

Une machine à catastrophes : une modélisation du passage de l'état végétatif à l'état floral

Autor(en): **Montavon, Michel / Greppin, Hubert**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Archives des sciences et compte rendu des séances de la Société**

Band (Jahr): **35 (1982)**

Heft 3

PDF erstellt am: **22.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-740572>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Séance du 4 novembre 1982

UNE MACHINE A CATASTROPHES UNE MODÉLISATION DU PASSAGE DE L'ÉTAT VÉGÉTATIF A L'ÉTAT FLORAL

PAR

Michel MONTAVON¹ et Hubert GREPPIN¹

RÉSUMÉ

Nous avons construit une machine à catastrophes qui illustre la forme « Fonce » de la théorie des catastrophes. Cette machine est une amélioration de celle proposée par Zeeman. Son but est d'une part, la modélisation du passage de l'état végétatif à l'état floral et d'autre part, de servir d'intermédiaire simple dans un dialogue entre l'expérimentateur et le théoricien. Ce dernier point comblera peut-être une partie de ce que Thom a appelé « l'abîme psychologique qui sépare la démarche biologique actuelle de toute pensée théorique ».

SUMMARY

We have built a catastrophe machine which illustrates the form "cusp" of the catastrophe theory. This machine is an improvement of the one proposed by Zeeman. It has been conceived to serve as a model for the transition from the vegetative to the reproductive state and also as a simple intermediary in the dialogue between the experimenter and the theoretician. We believe that this kind of machine should help to reduce what Thom called "the psychological gap between the actual biological and theoretical approach".

MOTS CLÉS

Machine à catastrophes, floraison.

INTRODUCTION

La théorie des catastrophes décrite par René Thom [1, 2], traite de phénomènes discontinus et divergents; elle s'intéresse plus particulièrement aux transitions entre états stables, et se présente sous la forme de modèles mathématiques formulés à

¹ Laboratoire de Physiologie végétale, Université de Genève, 3, place de l'Université, CH-1211 Genève 4.

partir d'un nombre réduit de variables. La fonction reliant les variables exprime la discontinuité par le passage entre deux extremums. Sans traiter de la formulation mathématique, abordée par de nombreux auteurs [1, 2, 3, 4, 5, 6, 8], nous allons considérer directement la forme « Fronce ». Cette forme, une des sept formes élémentaires définies par Thom [1, 2], illustre une zone instable conflictuelle entre deux états stables.

La fronce.

La figure 1 montre une fronce et définit les termes généraux nécessaires à la compréhension et à l'application du phénomène que nous voulons modéliser. La surface de comportement, lorsque l'on se déplace de l'origine dans le sens de l'axe U , montre brusquement, au point de divergence, le début de la fronce. A partir de ce point, on peut déterminer une surface supérieure et une surface inférieure. Le passage entre ces deux surfaces s'effectue par un saut vertical dit « catastrophique ». Ce saut

