REVUE de

BIO-MATHÉMATIQUE

BIOLOGIE THÉORIQUE
BIO-INFORMATIQUE
ÉCOLOGIE THÉORIQUE

BIO-MATHEMATICS

REVUE BILINGUE (Anglais-Français)-fondée en 1962

Organe Officiel de la Société Internationale de Biologie Mathématique

RELATIONS DIMENSIONNELLES DANS UNE SERIE ORGANIQUE EN CROISSANCE CHEZ UNE PLANTE SUPERIEURE

R. BUIS et H. BARTHOU

IXè Congrès international de Biologie Mathématique
Paris, 8-10 Septembre 1983

LES ÉDITIONS EUROPÉENNES

11 bis, Av. de la Providence 92160 ANTONY (FRANCE)

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

RELATIONS DIMENSIONNELLES DANS UNE SERIE ORGANIQUE EN CROISSANCE CHEZ UNE PLANTE SUPERIEURE

R. BUIS et H. BARTHOU
Laboratoire de Biologie Quantitative
E.N.S.A., 145 avenue de Muret, 31076 TOULOUSE, FRANCE

RESUME

Les relations dimensionnelles entre les différents organes d'une même série (ex. : ensemble des feuilles d'un même axe) sont étudiées en rapport avec la nature de la fonction de croissance organique $f(t)$. On définit notamment des relations de récurrence spatiale, exprimant les tailles instantanées de deux organes voisins : $y_x = h(y_{x-1})$, x étant le rang de l'organe dans la série. Le plastochrone ou décalage entre les courbes de croissance des organes successifs est exprimé par un paramètre-retard τ, la variable temporelle devenant $t - (x-1)\,\tau$.

Selon la fonction de croissance organique f et sous certaines hypothèses sur les paramètres, on met en évidence divers cas remarquables de relations dimensionnelles : récurrence de type puissance (allométrie s.s.), linéaire, hyperbolique, ...

La croissance dimensionnelle au sein d'une série organique s'exprime par une fonction à deux variables dépendant également du plastochrone et des paramètres P de la fonction de croissance : $y = \phi\,(x, t, \tau, P)$. La surface de croissance correspondante représente conjointement la famille des fonctions de croissance organique f_x et la famille des profils dimensionnels instantanés de la série. Dans ce cadre, la notion de fonction profil $y_t = g_t(x)$, permet de relier l'architecture de l'organisme végétal à la cinétique coordonnée de son édification. Ainsi peut se définir l'"enveloppe" de la série organique qui est une composante essentielle de la silhouette de la plante supérieure.

SUMMARY

The dependence of the dimensional relationships between the various organs of a same series (e.g. the set of the leaves along a same axis) on the nature of the organic growth function f(t) was investigated. Spatial recurrence relationships define the instantaneous sizes of two neighbouring organs : $y_x = h(y_{x-1})$, where x is the rank of the organ within the series. The plastochrone, or lag between the growth curves of the successive organs, is expressed by the lag parameter τ, and the time variable then becomes $t - (x-1)\ \tau$.

Depending on the organic growth function f considered and on the assumptions concerning some parameters, the various peculiar cases of dimensional relationships characterized include power (allometry s.s.), linear, and hyperbolic recurrences.

Dimensional growth within an organic series can be expressed by a two-variable function depending on the plastochrone and on the parameters P of the growth functions :
$y = \phi\ (x,\ t,\ \tau,\ P)$. The corresponding growth surface reflects the involvement of the organic growth functions f_x as well as that of the instantaneous dimensional profiles of the series. Within this framework, the concept of profile function $y_t = g_t(x)$ relates the architecture of the plant organism to the coordinated kinetics of its building. The organic series "envelope" thus defined is an essential component of the habit of higher plants.

RELATIONS DIMENSIONNELLES DANS UNE SERIE ORGANIQUE EN CROISSANCE CHEZ UNE PLANTE SUPERIEURE

L'étude quantitative de la croissance d'une plante supérieure est réalisée le plus souvent soit à un niveau global (hauteur de la tige, poids total ou par catégorie d'organe, ...), soit au niveau élémentaire d'un organe donné (croissance foliaire...). Ces deux démarches ignorent l'originalité de la partition de l'organisme végétal : celui-ci est formé d'un petit nombre d'organes de nature morphologique distincte (racine, tige, feuille, organes reproducteurs) mais chacun d'eux est répété un certain nombre de fois. L'architecture végétale est très généralement une architecture répétitive. C'est à la diversité des modalités de répétition des organes de base qu'est due pour une large part la richesse des formes végétales. La notion de série organique (BUIS et al., 1978) est donc une notion prégnante en Botanique, au moins pour les organes appartenant au télome caulinaire. Elle constitue un bon niveau d'étude pour dégager quelques lois de croissance intervenant dans l'édification du corps végétal.

A ce niveau macroscopique d'organisation, l'une des questions majeures est celle des variations de dimensions et de forme des éléments d'une même série en fonction de la position. Ce problème du développement hétéroblastique, quoique très classique, reste encore assez peu étudié. Nous en avons déjà examiné certains aspects statistiques montrant l'existence de corrélations de proximité au sein d'une même série et une relative indépendance entre éléments de séries différentes (par ex. feuille et entrenoeud) (BUIS et al., 1978). Un modèle a été proposé pour rendre compte de certains gradients de croissance le long d'un axe (BUIS et BARTHOU, 1981).

