

# VARIATIONS SUR LE CONCEPT DE FORME EN BIOLOGIE

ROGER BUIS

« *On a plus souvent besoin de connaître  
la forme que la matière* » (Buffon)<sup>1</sup>

Le phénomène de *morphogénèse*, c'est-à-dire l'acquisition d'une *forme* caractéristique par tel objet biologique (du niveau cellulaire à celui d'un organe, d'un individu ou d'une population) fut l'un des premiers thèmes d'étude du vivant. Tout ce qui touche à la forme servit très tôt comme clé de détermination taxinomique. Ce fut le cas en particulier de la morphologie des espèces végétales dont tout biologiste garde quelque souvenir de l'utilisation des flores raisonnées (telles les célèbres flores de G. Bonnier ou de l'abbé H. Coste), base pratique servant à la reconnaissance et à l'étiquetage d'herbiers. Le thème de la forme fut ensuite relancé par la physiologie et par la génétique selon des points de vue variés érigeant l'acquisition de toute forme, ou ses variations, comme *un phénomène à part entière* dans le déroulement duquel interviennent diverses variables de nature biophysique ou biochimique, et pour lequel il devient nécessaire de faire appel à de nouvelles considérations d'ordre mathématique reliant ces variables.

## 1- LE CHOIX D'INVARIANTS DE BASE

Ce large sujet transverse de la morphogénèse peut être abordé de maintes manières, selon que l'on s'intéresse par exemple à la *géométrie de la forme* d'un organe, ou que, autre point de vue, l'on cherche à comprendre son *édification micro-*

---

<sup>1</sup> Buffon insiste sur la nécessité de connaître « les rapports de position entre les choses », au moins autant que la grandeur des choses elles-mêmes » (voir D. Parrochia, Préface, *in* Buis R., *Biologie et mathématique*, Iste Éditions, 2019)

*ou macroscopique*. Il est en effet devenu primordial de préciser les processus dynamiques sous-jacents qui président à la construction de telle morphologie dans ce qu'elle a d'*invariant* pour un taxon donné et ce qu'elle a d'aléatoire. On sait que la variabilité statistique des mesures biologiques surprend toujours le physicien ou le mathématicien (hors considérations d'ordre probabiliste). Ce fut le cas bien connu du physicien M. Delbrück s'intéressant dans les années 1935-40 à la génétique du bactériophage (l'activité du « groupe du phage » fut le prélude à la naissance de la biologie moléculaire) et regrettant, selon ses propres termes, « l'absence en biologie de phénomènes absolus »<sup>2</sup>.

La recherche d'invariant demeure un fil directeur essentiel en Biologie comme en toute discipline. Bornons-nous à en donner rapidement deux illustrations caractéristiques et paraissant étrangères l'une à l'autre, soit respectivement la forme spiralée de coquillages (comme le Nautilus ou les Ammonites) ou, tout autre question, l'existence de champs de croissance évolutifs (dysharmonie et anisotropie mitotique) au cours du développement d'une jeune feuille avant d'atteindre sa morphologie définitive. Autrement dit l'étude des variations de forme peut être d'ordre *ontogénétique* (la forme d'une feuille varie selon sa position le long de l'axe porteur, *i.e.* selon le stade de développement de la plante) ou d'ordre *phylétique* (recherchant une proximité, voire une possible transition, entre espèces voisines). Le célèbre ouvrage de D'Arcy Thompson (*Growth and Form*)<sup>3</sup> souligne ces deux points de vue.

Différents modèles mathématiques se proposent de donner une description pertinente d'un sujet aussi ubiquiste. Ainsi s'est-on attaché en premier lieu à une représentation purement formelle (comme l'occurrence de la spirale logarithmique ou de rapports dimensionnels s'inscrivant dans la suite de Fibonacci convergeant vers le nombre d'or). Puis on en est venu à considérer la forme comme relevant

---

<sup>2</sup> Cité par M. Morange, 2003, *Histoire de la biologie moléculaire*, Paris, La Découverte.

