiques classiques permettent un jugement sur la qualité de l'ajustement, tels que le coefficient R^2 (corrélation entre les données observées y_i et leurs estimations \hat{y}_i par la fonction) et l'examen des résidus (distribution aléatoire, indépendance, valeurs relatives). Nous verrons que cette première démarche de nature plus ou moins « empirique » (recherche d'une bonne adéquation) doit être assortie de l'examen précis des variations de la vitesse de croissance dy/dt . Ce qui permet, d'une part de mieux déceler les variations locales de l'activité de croissance, et d'autre part de définir correctement la fonction de croissance par une équation de vitesse en tant que base théorique d'une interprétation biologique.

Chapitre 4

Premiers modèles asymptotiques

Loi de Mitscherlich 1 et modèles dérivés

Malgré l'abus déjà signalé de l'emploi du terme « asymptotique », cette appellation est communément appliquée aux fonctions de croissance présentant une limite supérieure atteinte progressivement¹. En réalité l'existence d'une croissance limitée ne se pose qu'à certains niveaux d'organisation : cellule, organe, plante annuelle. Cette question ne se pose guère pour les organismes pérennes à long cycle de vie. Une plante arborescente, par exemple, maintient son activité méristématique d'organogénèse en certains sites de son architecture durant la quasi totalité de son existence, croissance et ontogénèse étant continûment liées.

Premier volet des modèles asymptotiques, ce chapitre est consacré à la loi de Mitscherlich 1 et aux fonctions apparentées. Par commodité nous traiterons dans plusieurs chapitres distincts les grands et usuels modèles asymptotiques que sont les diverses logistiques (chap. 5 et 6) et la fonction de Gompertz (chap. 7). De même seront regroupées ultérieurement quelques fonctions de portée moins générale en raison de leur intérêt pratique pour certains cas de croissance mais qui peuvent éventuellement s'étendre à d'autres situations concrètes (chap. 9 et 10).

4.1. Loi de Mitscherlich 1

fonction exponentielle négative, courbe de croissance sans point d'inflexion

Cette fonction, rapportée habituellement au chimiste allemand E.A. Mitscherlich (1909), concernait à l'origine l'étude des *courbes d'action* d'un facteur : réponse *versus* concentration ou intensité. Un exemple bien connu est celui de l'effet des éléments nutritifs sur la croissance d'une plante ou le rendement d'une culture, d'où son appellation de *loi des rendements moins que proportionnels*, précisant les premières lois plus qualitatives de Liebig (dite du minimum, 1840) et de F.F. Blackman (dite des facteurs limitants, 1905). Historiquement c'est sous ses aspects économiques qu'elle apparaît d'abord sous l'appellation de « loi des rendements décrois-

¹ D'où le titre un peu provocateur « Asymptotic growth : an example of nonsense disguised as mathematics », W. Knight, 1968, *J. Fish. Res. Board Canada*, **25**, 1303-1307.

sants», telle qu'elle fut exprimée pour la première fois au XVIII^e siècle par le ministre français Turgot (1768), avant d'être reprise et théorisée par l'économiste anglais D. Ricardo (1817). En rapport avec son interprétation en cinétique chimique elle est connue également sous l'appellation de *fonction monomoléculaire*. S'agissant d'une loi asymptotique (accroissement continu de l'effet jusqu'à l'obtention d'un maximum), un correctif fut apporté par la suite afin de tenir compte de l'existence d'un effet dépressif au-delà d'un certain seuil de concentration (loi de Mitscherlich 2, voir chap. 11).

L'emploi de cette loi pour des études de cinétique de croissance semble débiter avec Reed (1920) puis avec Brody (1925), pour la croissance pondérale de diverses espèces animales. Peu après Gregory (1928) l'appliqua à la croissance foliaire. A noter que, omettant son origine, certains auteurs l'utilisent sous le nom de modèle de Schnute (1981), appellation souvent utilisée, entre autres, pour la croissance des espèces forestières.

4.1.1. Hypothèses

La vitesse spécifique de croissance diminue au cours du temps selon une fonction hyperbolique de la grandeur y :

$$\mu = \frac{a(K-y)}{y} \quad [4.1]$$

le paramètre K représentant la valeur finale $K = y_f$ (voir éq. [4.5]).