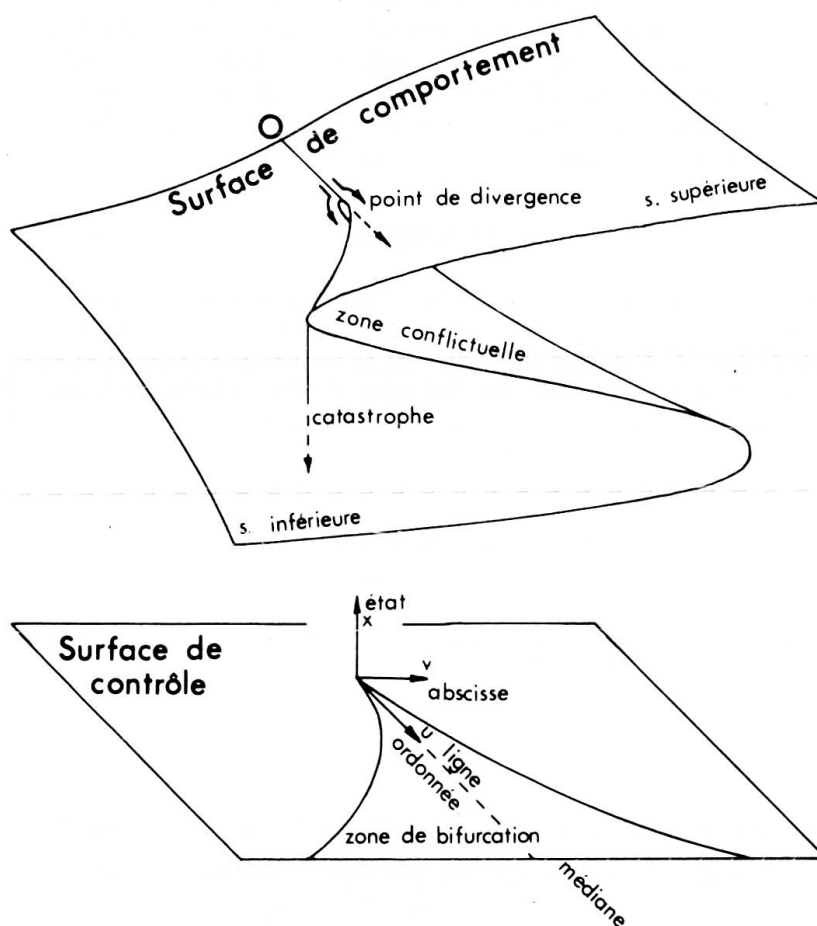


FIG. 1. — Représentation tridimensionnelle d'une forme fronce et désignation des termes généraux nécessaires à la modélisation d'un phénomène catastrophique. La surface de contrôle représente la projection horizontale de la surface de comportement.

est d'autant plus grand que l'on s'éloigne du point de divergence. La projection de la fronce sur un plan horizontal couvre une surface sur laquelle un saut catastrophique peut se produire. Dans la zone de la fronce plusieurs états sont possibles pour les mêmes coordonnées horizontales. Une légère perturbation du système entraîne un saut « catastrophique » d'un état à l'autre. Parmi les formes élémentaires de la théorie des catastrophes, la fronce est la forme qui illustre le plus grand nombre de phénomènes conflictuels, de nature physique, biologique, économique, etc. [1, 2, 3, 4, 5, 6, 8].

Un excellent exemple est le modèle de l'agression du chien décrit par Konrad Lorenz et relevé par Zeeman [7, 8]. Le comportement de fuite ou d'attaque chez le chien est dépendant de deux paramètres choisis, la peur ou la rage. Un chien qui n'est pas en état de peur ou de rage a un comportement neutre. Un chien apeuré et en état de rage se trouve dans un comportement conflictuel dans lequel une faible perturbation déterminera si le chien va attaquer ou fuir. Dans cet état il se trouve dans une zone de comportement instable. A noter qu'une prédominance de la rage sur la peur favorise l'attaque, alors que l'inverse favorise la fuite. Chez les plantes, Thornley et Cockshull [9] ont présenté un modèle du passage de la croissance végétative à la croissance reproductrice de l'apex (zone de croissance et de différenciation de l'extrémité de la tige). En utilisant une équation modifiée de la forme « Fronce », ces auteurs montrent que celle-ci est réellement un bon modèle pour la prédiction de la taille de l'apex, de son taux de croissance, de la taille des primordias (ébauches d'organes) et de la durée du plastochrone (intervalle de temps entre deux initiations de primordias).

La floraison.

La floraison et plus précisément son induction est le « passage de la croissance et du développement végétatifs, au développement reproducteur se traduisant par la formation d'un nouveau type d'organe: la fleur » [Greppin: 13, 14]. Cet événement dépend chez beaucoup de plantes de la photopériode (durée de la phase lumineuse pendant une journée de 24 heures).

On peut distinguer plusieurs types de sensibilités photopériodiques [10, 11, 12]:

- les plantes de jour long qui requièrent pour fleurir une ou plusieurs photopériodes d'une durée plus élevée que le seuil photopériodique critique (~ 12 h.);
- les plantes de jour court demandent une ou plusieurs nyctopériodes (période d'obscurité) d'une durée plus élevée que la nyctopériode critique;
- les plantes indifférentes qui fleurissent aussi bien en jours longs qu'en jours courts;
- les plantes qui exigent des séquences précises de jours courts suivies de jours longs ou le contraire;

— les plantes, dont la floraison est favorisée (plantes intermédiaires) ou inhibée (plantes à extremums) par des durées moyennes de la photopériode (de 11 à 13 h.).

La sensibilité à la photo ou nyctopériode, le nombre requis de journées induc- trices, la photo ou nyctopériode critique, l'âge optimum, etc., sont différents entre les espèces et même entre les variétés d'une même espèce. Quelques plantes ont une réponse florale qui suit la loi du tout ou rien, d'autres au contraire forment un nombre de fleurs proportionnel au nombre de journées d'induction. Il faut remarquer que dans la plupart des cas, la sensibilité à la photopériode varie au cours de l'âge de la plante. La température influence souvent directement les caractéristiques photopériodiques; certaines plantes exigent même pour fleurir des alternances de température. Plusieurs