Dans la présente note, nous nous intéressons aux relations dimensionnelles entre organes d'une même série organique, en tant que conséquence des fonctions de croissance de ces organes. La silhouette ou port du végétal en est la résultante, notamment chez les espèces herbacées dont l'axe feuillé est matérialisé par un ensemble de noeuds suffisamment déployés dans l'espace, et avant que la ramification ne vienne éventuellement participer à la définition du port. Le fait que celui-ci soit une donnée spécifique souvent caractéristique (pour un environnement donné) justifie cette recherche des propriétés dimensionnelles des séries organiques constitutives du télome caulinaire végétatif (c.à.d. séries des entrenoeuds, pétioles et limbes).

I - PRELIMINAIRES

1/ Définitions

Série organique : ensemble des organes de même nature morphologique générés par un même méristème primaire (constituant donc un axe ou portés par un même axe), et sur lesquels on considère un même caractère morphogénétique. Ex. : superficie des limbes des feuilles d'un même axe ; longueur des entrenoeuds d'une même tige, ... Chaque élément d'une série organique est désigné par son rang ou position x, l'origine étant située au niveau du noeud cotylédonnaire (n° 0).

Morphologiquement, une série organique est un sous-ensemble des catégories classiques telles que phyllome et caulome. Mathématiquement, il s'agit d'une suite finie ou ensemble ordonné dont le nombre d'éléments croît au cours du développement jusqu'au stade adulte, ces éléments n'étant donc généralement pas au même stade de croissance.

Plastochrone : *Lato sensu*, ce terme désigne la durée séparant l'arrivée de deux feuilles successives à un même état de développement, notamment leur "apparition" perceptible à l'oeil nu. Il définit donc le décalage entre les débuts des courbes de croissance de deux éléments successifs d'une même série organique.

Fonction de croissance organique : fonction mathématique exprimant la variation temporelle d'un caractère dimensionnel y observé sur l'organe n° x : $y_x = f_x(t)$.

Profil d'une série organique : représentation graphique des dimensions instantanées des différents organes d'une même série en fonction de leur position x : $y_t = g_t(x)$. La valeur limite A est le profil adulte. Par la suite, on considèrera ces fonctions-profils comme des fonctions continues, bien que la variable x ne prenne en réalité que des valeurs discrètes.

Relation de récurrence spatiale : relation exprimant, à un instant donné, la dimension de tout élément en fonction de la dimension de l'élément sous-jacent de la série : $y_x = h(y_{x-1})$.

L'intérêt de ces notions est de relier les tailles de deux organes voisins indépendamment du temps.

Rapport dimensionnel : rapport entre les dimensions instantanées de deux éléments successifs d'une série organique : $\rho_x = y_{xt}/y_{(x-1)t}$

Fonction de croissance d'une série organique : la "croissance d'une série organique" est à la fois une augmentation du nombre de ses constituants et un accroissement de leurs dimensions. On peut quantifier ce phénomène composite sans expliciter l'augmentation du nombre d'éléments par organogenèse. On considère pour cela une fonction mathématique à deux variables (la position x et le temps t) et ayant le plastochrone τ pour paramètre retard ("lag"), c'est-à-dire : $y = \phi(x, t)$, la variable temporelle s'exprimant par $[t-(x-1)\,\tau]$.

Dans R^3, on a une surface de croissance de la série, représentation conjointe de la famille des fonctions de croissance organique $\{f_x\}$ et de la famille des fonctions-profils $\{g_t\}$. Cette surface de croissance est une caractéristique spatio-temporelle de la série organique.

Ces différentes fonctions doivent être considérées sur un domaine borné, excluant les cas de croissance asymptotique ou de croissance indéfinie.

2/ Hypothèse de base

On suppose que les différents éléments d'une série suivent une même fonction de croissance organique f(t). Cette fonction f ne diffère éventuellement d'un élément à l'autre que par les valeurs numériques des paramètres. La fonction de croissance de la série s'écrit alors d'une manière plus explicite : $y = \phi(x, t, \tau, P)$, P étant l'ensemble des paramètres de la fonction f. Selon les cas, certains paramètres peuvent *a priori* être des invariants caractéristiques de la série ou être eux-mêmes des fonctions de x. Par exemple, A (dimension adulte) varie généralement selon le rang de l'organe.

3/ Objectif

Toute série organique est considérée comme une suite récurrente. Son étude analytique vise à montrer les relations de récurrence spatiale et les rapports dimensionnels en liaison avec la nature de la fonction de croissance organique, ce qui conduit à une généralisation de la notion d'allométrie de croissance.

II - RELATIONS DE RECURRENCE SPATIALE ET RAPPORTS DIMENSIONNELS POUR QUELQUES FONCTIONS DE CROISSANCE ORGANIQUE

Considérant des dimensions instantanées, la notation utilisée y_x explicite seulement le rang x. L'échelle temporelle est initialisée (t = 0) au "début de la croissance" de l'organe n° 1. Pour l'élément de rang x, la taille dite initiale correspond à l'instant $t = (x-1)\,\tau$. On peut supposer que cette taille initiale est la même pour tous les éléments de la série (= "y_o").

1/ Croissance exponentielle

La croissance de l'organe n° x est définie par :

$$y_x = y_o \exp \{r_x \,[t - (x-1)\,\tau]\} \qquad (1)$$

où r_x est le taux de croissance (= vitesse spécifique ou relative de croissance), $\frac{1}{y}\,\frac{\delta y}{\delta t}$ ou $\dot{y}/y$, indépendant du temps. On en tire la relation de récurrence :

$$y_x = K\, y_{x-1}^{\alpha} \qquad (2)$$

où $K = y_o^{1-\alpha} \exp(-r_x \tau)$ et $\alpha = r_x / r_{x-1}$.