Notons que, à la différence de la fonction puissance vue précédemment (section 3.3), il s'agit d'un modèle *autonome*, μ étant définie, non en fonction du temps t , mais en fonction de l'état instantané de la variable en croissance y .

Ceci revient à poser que *la vitesse absolue décroît linéairement avec la variable y :*

$$v = a(K-y) \quad [4.2]$$

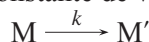
Elle est proportionnelle à la «quantité de croissance» restant à accomplir ou, en terme de relaxation, à l'écart à l'équilibre $\delta y = K - y$. Par comparaison avec la loi linéaire où $v = \text{Cte}$, la *fonction de freinage* est ay .

Remarque - En alternative à la relation linéaire [4.2] signalons que furent proposées, sans beaucoup d'applications, d'autres formes de décroissance de la vitesse absolue (quadratique ou hyperbolique par exemple) (Baule, 1925 ; Boresch, 1926).

4.1.2. Interprétation

► *Analogie réactionnel*

On présente parfois pour analogue de cette fonction de croissance la cinétique d'une réaction chimique du 1^{er} ordre (d'où son ancienne appellation de *loi* ou de *fonction monomoléculaire*). Soit avec une constante de vitesse k :



l'hypothèse suivante : la proportion P suit une loi logistique de valeur limite 1 et de point d'inflexion z_{inf} . Ce qui conduit à une relation linéaire théorique entre le logit l et le logarithme z de la dose : $l = k(z - z_{\text{inf}})$. L'abscisse z_{inf} du point d'inflexion de la logistique correspond à la dose donnant 50 % de réponses (« dose létale 50 » ou DL 50).

En résumé

- La loi logistique de Verhulst, qui est *la plus simple des fonctions asymptotiques de croissance à point d'inflexion*, est définie par une *vitesse spécifique qui diminue linéairement avec la grandeur y* .
- La vitesse absolue de croissance dépend à tout moment :
 - de l'état actuel du système (valeur instantanée de y) ;
 - de sa potentialité présente ($K - y$).
 C'est dans cette *dualité caractéristique* et dans le sens à donner à cette notion de potentialité que résident les diverses interprétations proposées.
- La croissance logistique présente une *structure temporelle* définie par 4 phases successives de croissance avec une *symétrie* des phases P_1 et P_4 d'une part, et P_2 et P_3 d'autre part.

5.2. Extension de la fonction de Verhulst

5.2.1. Une nécessité expérimentale

Rappelons les deux propriétés caractérisant la courbe logistique : sa symétrie par rapport à un point d'inflexion unique et une asymptote inférieure $y = 0$. Or de nombreuses courbes expérimentales ne vérifient pas ces deux propriétés.

Signalons d'abord la fonction apparentée, fondée sur le schéma 1 d'autocatalyse sans négliger la réaction non-catalytique (Crozier, 1926). Dans ces conditions, l'équation de vitesse devient :

$$\frac{dy}{dt} = (k_1 + k_2 y)(K - y)$$

dont l'intégration donne :

$$y(t) = \frac{K - \frac{k_1}{k_2} C \exp(-at)}{1 + C \exp(-at)}$$

avec $a = (k_1 + k_2 K)$ et $C = (K - y_0)/(y_0 + k_1/k_2)$,

Notons une asymptote inférieure $\neq 0$ ($y = -k_1/k_2$) et une dissymétrie de la sigmoïde, le point d'inflexion étant $y_{\text{inf}} = K/2 - k_1/2k_2$.

Citons également les critiques de Snell (1929) sur les deux schémas autocatalytiques notés précédemment, ces analogues *in vitro* portant sur des concentrations sans considérer l'augmentation de volume des tissus par croissance. Son équation de vitesse tient compte de la quantité initiale de substrat A et du volume du tissu ou de l'organe en début de croissance V_0 :

$$\frac{dy}{dt} = k_1 A y - \frac{k_2 y^2}{V_0 + cy}$$

Cette équation, qui se démarque de la forme quadratique de la logistique classique, ne peut être intégrée analytiquement.