<sup>3</sup> Une traduction française fut éditée en 1994 sous le titre *Forme et Croissance* par Le Seuil/CNRS

d'un processus, d'une dynamique, *i.e.* posant la question d'une détermination de nature mécanique ou chimique de l'émergence d'une forme particulière et de ses variations. Ce que nous verrons notamment avec l'existence des structures de Turing résultant de ruptures de symétrie d'un champ cellulaire initialement homogène.

## 2 - LE FOND ET LA FORME

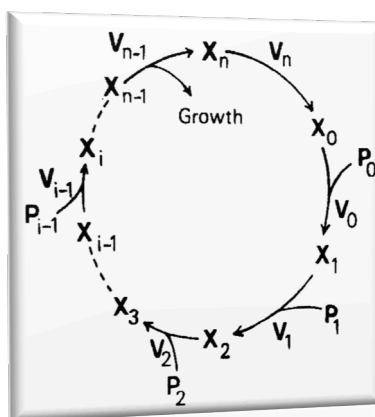
Il n'est pas sans intérêt de rappeler ici que l'esprit humain opère constamment par dualité de concepts, par le jeu de couples ou de binômes. Certains expriment deux entités exclusives l'une de l'autre, tels l'ordre / le désordre. D'autres portent sur deux entités complémentaires plutôt qu'opposées comme en Physique, par exemple, le couple *matière/énergie*, ou plus exactement *masse / énergie*. On associe ainsi deux caractéristiques de base, deux éléments considérés comme des repères signalétiques de l'état d'un objet physique donné ou de l'avancement d'un processus. On postule l'importance de leurs relations, ordre d'idées qui intéresse de près notre sujet, notamment si l'on se réfère au dualisme porté par le couple *fond/forme*. S'intéresser à la forme d'un objet (par exemple d'un cristal ou d'un être vivant), étudier les conditions de sa genèse et ses propriétés, c'est considérer le substrat, le fond, autant que l'objet lui-même. Il n'y a de forme perceptible que par rapport à un fond dont elle se distingue et au sein duquel cette forme prend naissance et se développe.

Ainsi en est-il de la *plasticité morphologique* dont le règne végétal est richement doté, les variations de forme des plantes étant au surplus largement dépendantes de leur environnement. Ce qu'ont montré depuis longtemps, avec l'extension des jardins alpins, les observations comparées du développement d'une espèce donnée selon l'altitude de son implantation. Poussons plus loin la question en rappelant la notion dénommée *umwelt* (que l'on peut traduire par l'expression "le monde propre" de telle espèce) par le zoologiste allemand Uexhüll (1934) pour

désigner l'environnement se trouvant en interaction étroite avec tel individu. On sait que cette notion bien connue en éthologie (chaque espèce a un environnement propre caractéristique qui agit sur elle et qui ne se borne pas au strict voisinage topographique) est dotée d'une assez large généralité (y incluant notamment divers tropismes et tactismes agissant au niveau cellulaire). Au reste nous savons que l'objet étudié n'est pas un système fermé, mais au contraire qu'il est, par nature, un *système ouvert* ainsi que l'a souvent souligné Bertalanffy. On ne peut le détacher, l'extraire de son environnement, *i.e.* du fond au sein duquel il se développe et acquiert une certaine géométrie.

Cette remarque, vue un peu comme une tautologie certes, est de portée générale. Sa pertinence est maintenant bien connue lorsque l'on veut comparer les résultats d'expériences menées *in vitro* et *in situ*, ou si l'on tente de se baser sur celles-ci pour expliquer celles-là. Un bel exemple nous est fourni par la modélisation de la croissance végétale étudiée au niveau cellulaire. On sait en effet que le comportement biophysique des systèmes enzymatiques responsables de l'extension pariétale *via* l'incorporation de fibrilles celluloses est dépendant de leur fixation sur la paroi des cellules végétales, donc de leur charge électrique. Le grandissement cellulaire peut ainsi être vu maintenant à la lumière d'un modèle d'*hypercycle* reliant en boucle une suite de réactions autocatalytiques ouvertes sur

l'extérieur (selon le principe proposé par Eigen et Shuster en 1971 en rapport avec l'émergence de la vie et la genèse de structures cellulaires) (Figure 1)<sup>4</sup>.