Les tailles instantanées de deux organes voisins sont régies par une fonction puissance propre à tout couple d'éléments successifs. C'est la relation classique d'allométrie.

Le rapport dimensionnel est également une fonction puissance :

$$\rho_x = K\, y_{x-1}^{\alpha-1} \qquad (3)$$

Cas particulier : si r est constant $\forall x$, (2) s'écrit :

$$y_x = K' y_{x-1} \quad \text{où} \quad K' = \exp(-r\tau) \qquad (4)$$

On a alors, en tout "point" de la série organique, une même relation linéaire de récurrence. Il y a proportionnalité entre les dimensions instantanées de deux éléments successifs : $y_x / y_{x-1} = K' < 1$.

Il en résulte que, à tout instant, la dimension de l'élément x est la moyenne géométrique des dimensions des éléments (x-1) et (x+1) :

$$y_x = (y_{x-1} \cdot y_{x+1})^{1/2}$$

On a une suite géométrique de raison $K' < 1$.

Cette propriété peut s'observer à l'extrémité des tiges de plantes supérieures pour les feuilles les plus jeunes se trouvant en phase exponentielle de croissance (HERMANT, 1946).

2/ Croissance linéaire

La croissance organique s'exprime par :

$$y_x = y_o + b_x \,[t - (x-1)\,\tau] \qquad (5)$$

où, par définition, l'accroissement absolu par unité de temps b_x est constant vis-à-vis du temps. La relation de récurrence spatiale est une fonction affine :

$$y_x = K + \beta y_{x-1} \tag{6}$$

avec $K = y_o(1-\beta) - b_x\tau < 0$ et $\beta = b_x/b_{x-1} > 0$

Le rapport dimensionnel

$$\rho_x = \frac{K + \beta y_{x-1}}{y_{x-1}} \tag{7}$$

est une fonction hyperbolique croissante de la dimension de l'organe sous-jacent, cette fonction s'appliquant pour $y_{x-1} \geqslant (y_o-K)/\beta$ et $y_x \geqslant y_o$. Le rapport dimensionnel croît donc asymptotiquement vers la valeur limite β (asymptote horizontale). Autrement dit, dans le cas de croissances organiques ayant une phase linéaire suffisamment longue, le rapport dimensionnel, bien que théoriquement croissant, peut présenter une valeur approximativement constante au bout d'un certain temps. On sait que certaines courbes sigmoïdes de croissance présentent une phase linéaire relativement étendue ; elles peuvent donc posséder cette propriété.

Cas particulier : si le coefficient b est indépendant du rang x, alors $\beta = 1$ et la relation de récurrence est invariante le long de la série :

$$y_x = K' + y_{x-1} \quad \text{avec} \quad K' = -b\tau < 0$$

Le rapport dimensionnel reste évidemment hyperbolique, la valeur asymptotique étant égale à 1. La série organique constitue alors une suite arithmétique de raison $K' < 0$: la dimension instantanée de tout organe est la moyenne arithmétique des dimensions des organes sous et sus-jacents. L'écart dimensionnel tend à devenir négligeable, en valeur relative, si la phase linéaire de croissance dure suffisamment longtemps.

3/ Fonction de croissance exponentielle négative

Qualifiée parfois de "monomoléculaire" en raison de son analogie formelle avec la cinétique d'une réaction chimique de premier ordre, cette fonction s'ajuste bien à certains cas de croissance végétale, par ex. : croissance des cotylédons de Concombre, *Cucumis sativus* (GREGORY, 1928), tige de Pêcher (MARENAUD, 1964). Précisons qu'elle correspond au premier type de l'équation de VON BERTALANFFY (1973) : si les exposants des termes d'anabolisme et de catabolisme de celle-ci sont respectivement 2/3 et 1 pour la croissance pondérale de l'organisme, alors la croissance en longueur obéit à une loi exponentielle négative.

Elle est définie par $\dot{y} = k(A-y)$, la dimension adulte A étant supposée asymptotique. D'où :

$$y_x = A_x \{1 - b_x \exp(-k_x [t - (x-1)\tau])\} \text{ avec } b_x = (A_x - y_o)/A_x \quad (8)$$

ou encore

$$\text{Log } \left(\frac{A_x}{A_x - y_x}\right) = -\text{Log } b_x + k_x [t - (x-1)\tau] \quad (8')$$

A partir de (8'), la relation de récurrence spatiale s'écrit :

$$\frac{A_x}{A_x - y_x} = K \left[\frac{A_{x-1}}{A_{x-1} - y_{x-1}}\right]^{k_x/k_{x-1}} \quad (9)$$

avec $K = b_x^{-1} \cdot b_{x-1}^{k_x/k_{x-1}} \cdot \exp(-k_x \tau)$

d'où l'expression générale :

$$y_x = A_x - c \left[A_{x-1} - y_{x-1}\right]^{k_x/k_{x-1}} \quad (9')$$

avec $c = K^{-1} \cdot A_x \cdot A_{x-1}^{-k_x/k_{x-1}}$

Cas particulier : si le coefficient de vitesse k est indépendant de x, la relation de récurrence est une fonction affine :

$$y_x = \alpha + \beta\, y_{x-1} \quad (10)$$

avec $\alpha = A_x \left(1 - \frac{b_x}{b_{x-1}} \exp(k\,\tau)\right) < 0$

$\beta = \frac{A_x}{A_{x-1}} \frac{b_x}{b_{x-1}} \exp(k\,\tau) > 0$

(valable théoriquement pour $(y_o - \alpha) / \beta \leqslant y_{x-1} < A_{x-1}$).