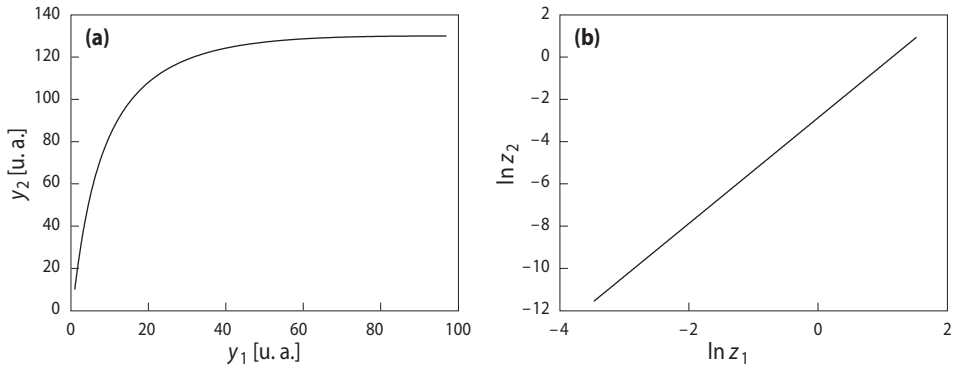


Figure 7.3 - Allométrie de deux variables de Gompertz
 $K_1 = 100 ; a_1 = 0,1 ; y_1(0) = 1 ; K_2 = 130 ; a_2 = 0,25 ; y_2(0) = 10$. **(a)** : variables brutes ; **(b)** : $z_j = \ln(y_j/K_j)$

7.5. Structure temporelle de croissance

La figure 7.4 donne un exemple de structure temporelle. Le graphe (v, γ) varie en amplitude selon les valeurs des paramètres a et K mais les caractéristiques *relatives* des 4 phases P_i restent *invariantes*, à savoir :

Phase	Durée [%]	Δy [%]
P_1	9,21	6,42
P_2	15,71	30,10
P_3	15,71	32,10
P_4	59,37	31,38

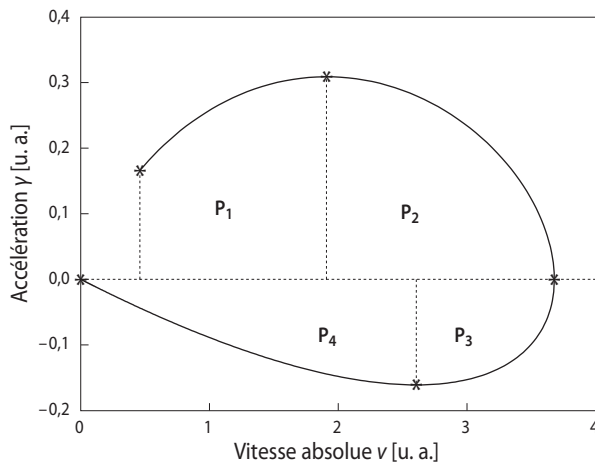


Figure 7.4 - Structure temporelle de la fonction de Gompertz
 $K = 100 ; a = 0,1 ; y(0) = 1$

Exemple - croissance humaine, pondérale et staturale, durant la phase juvénile de 1 à 6 ans (à la différence des fonctions de Preece et Baines vues précédemment).