**Figure 1-** Hypercycle représentatif de la croissance cellulaire végétale.  $P_i$  : carbohydrates incorporés par voie enzymatique  $V_i$ . Étape  $X_{n-1} \rightarrow X_n$  : déclenchement de la croissance et diminution de charge (d'après Ricard et Noat, 1986).

<sup>4</sup> J. Ricard, La vie des sciences, C.R. Acad. Sci. Paris, série générale, 1990,1, 197-218. Voir aussi le système *Evolon* développé par Peschel M. et Mende W., *The predator-prey model: Do we live in a Volterra world?*, 1986, New-York, Springer-Verlag

Il n'en reste pas moins que le couple fond / forme ne permet qu'une approche relativement limitée de la morphologie des objets biologiques. On peut en effet noter qu'il se heurte à un principe de base, fondement de l'universalité des théories morphologiques que l'on peut nommer *principe de l'indépendance de la forme par rapport au substrat* : une même forme peut se différencier sur des « substrats » différents. Le fait est trivial que de mêmes types de formes s'observent, compte tenu de l'échelle d'observation, chez des êtres ou des objets très différents, et même entre objets biologiques et objets physiques (comme la forme spiralée que l'on observe aussi bien au niveau d'une galaxie que chez maintes structures biologiques, ou encore le développement de systèmes ramifiés et leur caractère fractal)<sup>5</sup>. *A contrario* on sait qu'une même espèce chimique peut se présenter sous des formes géométriques différentes (voir par exemple la diversité morphologique des cristaux de glace).

Ceci pose un problème ardu : comment expliquer l'émergence d'une forme donnée chez des objets de nature physique très différente en se référant aux mécanismes intimes de leur genèse et de leur fonctionnement, mécanismes qui peuvent être très différents selon le type d'objet ? Sur cette question, notons au passage l'apport de la théorie des catastrophes de R. Thom dont l'originalité fut d'explicitier, d'un point de vue qualitatif, des catégories de dynamique, plus exactement de leurs discontinuités. Ces invariants sont définis à partir de variables de contrôle conditionnant qualitativement la dynamique. Ne faisant aucune référence à la nature physique de ces variables exogènes pas plus qu'à la nature de l'objet lui-même, on peut retrouver ces catégories dans des systèmes très différents (voir par exemple la diversité du schéma de la fonce ou *cusp* que l'on rencontre dans des systèmes naturels variés).

---

<sup>5</sup> P.S. Stevens, 1978, *Les formes dans la nature* (trad. fr.), Paris, Seuil, 240 pages

Illustrons rapidement ce type de modèle multistationnaire en présentant la dynamique complexe de systèmes de dimension 3 de type proie-prédateur : chenilles se nourrissant du feuillage de forêts canadiennes (tordeuse de l'épicéa), consommation de ces ravageurs par des oiseaux, régénération de la biomasse végétale parasitée. Cet écosystème est marqué par de fortes différences d'échelle d'une variable à l'autre, pouvant donner lieu à une rythmicité du ravageur phytophage de plusieurs années (de l'ordre de plusieurs décennies jusqu'à 70 ans entre deux pics de la densité du ravageur)<sup>6</sup>. De telles études, de nature essentiellement dynamique, n'explicitent pas directement la forme elle-même qu'étudierait classiquement un morphologiste.

Pour le sujet que nous traitons ici leur intérêt est de préciser concrètement l'existence de *systèmes multistationnaires*, avec possibilité de transition de type hystérésis entre deux états stationnaires stables. On sait aujourd'hui la relative fréquence de cette propriété dans des systèmes biologiques concrets, dont ceux où intervient une importante activité de morphogénèse. C'est le cas par exemple de la capacité de régénération d'une prairie soumise à prédation (par récolte ou par consommation par un herbivore). Cette régénération résulte d'une double morphogénèse, la croissance des tiges restant en place et la néoformation de nouvelles pousses, étant toutes deux sous la dépendance de la densité de prédation.