Le rapport dimensionnel est alors une fonction hyperbolique (Fig. 1) :

$$\rho_x = \frac{\alpha + \beta\, y_{x-1}}{y_{x-1}} \tag{11}$$

Remarque : On peut remarquer qu'il y a là un comportement apparemment analogue à celui d'une croissance linéaire (§ 2) mais avec deux différences essentielles : la pente de la fonction de récurrence dépend ici du plastochrone τ et en outre le rapport dimensionnel ρ présente une limite théoriquement asymtotique. La critique à faire à cette fonction de croissance (comme à toutes celles où A est asymptotique) réside dans cette caractéristique qui impliquerait l'acquisition simultanée de la taille adulte (pour t infini) pour y_x et y_{x-1} ! Les relations (10) et (11) ne sont donc pas valides au voisinage de ces valeurs limites. Plus exactement, quand $y_{x-1} = A_{x-1}$, la notion même de récurrence pour y_x perd évidemment toute signification.

4/ Fonction de croissance logistique de VERHULST

Fondée sur l'hypothèse que le taux de croissance est une fonction linéaire décroissante de la taille : $\dot{y}/y = a_1(1 - y/A)$, cette fonction classique est formulée ici sous la forme :

$$y_x = \frac{A_x}{1 + \exp\{a_{ox} - a_{1x}\,[t - (x-1)\,\tau]\}} \tag{12}$$

équivalente à :

$$\mathrm{Log}\left(\frac{y_x}{A_x - y_x}\right) = -a_{ox} + a_{1x}\,[t - (x-1)\,\tau] \tag{12'}$$

où $a_{ox} = \mathrm{Log}\left(\frac{A_x - y_o}{y_o}\right)$, A_x étant asymptotique.

Utilisant (12'), on obtient la relation de récurrence spatiale :

$$\frac{y_x}{A_x - y_x} = \alpha \left[\frac{y_{x-1}}{A_x - y_{x-1}}\right]^{\beta} \tag{13}$$

avec $\alpha = \exp(-a_{ox} + \beta\, a_{o(x-1)} - a_{1x}\tau) > 0$, $\beta = a_{1x}/a_{1(x-1)} > 0$, d'où :

$$y_x = \frac{\alpha\, A_x\, y_{x-1}^{\beta}}{\alpha\, y_{x-1}^{\beta} + [A_{x-1} - y_{x-1}]^{\beta}} = \frac{\alpha\, A_x}{\alpha + \left[\frac{A_{x-1} - y_{x-1}}{y_{x-1}}\right]^{\beta}} \tag{13'}$$

Comme pour la fonction exponentielle négative, on ne peut généra-

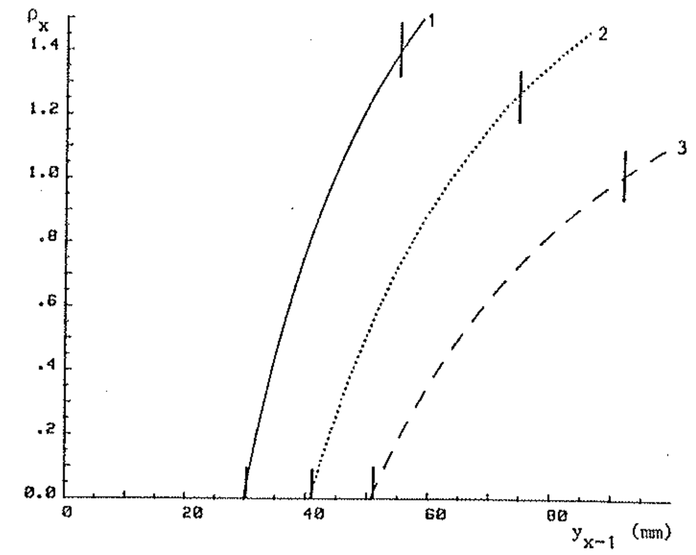

Fig.1 : Fonction de croissance exponentielle négative : rapport dimensionnel ρ_x (relation 11) pour les valeurs suivantes des paramètres α et β. (1): -90.7, 3.05; (2): -112.7, 2.77; (3): -113.9, 2.25. Les tirets délimitent le domaine de validité de ρ_x.

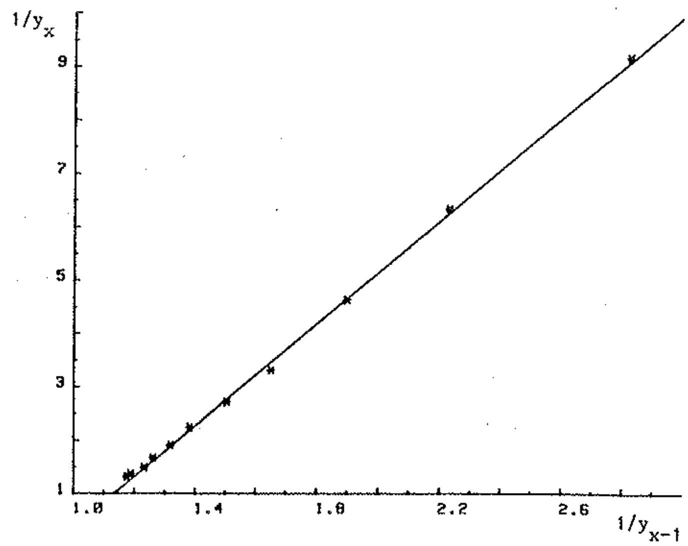

Fig.2 : Fonction logistique : récurrence spatiale (relation 15). Ajustement linéaire pour les longueurs des feuilles 4 et 5 chez le *Mirabilis jalapa* : $1/y_5 = -4.4174 + 4.7765 \cdot 1/y_4$

lement pas expliciter y_{x-1}, l'exposant β étant un rapport de deux coefficients de vitesse de croissance.