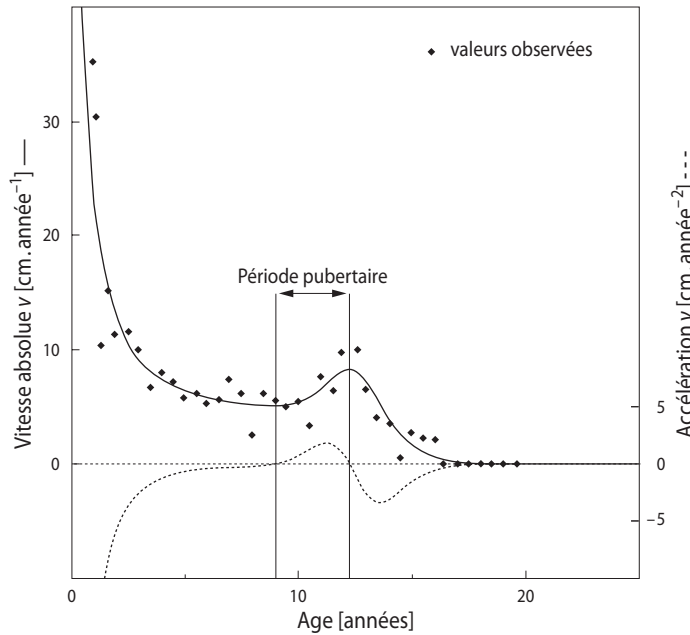


Figure 10.5 Modèle JPPS. Croissance staturale humaine (données pour un individu)
Variations de la vitesse v et de l'accélération γ [d'après Jolicœur P. *et al.*, 1988, A lifetime asymptotic growth curve for human height, *Biometrics*, **44**, fig. 7, 1001, © John Wiley and sons]

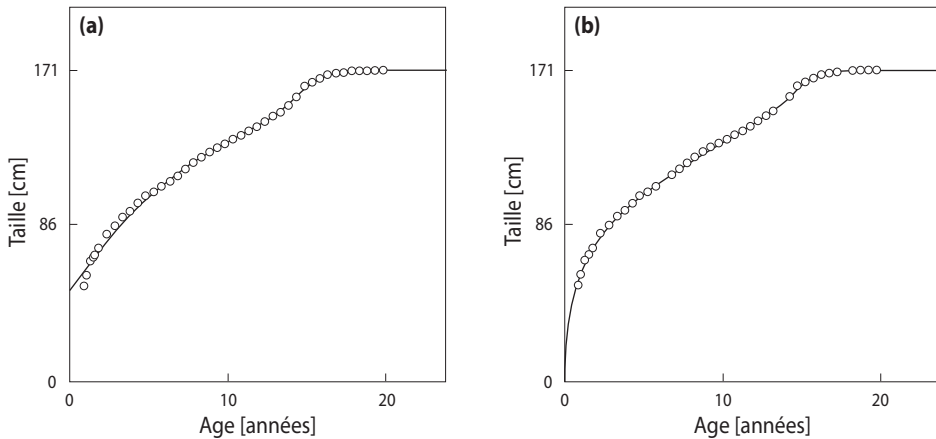


Figure 10.6 - Croissance staturale humaine (données pour un individu)
Ajustement par les modèles de (a) Preece et Baines 1 ; (b) JPPS. Noter en (a) l'importance relative des résidus en début de croissance [d'après Jolicœur P. *et al.*, 1988, A lifetime asymptotic growth curve for human height, *Biometrics*, **44**, fig. 1 et 3, 996, © John Wiley and sons]

12.1. Hypothèses communes aux modèles substrat-dépendants

► *Le rendement R du processus de croissance est supposé constant*, la production de biomasse dy est proportionnelle à la consommation de substrat ds :

$$R = \left| \frac{dy}{ds} \right| = \text{Cte}$$

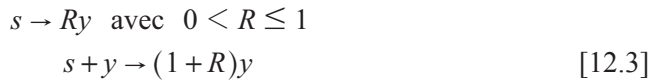
s étant la quantité actuelle de nutriments (ceux-ci étant considérés globalement), ou :

$$\frac{dy}{dt} = -R \frac{ds}{dt}, \text{ avec } 0 < R \leq 1 \quad [12.1]$$

Ce qui donne :

$$y(t) = y(0) + R[s(0) - s(t)] \quad [12.2]$$

Par définition $R \in]0; 1]$ désigne la quantité de biomasse produite par la consommation de 1 élément de substrat. La production de 1 unité de biomasse nécessite l'absorption de $(1/R)$ unité de substrat. Si $R = 1$, il y a équivalence (en termes d'unités correspondantes) entre consommation de substrat et production de biomasse. On a donc le *schéma fonctionnel* suivant (Pavé, 1994) (à valeur heuristique, à ne pas interpréter comme une réaction chimique) :



D'une manière rigoureuse R est strictement le taux d'utilisation du substrat nécessaire à la croissance, et non le taux d'absorption ou de consommation totale car une partie de s absorbé est utilisée à d'autres processus métaboliques (maintenance).