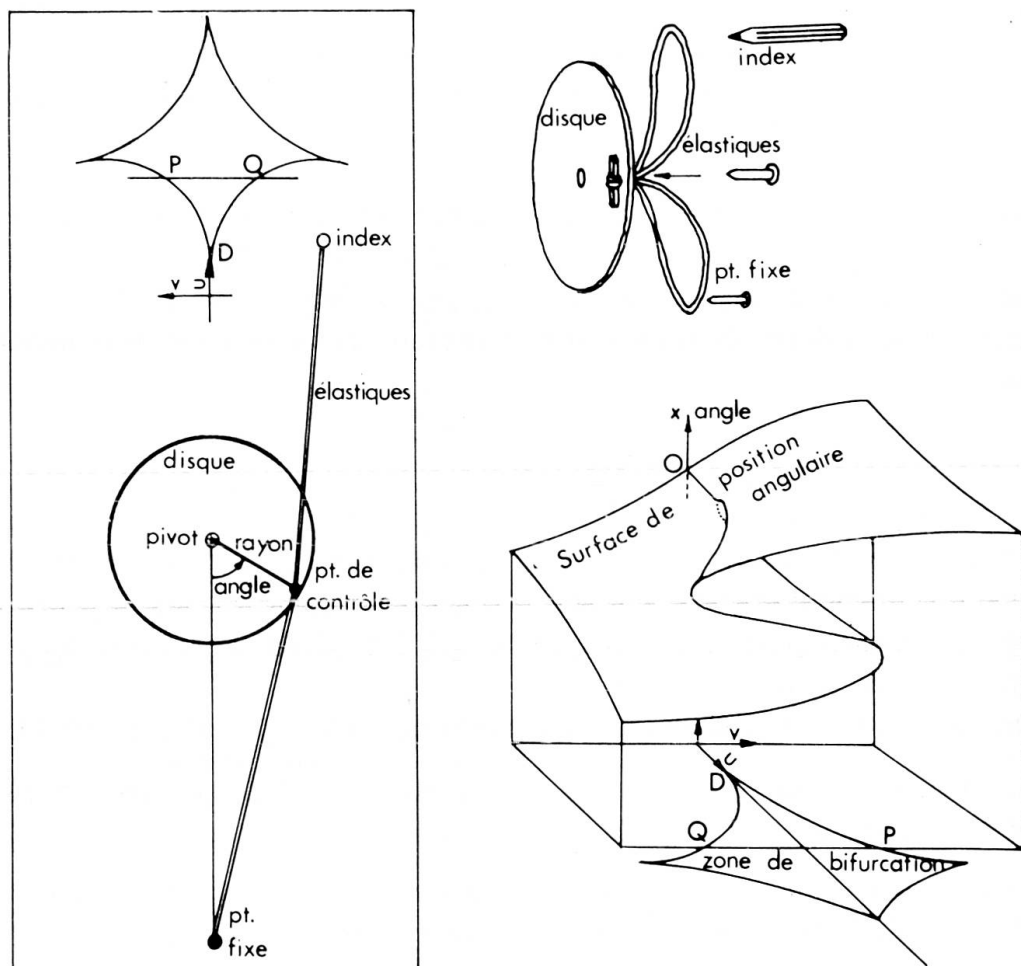


FIG. 2. — Machine à catastrophes de Zeeman.

à gauche : plan

à droite, en haut : schéma des pièces de la machine

à droite, en bas : représentation tridimensionnelle de la fonce par la machine.

critères peuvent servir d'indicateurs de l'induction florale. Chez l'épinard notamment, l'évolution ultrastructurale de l'apex [14], l'apparition de protéines foliaires spécifiques [15], la photomodulation de l'activité peroxydasique dans la feuille [16], l'augmentation apicale de l'activité de la glucose-6-phosphate déhydrogénase [17] et la fluctuation du pool d'adénine nucléotide [18] sont des indices représentatifs du processus d'induction ou de l'état floral. Le passage d'un état stable végétatif à un autre état stable floral se fait par transition à travers un état instable ou métastable qui peut être modélisé par une forme « Fronce » de la théorie des catastrophes.

Zeeman [7, 8] a conçu une machine à catastrophes qui illustre une fronce (fig. 2). Nous nous sommes appliqués à concevoir une machine capable d'exprimer l'induction ou un critère d'induction florale pour les divers types de plantes photopériodiques. La cinétique particulière de ce phénomène exige des performances que la machine de Zeeman ne peut accomplir. Les modifications et adjonctions de notre machine lui donne la possibilité de tenir compte de l'évolution au cours de l'âge de la plante, de la photopériode critique, de la sensibilité à la photopériode et de la variation du paramètre floral.

DESCRIPTION DE LA MACHINE

Notre machine reprend le même principe que la machine de Zeeman (fig. 2). Cette dernière est composée d'un disque, d'un support plat et de deux élastiques. Le disque peut tourner autour de son pivot fixé au support. Le premier élastique est attaché, d'une part au support (point fixe) et d'autre part sur un point placé sur un rayon du disque (point de contrôle). Le second élastique relie le point de contrôle à un index libre que l'on peut déplacer sur la surface opposée au point fixe. Si l'on éloigne du pivot l'index libre en suivant l'axe U , à partir du point de divergence D , le disque pourra se placer dans deux positions d'équilibre. Dans cette situation le rayon de contrôle du disque forme un angle d'un côté ou de l'autre de l'axe U (angles de contrôle). La zone dans laquelle le disque présente deux points d'équilibre est appelée zone de bifurcation. La portion de cette surface délimitée par DPQ , représente la projection d'une fronce sur un plan horizontal. La position angulaire du disque est déterminée le long de l'axe vertical par une représentation tridimensionnelle d'une fronce. Cette machine dessine une fronce simple, la ligne médiane de la fronce est toujours linéaire. Aucune possibilité de réglage ne permet d'adapter sa forme à des valeurs numériques d'un phénomène « catastrophique ». Les améliorations de notre machine doivent supprimer ces inconvénients, afin de modéliser ce phénomène complexe qu'est la floraison.