En début de croissance, si l'on considère y_x petit par rapport à A_x, on peut simplifier (13') et obtenir l'approximation suivante :

$$y_x \simeq \frac{\alpha A_x}{A_{x-1}^{\beta}} y_{x-1}^{\beta}$$

Le rapport des taux de croissance est alors approximativement constant et égal à $a_{1x} / a_{1(x-1)}$. Cette propriété d'allométrie correspond à l'approximation du début de la logistique (phase à accélération positive croissante) par un arc d'exponentielle.

Cas particulier : l'hypothèse d'invariance des paramètres de la logistique vis-à-vis de la position x ne peut guère concerner, en pratique, que le coefficient a_1. En effet, a_o est fonction de A lequel dépend très généralement de x. Avec a_1 constant, (13') devient :

$$y_x = \frac{\alpha A_x y_{x-1}}{A_{x-1} + (\alpha-1) y_{x-1}} \tag{14}$$

exprimant qu'un tel cas de croissance logistique présente une propriété de récurrence spatiale hyperbolique. Cette fonction homographique croissante doit théoriquement être considérée comme bornée par $\frac{y_o A_{x-1}}{(1-\alpha) y_o - \alpha A_x} \leqslant y_{x-1} \leqslant A_{x-1}$.

On peut linéariser cette relation en utilisant les inverses (Fig. 2 et 3) :

$$\frac{1}{y_x} = \frac{\alpha-1}{\alpha A_x} + \frac{A_{x-1}}{\alpha A_x} \cdot \frac{1}{y_{x-1}} \tag{15}$$

Le rapport dimensionnel est également une fonction hyperbolique (Fig. 4) :

$$\rho_x = \frac{\alpha A_x}{A_{x-1} + (\alpha-1) y_{x-1}} \tag{16}$$

La remarque précédente (Cf. croissance exponentielle négative) s'applique également aux relations (14), (15) et (16).

5/ Logistiques généralisées

La fonction dite de VERHULST, PEARL et REED (PEARL et *al.*, 1923, 1928) sous la forme la plus simple :

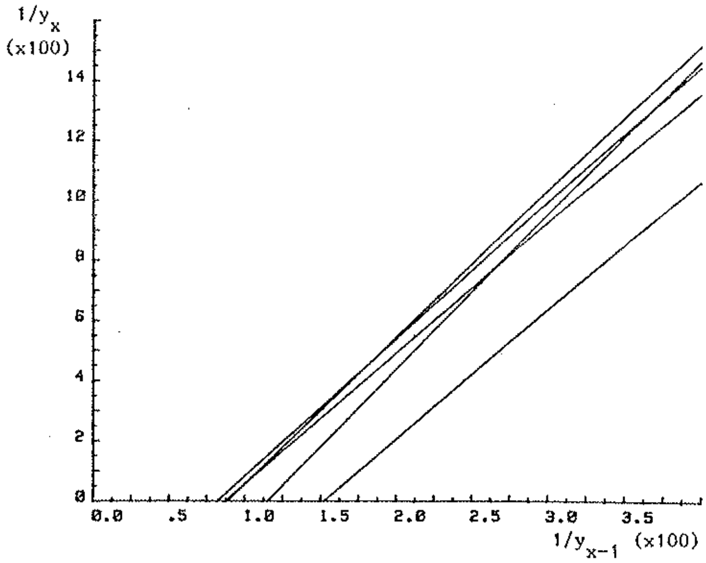

Fig.3 : Fonction logistique: récurrence spatiale (relation 15). Ensemble des récurrences spatiales pour les longueurs des feuilles 2 à 7 chez le *Mirabilis jalapa*.

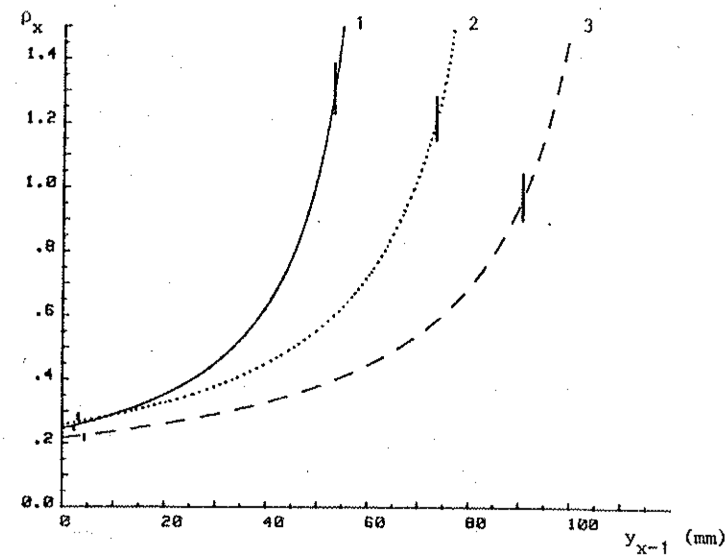

Fig.4 : Fonction logistique : rapports dimensionnels ρ_x (relation 16) des longueurs foliaires chez le *Mirabilis jalapa*. (1): feuilles 2 et 3; (2): feuilles 3 et 4; (3): feuilles 4 et 5.

$$y_x = \frac{A_x}{1 + \exp\,(a_o - a_1 t' + a_2 t'^2 - a_3 t'^3)}$$

avec $t' = t - (x-1)\,\tau$, ne permet pas d'expliciter, indépendamment du temps, une relation de récurrence spatiale.