A la suite des premières recherches systématiques de substrat-dépendance (Monod et Teissier, 1936), on sait que de nombreuses et diverses données expérimentales conduisent à admettre à la fois la proportionnalité entre absorption de substrat et croissance (signifiant que la fraction nécessaire à la maintenance est quantitativement négligeable par rapport à la consommation par croissance), et la constance du rendement R . *A contrario*, on a développé des modèles prenant en compte la maintenance et la mortalité.

► *La vitesse absolue de croissance est fonction à la fois de la biomasse actuelle $y(t)$ et de la quantité de substrat ou ressources disponibles $s(t)$:*

$$\frac{dy}{dt} = f(s, y).$$

Le processus de croissance s'exprime alors par un système dynamique du type :

$$\begin{aligned} \frac{ds}{dt} &= -\frac{1}{R} f(s, y) \\ \frac{dy}{dt} &= f(s, y) \end{aligned} \quad [12.4]$$

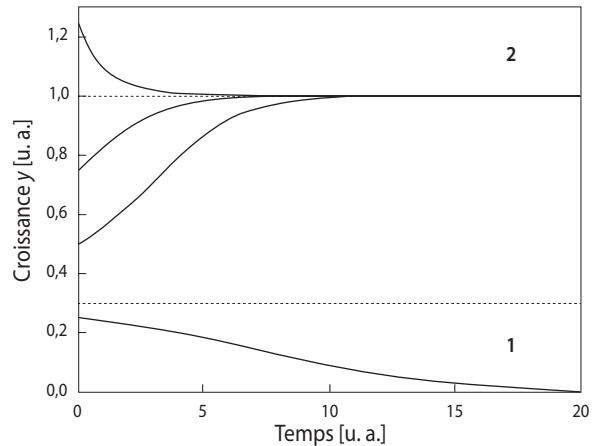
la fonction f étant soumise aux contraintes suivantes :

$$\begin{aligned} y = 0 &\Rightarrow f = 0 \\ s = 0 &\Rightarrow f = 0 \end{aligned}$$

$$\forall y > 0, \forall s > 0, \forall f > 0$$

n'a rien à voir avec la signification précise qu'il a en d'autres domaines (enzymologie). Dans cet ordre d'idées et en absence de cadre théorique précis pouvant éviter toute ambiguïté, il convient d'éviter également le recours aux notions d'*autocatalyse* (voir chap. 14) et d'*allélocatalyse* (effet de groupe positif aux faibles concentrations ou anti-effet Allee, voir chap. 5).

Figure 13.8
Densité-dépendance
avec bistabilité selon [13.13]
Différentes conditions initiales :
 $y(0) = 0,25 ; 0,50 ; 0,75 ; 1,25$
1 : bassin d'attraction de 0 ;
2 : bassin d'attraction de S_2 .
Leur séparatrice correspond
à la droite d'équation $y = b = 0,30$.



Exemple - Mis en évidence en écologie par Allee (1949) et surtout étudié pour des populations animales du point de vue de leur fécondité, ce cas de densité-dépendance s'observe également chez les végétaux, bien que peu d'études leur aient été consacrées. Mentionnons le cas de l'espèce arbustive *Banksia goodii* (Protéacées) dont les peuplements naturels sont sujets à cet effet Allee (Lamont *et al.*, 1993). La production de graines par unité de canopée est significativement plus faible ($R^2 = 0,93$) dans les « petites populations » que dans les « grandes populations », ces qualificatifs désignant à la fois le nombre de plantes du peuplement et leur densité. La densité est mesurée par la « distance moyenne entre voisins », respectivement 4,9 et 3,4 m. Cet effet moyen sur la production totale ne s'explique pas seulement par le nombre de plantes. Il s'agit bien d'un effet spécifique sur la fécondité marqué par une forte diminution du nombre de cônes fertiles et du nombre de graines par plante.

13.4. Cinétique de croissance et compétition

Les diverses recherches consacrées à la relation densité-développement ou densité-production ont été abordées principalement soit en rapport avec la démographie et la structure d'un peuplement, soit d'un point de vue pratique pour préciser les effets de la densité de plantation sur le rendement quantitatif ou qualitatif d'une culture.