### 3- FORME ET FORCES

Quittons ces remarques générales que souligne l'étude comparée des formes naturelles, car il convient maintenant de prendre en compte, à une échelle disons plus réaliste, la dualité suivante, celle reliant d'une part la *forme*, expression perceptible par nos sens, et, d'autre part, tout ce qui la crée, la façonne, la modifie,

---

<sup>6</sup> R.M. May, *Theoretical ecology*, 1977

la maintient. Ce que l'on peut désigner par le terme générique de *forces lato sensu*. Selon ce point de vue<sup>7</sup>, on ne cherche pas tant à distinguer le fond (le milieu et son rôle de variable de contrôle) et la forme, mais plutôt à lier la forme, l'apparence, à tout ce qui la détermine.

Les facteurs déterminants de la forme sont évidemment de nature très variée, dont nous ne pouvons donner qu'une vue schématique en distinguant :

- un déterminisme interne ayant rang de *causalité intrinsèque* pouvant être formalisé par des sortes de règles ou des lois de fonctionnement;
- un déterminisme externe, ou ensemble de réactions, de réponses au milieu (disons adaptations *lato sensu*), reprenant d'une certaine manière l'entité *umwelt* d'Uexhull.

Au point de vue du vocabulaire, nous observons *la forme* en tant qu'*interface* entre tel objet biologique et son environnement immédiat. Leur correspondent les termes communs à connotation géométrique de port, silhouette ou contour (*shape, outline*). C'est important mais très insuffisant car nous devrions être alertés par l'intuition de Buffon proposant l'hypothèse de ce qu'il appelait un *moule intérieur* comme « quelque chose » (structure, processus) sous-tendant l'édification de son extérieur<sup>8</sup>. En d'autres termes il convient de s'intéresser à toute dynamique pouvant rendre compte de l'apparence que nous observons et mesurons, reprenant l'idée d'un *principe formateur* (la forme au sens aristotélicien), conduisant à "prendre forme" en identifiant des « forces » mises en œuvre.

#### 4- UNE INCURSION LITTÉRAIRE

---

<sup>7</sup> Repris dans d'autres domaines comme les disciplines artistiques Voir l'ouvrage du critique d'art, René Huyghe, intitulé *Formes et Forces*, 1971, Paris, Flammarion

<sup>8</sup> Voir A. Ibrahim, La notion de moule intérieur dans les théories de la génération au XVIII<sup>ème</sup> siècle *Archives de Philosophie*, 1987, 555-580 (étude dépassant notre propos, s'intéressant au débat sur le préformationisme et sur la génération spontanée).

Autorisons-nous à faire appel à une vue poétique de cette question forme/forces sur laquelle le littéraire ou le philosophe ont médité à leur manière, et que le poète P.J. Jouve exprime ainsi : « la poésie est une âme inaugurant une forme ». En premier lieu citons un bref passage du *Dialogue de l'Arbre* où P. Valéry explicite clairement sa vision de la forme de l'arbre :

« Vois comment l'Arbre aveugle aux membres divergents s'accroît autour de soi selon la Symétrie. La vie en lui calcule, exhausse une structure, et rayonne son nombre par branches et leurs brins, et chaque brin sa feuille, aux points mêmes marqués dans le naissant futur [...] Une plante est un chant dont le rythme déploie une forme certaine, et dans l'espace un mystère du temps »<sup>9</sup>

L'édification d'une structure ramifiée, caractéristique fondamentale du port arborescent dans son extrême diversité d'une espèce à l'autre, est vue ici comme un arrangement, un assemblage de nature spatio-temporelle fondé sur une loi de Symétrie que le calcul est appelé à préciser formellement. Si l'esprit humain peut y voir un chant, et donc une partition musicale, il faudrait aller plus loin et oser parler du jeu de « variables cachées » dont le rôle serait de permettre le déploiement d'une organisation typique. Parler maintenant d'architectures végétales en les modélisant par algorithme et imagerie informatique, ce n'est pas nécessairement en dégager la signification qu'en attend le biologiste (nous y reviendrons). Rappelons-nous que « prédire n'est pas expliquer »<sup>10</sup>.