Les fonctions de RICHARDS (1959) et de NELDER (1961) sont équivalentes, la formulation de NELDER étant :

$$y_x = \frac{A_x}{\left[1 + \exp\,\{a_o - a_1\,[t - (x-1)\,\tau]\}\right]^{1/\theta}} \tag{17}$$

θ (= m-1 de RICHARDS) étant un paramètre de dissymétrie (position du point d'inflexion de la sigmoïde).

Si les paramètres a_1 et θ sont invariants au sein de la série organique, la <u>récurrence spatiale</u> est :

$$y_x = (k_1 + k_2\, y_{x-1}^{-\theta})^{-1/\theta} \tag{18}$$

avec $k_1 = A_x^{-\theta}\,(1-\alpha^{-1})$; $k_2 = (A_x / A_{x-1})^{-\theta}\,\alpha^{-1}$

(le coefficient α étant le même que celui de la logistique simple), ou :

$$y_x = \frac{\alpha^{1/\theta}\, A_x\, y_{x-1}}{\left[A_{x-1}^{\theta} + (\alpha-1)\, y_{x-1}^{\theta}\right]^{1/\theta}}$$

On retrouve pour $\theta = 1$ ($m = 2$) le cas particulier de la logistique de VERHULST (relation (14)).

6/ <u>Fonction de croissance de GOMPERTZ</u>

Cette fonction représente la limite de (17) pour $m \to 1$ ($\theta \to 0$) des fonctions de RICHARDS et de NELDER. Elle est définie par une décroissance exponentielle du taux de croissance au couts du temps : $\dot{y}/y = a \exp\,(-bt)$, ce qui donne :

$$\mathrm{Log}\left[\mathrm{Log}\,(A_x/y_x)\right] = \mathrm{Log}\,k_x - b_x\left[(t - (x-1)\,\tau\right] \tag{19}$$

ou $y_x = A_x \exp\,\{-k_x \exp\left[-b_x\,[t - (x-1)\tau]\right]\}$

avec $k_x = a_x/b_x$

La récurrence spatiale, sous sa forme générale, est :

$$\mathrm{Log}\,(A_x/y_x) = \alpha\left[\mathrm{Log}\,(A_{x-1}/y_{x-1})\right]^{\beta} \tag{20}$$

où $$y_x = A_x \exp\{-\alpha\left[\mathrm{Log}\,(A_{x-1}/y_{x-1})\right]^{\beta}\}$$

avec $\mathrm{Log}\,\alpha = \mathrm{Log}\,k_x - \beta\,\mathrm{Log}\,k_{x-1} + b_x\,\tau$; $\beta = b_x/b_{x-1}$

On a donc une fonction puissance avec les logarithmes des inverses des "dimensions relatives" (y/A).

Cas particulier : si le coefficient b est constant quel que soit x, c.à.d. $\beta = 1$, la relation (20) s'écrit :

$$y_x = \frac{A_x}{A_{x-1}^{\alpha}}\, y_{x-1}^{\alpha} \tag{21}$$

La récurrence spatiale est alors strictement une allométrie pour la totalité de la concomitance des deux croissances organiques (Fig. 5). On peut vérifier aisément que dans ce cas il y a bien, à tout instant, proportionnalité des taux de croissance, dont le rapport est égal à a_x/a_{x-1}, selon ce que prévoit la loi d'allométrie.

Dans ce cas, le rapport dimensionnel est également une fonction puissance (Fig. 6) :

$$\rho_x = \frac{A_x}{A_{x-1}^{\alpha}}\, y_{x-1}^{\alpha-1} \tag{22}$$

La fonction de GOMPERTZ en raison de sa "dissymétrie gauche" offre une possibilité d'ajustement à de nombreux cas de croissance organique lorsque la période de ralentissement au-delà du point d'inflexion est d'assez longue durée. Toutefois, elle est encore peu utilisée en biologie végétale (par ex. : AMER et WILLIAMS, 1957 ; HACKETT et RAWSON, 1974).