Les modifications ont consisté à placer le disque sur un pantographe (fig. 3 et 4); ainsi le déplacement du pivot du disque est fonction de la situation de l'index. L'ad-

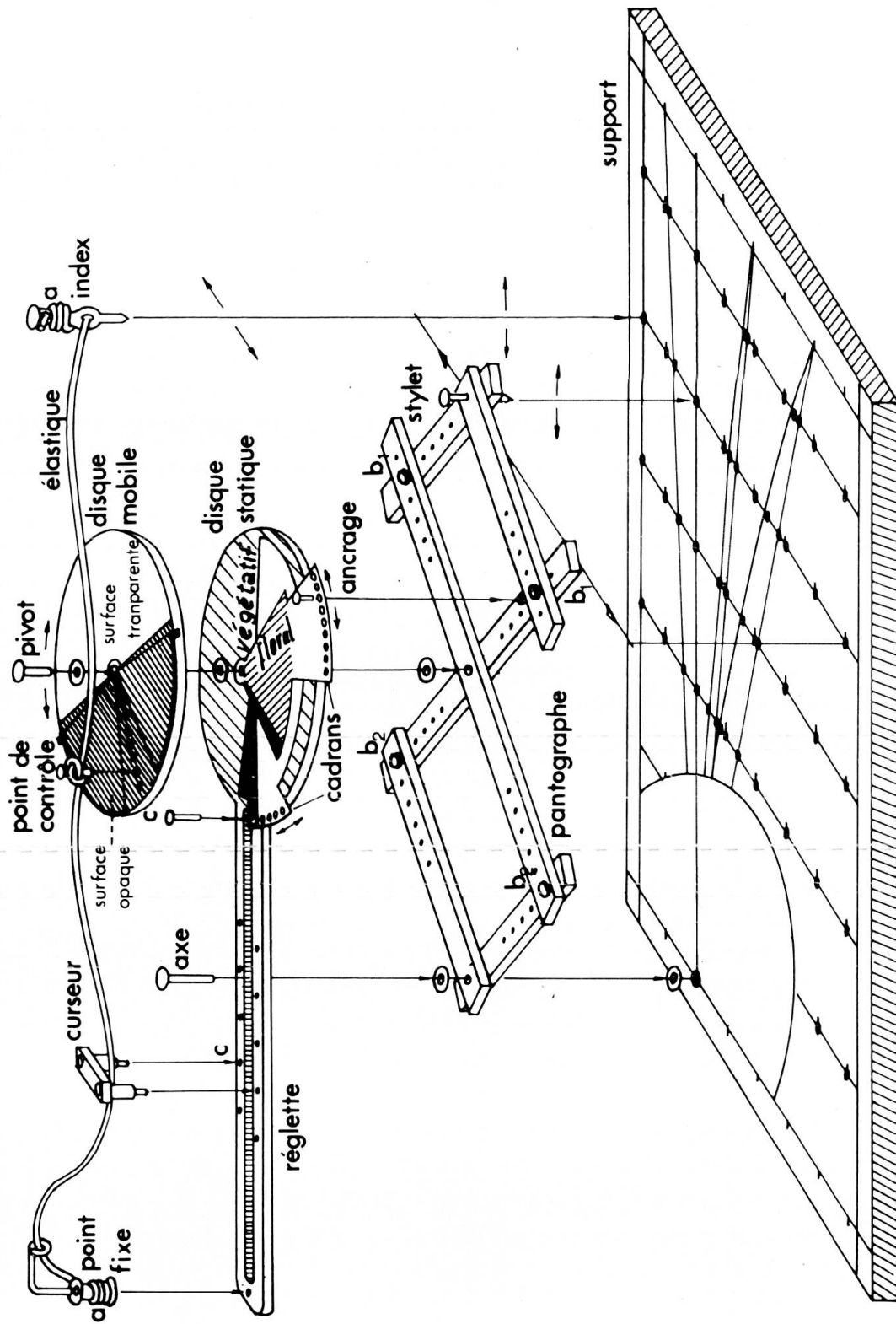


FIG. 3. — Représentation « éclatée » de la machine à catastrophes avec son support et toutes les pièces servant à sa réalisation. Les disques et le pantographe sont exécutés en plexiglas transparent. Le support est une planche en aggloméré. Les cadrans végétif, neutre et floral sont des feuilles plastiques de différentes couleurs placées sur le disque statique. Le disque mobile est composé d'une partie transparente et d'une autre opaque, qui peut être augmentée par deux caches.