Par commodité de langage usons du terme *force* pour désigner *ce qui sous-tend la forme* sans faire référence pour l'instant à ce que la mécanique ou la physique nous enseignent par ce terme. C'est ainsi que le philosophe et poète Lanza del Vasto a célébré le chêne y voyant une analogie avec le fait d'une « vie intérieure » :

« Dis, quels sont les combats, quelles les chaînes,  
Quel le tourment qui navrent tant ta force,  
Tordent tes bras, te déchirent le torse ?

---

<sup>9</sup> P. Valéry, *Dialogue de l'Arbre*, 1945, Poésie/Gallimard, p.179

<sup>10</sup> R. Thom, *Prédire n'est pas expliquer*, 1991, Paris, Editions Eshel



*Moi, je suis homme et je sais l'ennemi  
Qui nous étreint plus profond que l'écorce »<sup>11</sup>*

Ajoutons enfin une autre vision, moins tourmentée mais peut-être plus profonde, due au romancier provençal Henri Bosco faisant état de l'extraordinaire perception que peut lui procurer un banal platane :

*« La matière en était devenue si serrée à la forme que cet arbre n'était ni forme ni matière, mais une apparition surnaturelle, celle de son essence révélée soudain par une exaltation de ses propres forces secrètes »<sup>12</sup>*

Nous sommes là proches de la pensée d'Aristote et de sa théorie de l'*hylémorphisme* liant matière (*hyle*, le bois en tant que matériau de construction) et forme (*morphe*, toute figure avec sa structure). La forme n'est pas réductible à une géométrie statique puisque la vie est changement continu (du grec *metabole*). Précisons ici qu'Aristote se démarque d'Héraclite (pour qui tout est changement : « on ne peut pas se baigner deux fois dans le même fleuve » écrit-il). Aristote explique en effet la croissance, processus dynamique par excellence, par le jeu conjoint de deux composantes ago-antagonistes, couplage de la biomasse déjà édifiée et de la potentialité restant à accomplir. Cette idée sera mathématiquement formulée beaucoup plus tard par le démographe Verhulst en 1838-45 avec la classique loi logistique qui exprime la vitesse de croissance de la variable  $y(t)$  par l'équation quadratique :  $dy(t)/dt = a y(t) [1 - (y(t)/K)]$  dont l'intégrale donne une courbe de croissance sigmoïde régulière (symétrie par rapport au point d'inflexion où la vitesse est maximale). Cette équation sera ultérieurement reprise pour rendre compte de courbes dissymétriques.

## 5- LES DÉTERMINANTS DE LA FORME

---

<sup>11</sup> Lanza del Vasto, *Le Chiffre des Choses*, 58, Denoel

<sup>12</sup> *Antonin*, Paris, Gallimard, p 274. Voir aussi *Malicroix* du même auteur et l'étude de R. Buis, *L'Arbre chez Henri Bosco*, *Cahiers Henri Bosco*, 2011/12, n°47/48, pp. 79-117

Bien entendu on peut s'attacher *a priori* à la nature du formalisme mathématique utilisé, distinguant les modèles continus (équations différentielles ou aux dérivées partielles) et les modèles discrets (théorie des automates, L-systèmes). Adoptons plutôt une présentation heuristique mettant en relief leurs hypothèses de base dont nous discuterons ensuite de leur pertinence. Pour résumer cette question conservons le choix du végétal, si riche en formes plastiques et faisons appel à quelques notions physiques et chimiques classiques de la physiologie servant à préciser les hypothèses de base de tel ou tel modèle de morphogénèse. Ce qui suit n'est évidemment qu'une vue partielle des modèles développés en Biologie.