III - EXEMPLE D'APPLICATION

Illustrons les notions exposées ci-dessus en prenant pour exemple le développement de l'appareil foliaire du *Mirabilis jalapa* (BARTHOU, 1978, 1979, 1981). La série organique étudiée est celle des longueurs des feuilles de l'axe principal. Chez cette espèce à feuilles opposées, les résultats sont tout à fait similaires pour les deux séries de feuilles ainsi que pour d'autres caractères dimensionnels (largeur, superficie). Voir les figures 2, 3 et

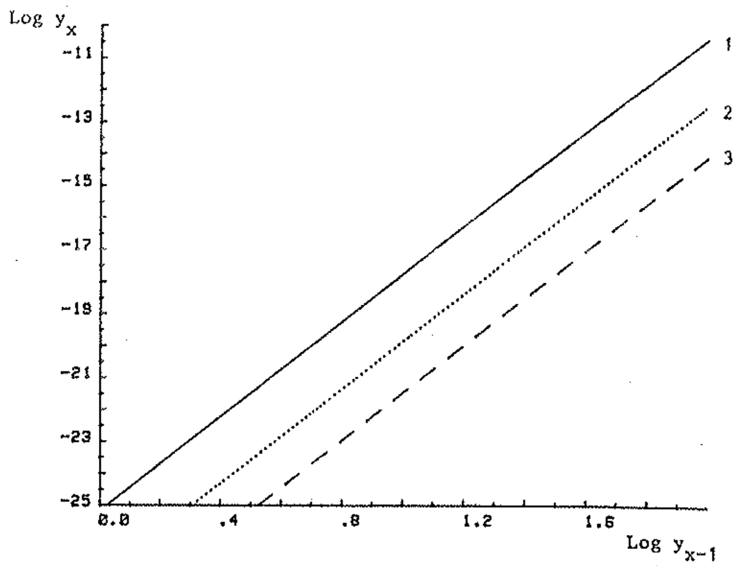

Fig.5 : <u>Fonction de GOMPERTZ : récurrence spatiale</u> (relation 21). Valeurs respectives (mm) de A_x et A_{x-1}: (1): 74 et 54; (2): 92 et 74; (3): 93 et 92. b= 0.5; τ= 4.

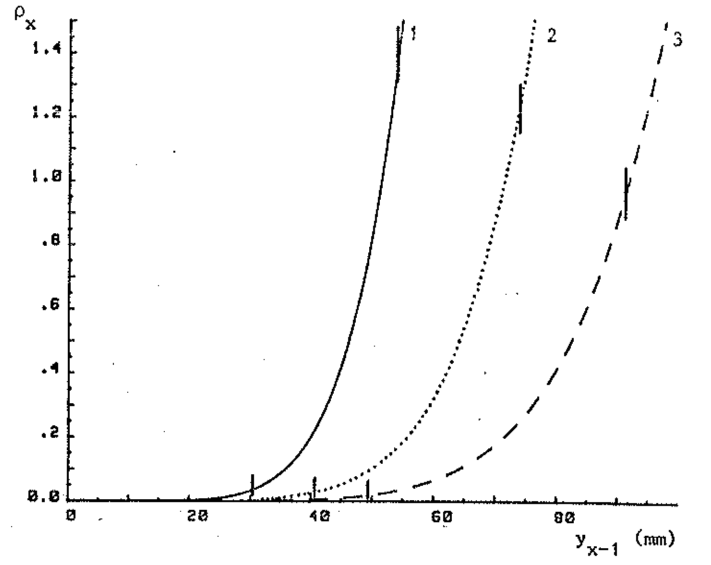

Fig.6 : <u>Fonction de GOMPERTZ : rapport dimensionnels</u> ρ_x (relation 22). Mêmes valeurs numériques des paramètres qu'à la Fig.5.

4 pour les relations de récurrence et le rapport ρ_x.

La figure 7 représente l'ensemble des profils instantanés théoriques (pour t = 1, 5, 10, ...) de cette série organique sous les conditions suivantes :

1. La fonction de croissance organique f est la logistique simple de VERHULST dont l'ajustement aux données est satisfaisant quel que soit le rang de l'organe.

2. Le paramètre A (dimensions adultes) s'exprime par un polynome du 3ème degré du rang x : $A(x) = 52.54 - 14.83\ x + 8.84\ x^2 - 0.83\ x^3$

3. La taille dite initiale y_o correspond à la 1ère mesure réalisable ; elle est constante quel que soit le rang de l'organe, d'où l'on déduit :
$\exp(a_o) = (A_x - y_o)\ /\ y_o$.

4. Le coefficient a_1 est considéré comme constant le long de la série : 0.38.

5. Le plastochrone τ est supposé constant (=5 jours).

Cette figure mentionne également les valeurs observées pour chaque feuille à chacun des temps considérés. Malgré les hypothèses simplificatrices ci-dessus, on voit la bonne adéquation d'ensemble des profils théori-

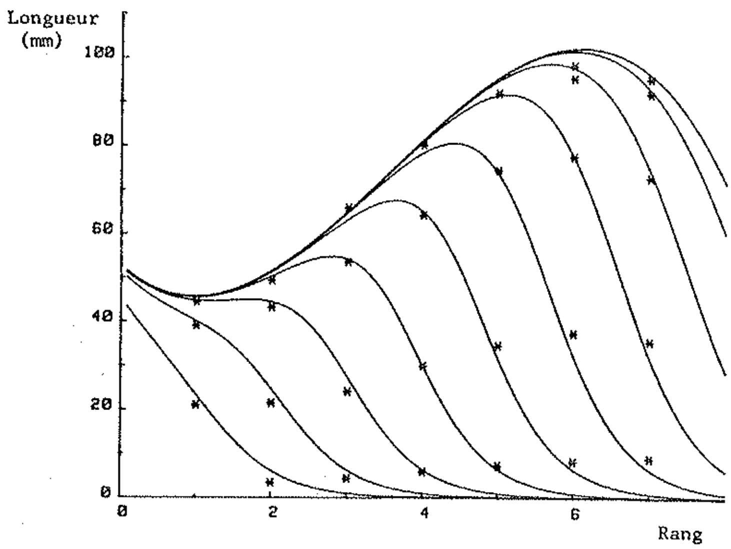

Fig.7 : Ensemble des profils théoriques de la série des longueurs de feuilles (*Mirabilis jalapa*) pour les temps 5, 10, 15, ... (voir texte). Les points représentent les données observées.

ques et des observations. Ce qui confère à cette notion de profil un intérêt certain pour formaliser correctement le développement d'une série organique.