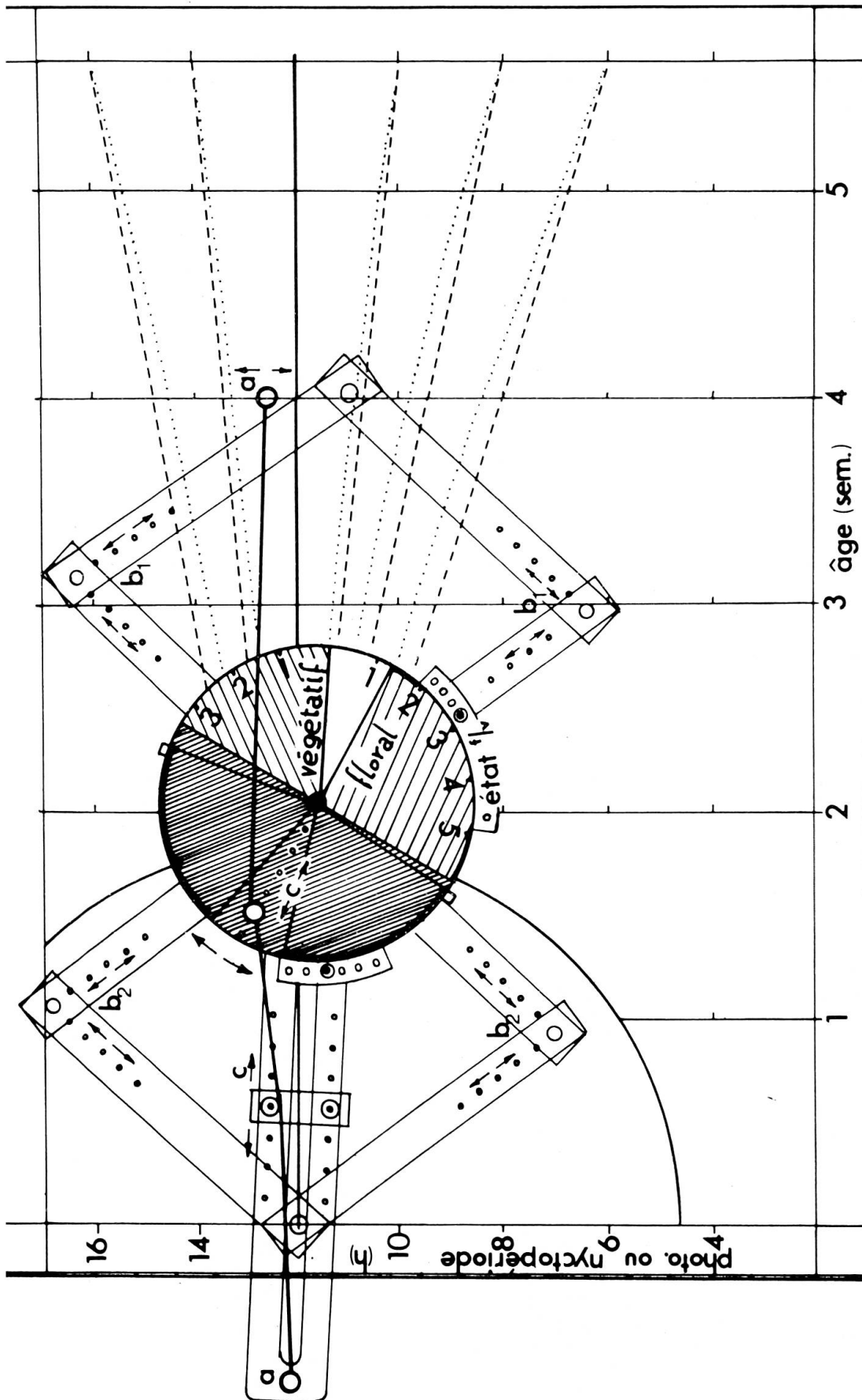


FIG. 4. — Plan de la machine à catastrophes. En abscisse se trouve la photo ou la nyctopériode relative en heures, en ordonnée l'âge relatif de la plante en semaines, et en axe vertical la position angulaire du disque mobile qui exprime l'indice floral. A travers la partie transparente apparaissent les surfaces relatives des cadres végétatif, neutre et floral. Les trois modes de réglage (a, b₁/b₂ et c) sont également représentés, les lignes en tirets (— — —, linéaires) et en pointillés (....., paraboliques) sont les lignes médianes de la fronce. Le stylet du pantographe est déplacé sur la ligne médiane choisie.

jonction d'un curseur situé sur une réglette solidaire du disque statique autorise le déplacement « programmable » du point fixe. Le disque statique, placé sous le disque mobile indique la position de ce dernier. La position circulaire des cadrans du disque statique peut être changée. Un point d'ancrage du cadran floral sur un des bras du pantographe permet son déplacement circulaire en fonction de l'emplacement en ordonnée du stylet. Les différents paramètres de la forme de la fronce sont réglables :

- la longueur des deux élastiques (a) change l'origine et l'élongation de la fronce ;
- les rapports de réductions du pantographe (b_1/b_2) changent l'élongation et l'élargissement de la fronce ;
- le déplacement du curseur et du point de contrôle sur le rayon du disque (c) changent principalement l'élargissement de la fronce.