#### *a) Flux et polarité*

L'existence de *flux polarisés* de métabolites conduit à travailler selon l'analogie offerte par la mécanique des milieux continus déformables comme la mécanique des fluides où jouent des variables de la nature physique d'une tension ou d'une contrainte, sans parler de l'inhomogénéité du champ avec l'existence de gradients. Ces questions sont à étudier à différentes échelles dont nous pouvons citer l'importance de deux d'entre elles : l'alimentation hydrique et le transport de substances au sein d'une plante entière, le rôle du cytosquelette (actine et tubuline). Le cas de ces organites cellulaires est à souligner. Les filaments d'actine sont des structures polymériques mobiles à croissance polarisée dite à "tapis roulant". L'extrémité apicale est le site d'une polymérisation active alors que s'opère une dépolymérisation à l'extrémité opposée. Les variations de forme du cytosquelette contribue à la forme de la cellule. S'ajoute, pour le développement embryonnaire animal, leur rôle dans la migration de certaines cellules.

Depuis les années 1960 l'analyse des flux polarisés utilise des outils mathématiques appropriés, d'abord ceux classiques de l'analyse vectorielle (gradient, divergence, rotationnel) complétés ensuite par le calcul tensoriel. La notion de tenseur prolonge celle de vecteur en considérant les dérivées partielles des composantes du vecteur vitesse de croissance. Son intérêt est de tenir compte

des différentes forces (normales et tangentielles) s'exerçant au sein de l'objet étudié (tenseurs de contrainte, de stress ...).

b) *Biomécanique de la croissance et de la forme s*

Le rôle de *forces mécaniques*, est privilégié par D'Arcy Thompson pour qui « La forme des organismes est directement déterminée par l'action des forces physiques ». Ce fut Lockhart qui en 1965 proposa le premier modèle biomécanique de croissance cellulaire. S'intéressant à l'élongation unidimensionnelle d'une cellule cylindrique (de rayon  $r$  supposé constant) son modèle ne concernait qu'une morphogénèse de grande simplicité. Mais il est intéressant de rappeler ses hypothèses de départ. Il considérait la cellule végétale comme un objet viscoplastique et viscoélastique dont les modifications sont supposées déterminées par deux sortes de facteurs : d'une part la mécanique de l'*extension pariétale* (plasticité irréversible / élasticité réversible) et d'autre part la *pression intracellulaire* (turgescence résultant de flux hydriques entrants en rapport avec la pression osmotique du milieu).

Sous quelques hypothèses telles que l'additivité de la plasticité  $ds$  et de l'élasticité  $d(l - s)$  dans l'expression de l'élongation  $dl$  d'une part, et de la loi physique de Hooke pour de faibles déformations sous l'effet de contraintes  $F$  d'autre part (proportionnalité entre déformation élastique et contrainte), nous avons à l'équilibre élastique  $dF = 0$ ,  $\frac{1}{l} \frac{dl}{dt} = \frac{1}{s} \frac{ds}{dt}$ . Une autre hypothèse essentielle considère le rôle des flux hydriques sur les variations de volume cellulaire  $V$  :  $\frac{dV}{dt} = K_w S (\Delta\Pi - P)$  où  $K_w$  est le coefficient de perméabilité membranaire (l'indice  $w$  se référant à la paroi *wall*) ( $\omega$ ),  $S = 2\pi r l$  étant la surface d'entrée. Le potentiel hydrique  $\Psi = \Delta H - P$  est fonction de la différence  $\Delta H$  entre les pressions osmotiques intra-cellulaires (vacuolaires) et extra-cellulaires, et de la pression de

turgescence  $P$  (pression hydrostatique en excès de la pression atmosphérique).<sup>(13)</sup>. D'où l'on tire la vitesse spécifique de croissance  $(1/l)(dl/dt)$ . Lockhart appliqua son modèle à la croissance de l'hypocotyle de *Phaseolus aureus* (en réalité il s'agissait de segments d'hypocotyle *in vitro* sur lesquels on faisait varier la pression de turgescence, explicitant un comportement d'hystérésis selon le sens croissant ou décroissant des variations expérimentales de turgescence).