IV - CONCLUSIONS

1/ La présente étude montre la diversité des relations dimensionnelles instantanées au sein d'une série organique en développement, selon la nature de la fonction de croissance organique, -compte-tenu de certaines hypothèses sur l'invariance des paramètres. Si la notion de récurrence spatiale intra-série organique que nous avons introduite et la notion classique d'allométrie (selon HUXLEY et TEISSIER) procèdent toutes deux du même principe (c.à.d. : définir la croissance relative de deux grandeurs indépendamment du temps), il convient de bien distinguer les deux démarches.

A ce sujet, il est regrettable que l'on fasse si souvent référence soit à la loi d'allométrie, soit à telle fonction de croissance usuelle, sans que l'on établisse clairement la nécessaire liaison existant entre ces deux sortes de fonctions. Ainsi, faut-il souligner l'incompatibilité entre l'allométrie *Stricto sensu* et certaines fonctions de croissance. Pour la logistique de VERHULST par exemple, LUMER (1937) et KAVANAGH et RICHARDS (1942) avaient d'ailleurs déjà noté ce point. Si deux dimensions présentent une proportionnalité de leurs taux de croissance (= allométrie *stricto sensu*), alors leurs fonctions de croissance ne peuvent être toutes deux une logistique simple. Il en est de même de la fonction de GOMPERTZ sauf, comme nous l'avons vu, dans le cas particulier d'égalité du coefficient b. La fonction puissance ne présente aucun caractère de généralité ni pour l'"allométrie" elle-même, ni pour la récurrence spatiale d'une série.

Il est donc nécessaire de qualifier la croissance relative de deux grandeurs par le nom de la fonction correspondante. On pourrait alors utiliser le terme d'allométrie dans le sens large de son étymologie et parler d'allométrie de type puissance (allométrie *stricto sensu*), linéaire, hyperbolique, etc.... Quoiqu'il en soit, il importe d'élargir le concept lui-même et de le formaliser correctement sur la base des fonctions de croissance.

2/ Dans le cadre de la Biologie du Développement, l'intérêt de la fonction profil est de définir l'"enveloppe" de la série organique (en tant que composante de la silhouette de la plante). Aboutissant à un même profil adulte, on peut avoir différentes cinétiques d'édification du corps végétal selon la fonction de croissance et les valeurs des paramètres qui fixent les relations de récurrence et les rapports dimensionnels. La démarche suivie permet de relier l'architecture (qui est une image, une forme figée) à l'ontogenèse (qui est est une dynamique), grâce aux notions de surface de croissance et de fonctions profils. Ceci doit contribuer à une définition plus précise de l'architecture et de la forme végétales en y intégrant l'aspect temporel.

3/ Les hypothèses simplificatrices admises ici ne l'ont été évidemment qu'à titre provisoire. Afin de mieux rendre compte de la grande diversité des dimensions intra-série organique chez les végétaux supérieurs, concernant principalement la variabilité des paramètres des fonctions de croissance organique.

BIBLIOGRAPHIE

AMER F.A. et WILLIAMS W.T., 1957 - Leaf area growth in *Pelargonium zonale*. Ann. Bot, 21, 339-342.

BARTHOU H., 1978 - Analyse des corrélations interorganiques au cours du développement du *Mirabilis jalapa* L.. Thèse Doct. d'Etat, I.N.P. Toulouse, 153 + 128 p.

BARTHOU H. et BUIS R., 1979-81 - Analyse des corrélations interorganiques au cours du développement de l'axe végétatif du *Mirabilis jalapa* L..
II. Corrélations intra-série organique (entre-noeuds et feuilles).
III. Profils dimensionnels.
Ann. Sci. Nat., Bot., 1, 117-128 ; 2-3, 39-50.

BERTALANFFY L. VON, 1973 - In : Théorie générale des systèmes. Trad. franç., Paris, Dunod, p. 176-183.

BUIS R. et BARTHOU H., 1981 - Modélisation du développement végétal : activité méristématique apicale et gradients morphogénétiques de l'axe caulinaire. Actes 1er Sém. Ecole de Biol. Théorique C.N.R.S. (H. LE GUYADER et T. MOULIN, Edit.), Paris, E.N.S.T.A., 399-431.

BUIS R., BARTHOU H., CASTILLON P. et LACOMBE J.P., 1978 - Some general properties of intra- and inter-organic correlations in plant morphogenesis. Phytomorphology, 28, 384-395.

GREGORY F.G., 1928 - Studies in the energy relations of plants. II. Ann. Bot., 42, 469-507.

HACKETT C. et RAWSON H.M., 1974 - An exploration of the carbon economy of the tobacco plant. II : Patterns of leaf growth and dry matter partitioning. Austral. J. Plant Physiol., 1, 271-281.

HERMANT A., 1946 - Structures et formes naturelles. Géométrie et architecture des plantes. Techniques et Architecture, 6, n° 9-10, 421-431.

KAVANAGH A.J. et RICHARDS O.W., 1942 - Mathematical analysis of the relative growth of organisms. Proc. Rochester Acad. Sci., 8, 150-174.