Ces trois possibilités de réglage (a , b_1/b_2 et c) sont interdépendantes. Donc un changement de réglage d'un des paramètres exige une correction des deux autres. A noter également que sur cette machine l'index ne doit être déplacé que sur l'axe d'abscisse sur lequel se situe le stylet du pantographe. En déplaçant le stylet suivant une trajectoire linéaire (tirets) ou parabolique (pointillé), on peut faire varier l'orientation et la forme de la médiane de la fronce suivant n'importe quelle fonction mathématique (linéaire, parabolique, exponentielle, etc.).

UTILISATION DE LA MACHINE

La représentation tridimensionnelle de la fronce est donnée sur la machine par les axes horizontaux, tracés sur le support, et par l'axe vertical exprimé par la position du disque mobile par rapport au disque statique (fig. 4 et 5). L'axe d'ordonnée est une échelle relative de l'âge de la plante en semaines. L'axe d'abscisse représente une échelle relative de la longueur en heures de la nycto ou de la photopériode. Dans le cas des plantes photopériodiques thermosensibles cet axe est un paramètre reliant linéairement la photopériode et la température. Sur les disques, les surfaces relatives des cadrans végétatif, neutre et floral, visibles à travers la partie transparente du disque mobile, illustrent la variation de ce que nous appellerons l'indice floral. Il est quantifié par un rapport indiqué sur une échelle tracée sur le disque statique. La partie transparente peut être réduite par deux caches solidaires du disque mobile. La photopériode critique varie généralement au cours du développement de la plante. Cette évolution est fonction de l'âge et de l'espèce végétale considérée. Elle se traduit par le choix d'une trajectoire dont l'origine suit l'axe d'ordonnée. Le stylet du pantographe sera placé sur la trajectoire choisie (soit les tirets linéaires, soit les pointillés paraboliques). Les échelles de l'axe d'abscisse et d'ordonnée ont été fixées arbitrairement, elles peuvent donc être multipliées par un facteur de corrélation constant,

déterminé pour chaque espèce végétale. Les trois possibilités de réglage (a , b_1/b_2 et c) et les positions relatives des cadrans permettent également d'adapter la machine à l'espèce végétale.

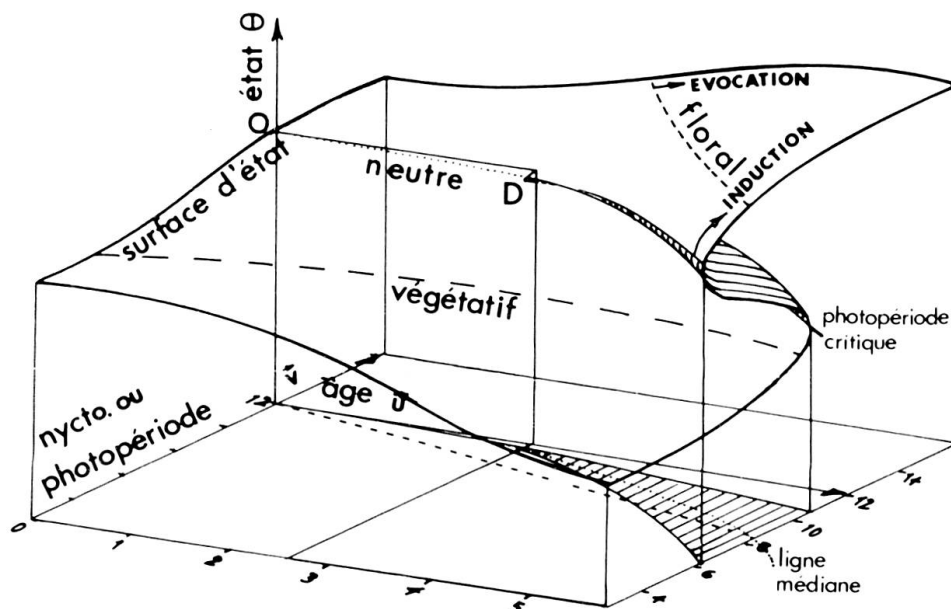


FIG. 5. — Représentation tridimensionnelle d'un exemple de fronce exécutée par la machine. La ligne médiane choisie est parabolique. Les axes U, V, X sont des symboles de la modélisation mathématique.