Donnons quelques brèves indications sur cette dernière question pour laquelle différentes relations empiriques, par plante ou par unité d'aire au sol, ont été proposées pour telle ou telle espèce (voir par exemple Watkinson, 1980). Rappelons d'autre

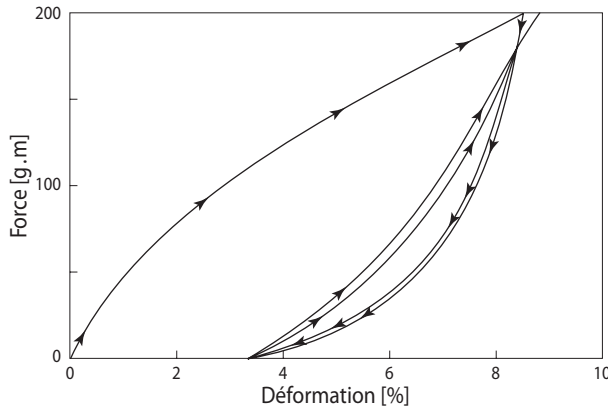


Figure 15.4
Déformation plastique et élastique de segments d'hypocotyles de *Phaseolus aureus* au cours de 3 contraintes expérimentales successives de même valeur
Les flèches indiquent le sens du tracé d'enregistrement. A noter l'identité des phases de relâchement [avec la permission de American Society of Plant Biologists, Lockhart J.A., 1967, *Plant Physiol.*, **42**, © CCC Inc.]

Les études au niveau cellulaire bénéficient d'un matériel intéressant avec les entrenœuds de *Nitella* (Characées), ceux-ci étant constitués d'une cellule unique, géante et multinucléée. Green *et al.* (1971) ont analysé en détail ce type de croissance qui est particulièrement sensible à une variation de turgescence (celle-ci est de l'ordre de 5 à $6 \cdot 10^5$ Pa). En croissance exponentielle les réponses + ou - à une variation correspondante de P (de l'ordre de $\pm 0,7 \cdot 10^5$ Pa) sont rapidement compensées (fig. 15.5).

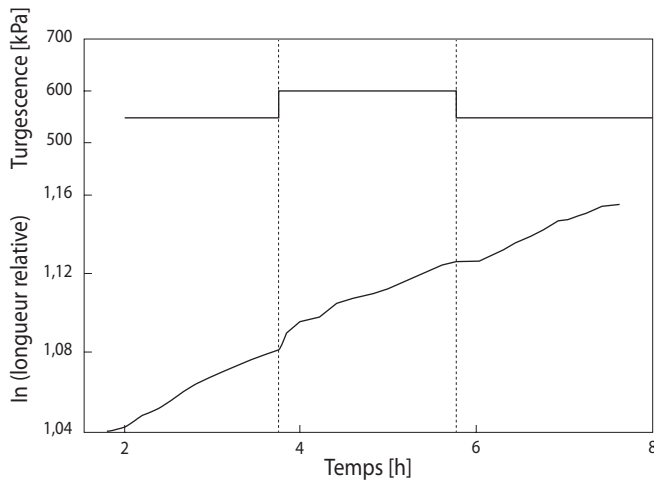


Figure 15.5 - Croissance cellulaire chez *Nitella* en phase exponentielle
Réponse à une modification transitoire de la turgescence
[d'après Passioura J.B., Fry S.C., 1992, *Austral. J. Plant Physiol.*, **19**(5), fig. 6, 572, © CSIRO]

En effet il suffit d'un bref délai (15 minutes) après la variation imposée de turgescence pour que l'élongation cellulaire reprenne exactement son cours normal, indiquant qu'il a eu *variation du seuil Y*. Celui-ci joue ainsi un rôle régulateur important dans cette *adaptation physiologique*, qu'il y ait augmentation ou diminution de la turgescence (voir section 15.2).

le long de l'axe. Or l'équation de continuité de type [17.1], en termes cellulaires, ne prend nullement en compte l'âge ou l'histoire des cellules en croissance.