Afin de mieux comprendre le fonctionnement de cette machine, nous allons considérer successivement six types de plantes photopériodiques. Une jeune plante de jour long en tout début de croissance se trouve dans un état ni floral ni végétatif. Sa croissance est encore influencée par les dernières phases de la germination. La plantule est dans un état « neutre », par conséquent la surface du cadran « neutre » sera la plus importante par rapport aux autres cadrans. Le disque de la machine montre un indice floral de 5/5 pour une photopériode de 12 heures de lumière par 24 heures. Si la photopériode est plus courte (< 12 h.) l'indice floral sera plus petit et si elle est plus longue, il sera réciproquement plus grand. Mais il restera toujours proche de la valeur de la neutralité. A mesure que la plante grandit, l'influence de la photopériode sur l'indice floral sera plus grande. Si l'on considère le cas particulier où la photopériode critique ne varie pas au cours de l'âge de la plante, il arrivera à un certain stade de croissance, pour une photopériode de 12 h. lumière/24 h. que le disque indique deux valeurs d'indice floral après le passage du point de divergence, par exemple $4,5/5,5$ et $5,5/4,5$. La plante sera alors dans la zone de bifurcation dans laquelle une faible perturbation orientera la plante vers un métabolisme plutôt floral ou plutôt végétatif. Plus la plante vieillira, plus la différence entre les deux états d'équilibre sera forte. Une photopériode plus élevée que 12 h. lumière/24 h. accentuera rapidement l'orientation vers un métabolisme floral et lorsque l'on sortira de la zone de bifurcation, la plante s'orientera irréversiblement vers un méta-

bolisme floral. Généralement la photopériode critique diminue en fonction de l'âge de la plante. Le facteur de cette diminution temporelle est désigné par le choix d'une trajectoire médiane de la fronce, de telle sorte qu'une plante recevant une photopériode constante de 12 h. lumière/24 h. se trouvera orientée au bout d'un certain temps en métabolisme floral irréversible.

Pour les plantes de jour court, il faut remplacer les valeurs de la photopériode par celles de la nyctopériode, ainsi la machine fonctionnera comme pour les plantes de jour long. Les plantes indifférentes sont exprimées en rapprochant le point de contrôle du centre du disque et en diminuant le rapport de réduction du pantographe ($b_1/b_2 < 1$). Ainsi, quelle que soit la photopériode de la plante, l'indice floral sera toujours faiblement déterminé et le disque sera en équilibre pour n'importe quelle valeur d'indice. Le cas très spécial des plantes exigeant pour fleurir des séquences précises de jours courts suivis de jours longs ou le contraire est traduit par le choix d'une trajectoire médiane de la fronce très particulière qui traverse l'axe d'ordonnée, comme par exemple une courbe sigmoïdale (non représentée sur la machine). Les plantes intermédiaires ou à extremums sont modélisées en plaçant l'axe du pantographe, donc également l'axe d'abscisse, sur la valeur de la photo ou nyctopériode critique (~ 11 h.). On considèrera alors douze heures, comme la valeur maximum de la photopériode induisant la floraison (plantes intermédiaires) ou l'inhibant (plantes à extremums). Si l'on veut exprimer des valeurs supérieures à 12 h. de lumière par jour, il faut utiliser dans ces conditions, les valeurs de la nyctopériode substituées à celles de la photopériode.

Formulation mathématique de la fronce.

Zeeman [8] a formulé une équation établissant la ou les positions angulaires du disque mobile en fonction des propriétés mécaniques et géométriques de sa machine. Les particularités de notre machine exige la modification de plusieurs paramètres de l'équation. En effet les coordonnées des points statiques (pivot et curseur) et dynamique (point de contrôle) de la machine sont fonction des coordonnées du stylet (U_i, V_i) et du rapport de réduction du pantographe (b_1/b_2). La valeur d'ordonnée du stylet (U_i) est la même que celle de l'index (U_i, V_j), alors que sa coordonnée d'abscisse (V_i) est déterminée par la ligne médiane choisie qui est une fonction de l'ordonnée:

$$V_i = f(U_i)$$

Si la ligne médiane est linéaire:

$$V_i = \alpha U_i$$

α est une constante fonction de la pente de la ligne médiane avec l'axe U .

Si la ligne médiane est parabolique:

$$V_i = \alpha U_i^2$$

Si la ligne médiane est exponentielle:

$$V_i = \alpha U_i^{\beta U_i}$$

β est une constante à l'exposant.

Les cas où la ligne médiane n'est pas une des fonctions citées plus haut ne seront pas traités. Notons que l'adjonction du curseur modifie l'angle formé par le premier élastique et l'axe de la réglette sans changer la force exercée par celui-ci sur le point de contrôle. Ce fait exige de faire intervenir dans l'équation, les coordonnées du curseur. Le déplacement du point fixe sur la réglette ne change que la longueur totale de l'élastique (du point fixe au point de contrôle). La résolution de l'équation donne la position angulaire du disque (θ) nécessaire aux calculs des surfaces relatives des différents cadrans apparaissant à travers la surface transparente du disque mobile. L'adaptation de chaque espèce de plante aux coordonnées de la machine est effectuée par la multiplication des échelles relatives des axes horizontaux par des facteurs de corrélations propres à l'espèce et au type photopériodique.