D'une manière générale l'analyse de la croissance nécessiterait donc de faire appel conjointement à ces deux critères. C'est ce que propose le modèle théorique de Tognetti et Winley (1980) pour la croissance d'une file de cellules. Ce modèle repose à la fois sur la vitesse de croissance élémentaire en longueur [17.3] et sur l'occurrence de mitoses en rapport avec la structure d'âge des cellules. Toute cellule étant définie, à tout instant, par sa position x (qui dépend de x_0) et par son âge a , on s'intéresse à des fonctions de croissance du type $f(x_0, a, t)$.

La prise en compte du facteur âge est résolue autrement par Feng et Boersma (1995) qui relie la vitesse de déplacement de toute cellule au temps τ de sa génération dans le méristème. Leur formulation prend ainsi en compte une fonction de génération cellulaire et une fonction d'élongation. Cette étude est appliquée à la croissance stationnaire de la racine de Maïs.

17.2. Croissance bidimensionnelle

17.2.1. Un exemple de dysharmonie de croissance

Nous avons noté précédemment les importants changements morphologiques d'un *limbe foliaire* au cours de sa croissance (section 2.7, fig. 2.8) avec le cas de *Tropaeolum majus* (Capucine) dont la feuille passe d'une forme juvénile à 7 lobes à une forme adulte orbiculaire. La disparition progressive des sinus foliaires (secteurs compris entre deux lobes voisins) illustre particulièrement bien la très inégale distribution spatiale de l'activité de croissance. Sur un tel matériel une première approche simple pourrait consister à décrire le développement du limbe comme la modification progressive de son *contour* à l'aide d'une courbe à paramètres dépendant du temps, cette courbe étant censée simuler le front de croissance du tissu foliaire. C'est ce qui fut tenté avec le limbe de *Tropaeolum* (fig. 17.11).

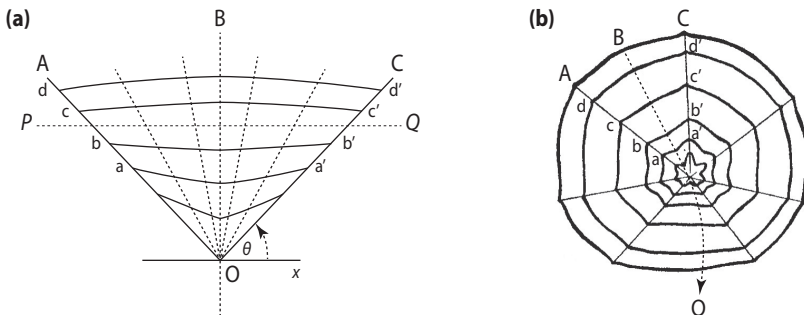


Figure 17.11 - Croissance de la feuille de *Tropaeolum majus* [d'après Ashby W.R., 1948, *New Phytol.*, 47(2), fig. 3, 158]

(a) simulation des variations de forme d'un secteur foliaire (secteur AOC en (b)) par une conchoïde de droite ou conchoïde de Nicomède : $\rho(t) = k(t)[1/\sin\theta] \pm b(t)$ à paramètres dépendant du temps

L'ontogenèse de ces systèmes se déroule comme une recombinaison déterministe de groupes antérieurs sur un principe constant de complémentarité (J. Lück, 1977).

Exemple - Cette modification par *bootstrap* du contrôle par filiation à travers plusieurs générations permet de simuler correctement la disposition des cellules le long de filaments (dont *Chaetomorpha* est un bon exemple) en contrôlant à la fois leurs longévités et leurs longueurs relatives. Outre les systèmes filamenteux pour lesquels il fut mis au point, ce type de L-systèmes trouve des applications pour l'analyse de files cellulaires dans certains tissus méristématiques (comme dans la jeune racine de *Zea mays*, Lück *et al.*, 1994).

20.3.5. Dissymétrie de la division cellulaire et sénescence

Toute cellule ne conservant pas indéfiniment le pouvoir de duplication (perte de potentialité mitotique par différenciation ou par sénescence), voici un modèle simple basé sur l'existence de 3 états cellulaires : un état juvénile a_1 , un état a_2 apte à la division, et un état terminal a_3 , avec les transitions :

$$a_1 \rightarrow a_1 a_2 ; a_2 \rightarrow a_2 a_3 ; a_3 \rightarrow a_3$$

Ce qui nous donne le développement suivant :

t	N	Concaténation
0	1	a_1
1	2	$a_1 a_2$
2	4	$a_1 a_2 a_2 a_3$
3	7	$a_1 a_2 a_2 a_3 a_2 a_3 a_3$
4	11	$a_1 a_2 a_2 a_3 a_2 a_3 a_3 a_2 a_3 a_3 a_3$
...

La particularité de la matrice de transition $\mathbf{M} = \begin{pmatrix} 1 & 1 & 0 \\ 0 & 1 & 1 \\ 0 & 0 & 1 \end{pmatrix}$ est de posséder une valeur propre triple $\lambda_1 = \lambda_2 = \lambda_3 = 1$.

Cette matrice est une forme de Jordan caractérisée par (i) les valeurs propres (avec leur multiplicité) en diagonale principale, (ii) des 1 sur l'une des diagonales adjacentes, (iii) des zéros ailleurs. Le théorème de Jordan établit que si une matrice d'ordre 3 ayant une valeur propre triple peut être mise sous la forme

$$\begin{pmatrix} \lambda & 1 & 0 \\ 0 & \lambda & 1 \\ 0 & 0 & \lambda \end{pmatrix}$$

alors il n'existe qu'un seul vecteur propre.

De ce fait la fonction de croissance ne peut être mise sous une forme exponentielle du type [20.9], mais sous une forme polynomiale :

$$N(t) = \omega_0 + \omega_1 t + \omega_2 t^2$$

22.2. Contrôle optimal de la croissance

22.2.1. Optimalité des fonctions de croissance ?

Une question préliminaire très peu abordée est celle de savoir si telle fonction de croissance répond à un principe d'optimalité précis. Il est remarquable de noter qu'il en est ainsi pour la *fonction logistique de croissance*. On montre en effet que la logistique simple de Verhulst peut être considérée comme résultant d'un *principe de moindre action*. Diverses interprétations ont été proposées dans ce sens, soit en rapport direct avec la nature de la variable suivant la loi logistique (approche de Volterra notamment), soit comme une réponse optimale constituant le « meilleur compromis » face à une contrainte imposée (voir chap. 5, annexe A.5.1). La question reste ouverte pour les autres fonctions usuelles de croissance. De fait le problème se pose plus généralement sous la forme d'un système dynamique structuré (plutôt que par rapport à une fonction donnée à une dimension), ce que nous allons maintenant développer.

Examinons tout spécialement quelques modèles permettant de dégager les conditions d'*optimisation du développement d'une plante entière* (pour d'autres applications en biologie voir par exemple Lenhart et Workman, 2007). Fondés sur l'intégration de différentes cinétiques organiques les modèles que nous allons examiner visent à préciser les modalités de transition entre développements végétatif et reproducteur, transition qui peut être unique ou multiple, en escalier ou graduelle. Étudiée dans le cadre de modèles déterministes la question du contrôle optimal de la croissance ne peut guère se poser selon une formulation strictement autonome. En effet, le déterminisme de la transition de développement est sous la dépendance (*i*) de la variation temporelle et/ou environnementale de paramètres de nature physiologique réglant les flux de photosynthétats, (*ii*) de la durée totale de croissance qui n'est généralement pas inscrite dans des conditions aux limites *a priori* (cette variable étant d'ailleurs habituellement considérée comme une variable aléatoire).

22.2.2. Modèle de Cohen (1971)

Premier essai d'optimisation de la distribution de la biomasse produite par la croissance d'un organisme végétal, ce modèle fut conçu pour le développement d'une plante annuelle sur le principe d'une *commutation* unique développement végétatif → développement reproducteur, *i.e.* un saut qualitatif de l'un à l'autre. Selon cette hypothèse l'ontogenèse se déroule en deux phases successives, végétative puis reproductrice (sans chevauchement), déterminées par un arrêt de la croissance végétative à un instant donné, tel qu'il permettrait de maximiser la biomasse des organes reproducteurs.

Résumons-en la formulation basée sur les variables suivantes habituellement utilisées dans l'approche dite *fonctionnelle* de la croissance des plantes supérieures