CONCLUSIONS

Notre machine à catastrophes est capable d'illustrer le passage de l'état végétatif à l'état floral pour la plupart des plantes photopériodiques. Elle permet d'attribuer des valeurs numériques théoriques à des paramètres floraux présumés ou difficilement mesurables par les moyens expérimentaux actuels. Elle peut également servir à comparer et différencier les espèces végétales. Lorsqu'un expérimentateur veut modéliser mathématiquement une composante du mécanisme floral, elle sert d'intermédiaire simple avec le mathématicien.

D'autres phénomènes présentant une nature catastrophique de forme fronce peuvent être traduits par notre machine. Sa grande adaptabilité lui donne les possibilités d'exprimer de nombreux cas particuliers de formes et de dimensions de la fronce. Elle est donc susceptible d'être utilisée à d'autres applications, par exemple: chimiques, économiques, psychologiques, médicales, etc.

REMERCIEMENTS

Nous remercions particulièrement le Professeur G. Wanner (Section de mathématiques, Université de Genève), pour ses critiques pertinentes et sa précieuse collaboration en vue d'une modélisation mathématique de notre machine par ordinateur.

BIBLIOGRAPHIE

- [1] THOM, R. (1972). Morphogénèse et stabilité structurelle, *Ediscience*, Paris.
- [2] — (1974). Modèles mathématiques de la Morphogénèse, *Editions*, 10/18, Paris.
- [3] — (1979). Théorie des catastrophes et biologie: Plaidoyer pour une biologie théorique, Det. Kongelige Danske Videnskabernes Selskab, Copenhague, p. 1-12.
- [4] — (1974). La théorie des catastrophes: état présent et perspectives, *Dynamical Systems, Springer Lecture Notes in Mathematics*, vol. 468, p. 366-401.
- [5] BRUTER, C. P. (1982). La théorie des catastrophes: défense et illustration, Dans « Les Architectures du Feu ». Réflexions sur les modèles dans les Sciences, éd. Flammarion, p. 441-467.
- [6] — (1981). Quelques Exemples d'applications des mathématiques statiques et dynamiques dans les domaines proches de la Biologie. Dans « La Morphogénèse, de la biologie aux mathématiques », Univ. de Paris, chap. 9, p. 51-66.
- [7] ZEEMAN, E. C. (1976). Catastrophe Theory, *Addison-Wesley Publishing Company, Inc.*, 2nd éd., Reading, Mass., USA.
- [8] THORNLEY, J. H. M. et K. E. COCKSHULL (1980). A Catastrophe Model for the Switch from Vegetative to Reproductive Growth in the Shoot Apex, *Ann. Bot.*, No. 46, p. 333-341.
- [9] MATHON, C. C. et M. STROUN (1960). Lumière et floraison. « Que sais-je », *Presses Univer. de France*, n° 897.
- [10] ROLLIN, P. (1970). Dans « Phytochrome, photomorphogénèse et photopériodisme », Masson et Cie, p. 89-90.
- [11] SALISBURY, F. B. (1963). Dans "The Flowering Process", Pergamon Press, P 205-215.
- [12] GREPPIN, H. (1975). La floraison: ébauche d'une nouvelle stratégie, *Saussurea*, 6, p. 245-252.
- [13] GREPPIN, H., G. AUDERSET, M. BONZON et C. PENEL (1978). Changement d'état membranaire et mécanisme de la floraison, *Saussurea*, n° 9, p. 83-101.
- [14] AUDERSET, G. et H. GREPPIN (1977). Effet de l'induction florale sur l'évolution ultrastructurale de l'apex caulinaire de *Spinacia oleracea*, Nobel, *Protoplasma*, 91, p. 281-301.
- [15] BALET-BURON, A. et H. GREPPIN (1979). Caractérisation immuno-chimique de l'état végétatif et floral de la feuille de l'épinard, *Saussurea*, 10, p. 1-9.
- [16] KAREGE, F., C. PENEL et H. GREPPIN (1979). Photoregulation of a Peroxidase Activity and Primary Event of the Floral Induction in Spinach Leaves, *Photoreceptors and Plant Development*, Anvers, p. 311-315.
- [17] AUDERSET, G., P. B. GAHAN, A. L. DAWSON et H. GREPPIN (1980). Glucose-6-Phosphate Dehydrogenase as an Early Marker of Floral Induction in Shoot Apices of *Spinacia oleracea* var. Nobel, *Plant Science Letters*, 20, p. 109-113.
- [18] BONZON, M., M. HUG, E. WAGNER et H. GREPPIN (1981). Adenine nucleotides and energy charge evolution during the induction of flowering in Spinach Leaves, *Planta*, 152, p. 189-194.