A noter que ce modèle convient essentiellement à des processus à court terme (croissance de la paroi primaire) et non à ceux, très différents, dits à long terme où intervient la synthèse de nouveaux composants pariétaux fixant l'architecture microscopique de la paroi. Le phénomène devient nettement plus complexe au niveau organique 3D, notamment pour les espèces arborescentes dont on peut citer l'existence bien répertoriée de bois de compression et de bois de tension, exemple de morphogénèse différentielle selon l'importance et la direction des contraintes tissulaires.

A ces vues mécaniques il faut ajouter d'autres déterminants morphogénétiques importants, principalement au niveau des *cellules cambiales* (méristème secondaire). En ce site générateur de nouvelles cellules (phloème à l'extérieur, bois ou xylème vers l'intérieur), intervenant donc sur la forme subséquente, se manifestent des flux différentiels de transport d'auxine (hormone de croissance végétale), en raison d'une anisotropie de diffusion non négligeable  $D_{long.} > D_{rad.}$ . S'ajoutent encore d'autres forces intervenant sur toute cellule cambiale dont il faut considérer trois directions de contraintes (selon sa position par rapport à l'axe caulinaire, au transport non strictement diffusif d'auxine et à la gravité) (modèle de Forest et Demongeot)<sup>14</sup>.

### c) *Champ de croissance et forme*

---

<sup>13</sup> correspondant à la *conductivité hydraulique spécifique*, exprimée en mole par unité de temps, de longueur et de pression.

<sup>14</sup> L. Forest, *Thèse Doct. Sci.*, 2005, Univ; Grenoble; Forest *et al.*, 2006, *J. theor. Biol.*, 241:241-251

La question de la forme organique est à poser également en termes de *champ de croissance* lorsque la croissance est inégalement distribuée au sein d'un tissu ou d'un organe et lorsqu'il y a anisotropie d'élongation cellulaire. Par exemple on connaît depuis Duhamel du Monceau (*Physique des Arbres*, 1758) et J. Sachs (1853) l'inégale distribution spatiale de la croissance cellulaire le long d'une racine, permettant la distinction classique de différentes régions longitudinales, dites méristématique, d'élongation ou grandissement cellulaire, de maturation et de ramification. L'analyse de la croissance racinaire ne se développa qu'à partir des années 1940-50. Erickson et Sax proposèrent une nouvelle grandeur pour mesurer finement l'activité locale, dénommée *vitesse spécifique instantanée locale de croissance*. Leur méthode consiste à s'intéresser, non à une vitesse moyenne par région, mais à la vitesse d'un élément longitudinal. Sa mesure repose sur le suivi photographique du déplacement de marques déposées sur l'épiderme (croissance de segments OM de longueur  $x$  mesurée à partir de la pointe radicaire O). De la cinématique de ces points-repères (*landmarks*) de position  $x$  ( $dx$  désignant un élément de longueur) nous déduisons l'équation fondamentale de la croissance locale en dérivant leur vitesse de déplacement  $v(x,t) = dx/dt$ , soit :  $dv = \frac{\partial v}{\partial x} dx + \frac{\partial v}{\partial t} dt$ .

Si l'on admet en outre une hypothèse de *stationnarité* (champ de vitesses supposé indépendant du temps :  $\partial v / \partial t = 0$ ), l'expression de la vitesse infinitésimale de croissance devient :  $v_{elem} = \frac{d}{dx} \left( \frac{dx}{dt} \right) = \frac{dv}{dx} = \text{div}(v)$  ou divergence du vecteur vitesse de déplacement des points-repères. Le principe de cette méthode peut donner lieu à deux types de représentation dite *eulérienne* et *lagrangienne* selon que l'on considère la vitesse de croissance en une position spatiale donnée  $x$  ou à celle de tel élément matériel M de position initiale  $x_{OM}$  (dite aussi représentation particulière). Celle-ci intéresse particulièrement le physiologiste puisqu'elle est au plus près de l'échelle d'une cellule.

Bien entendu cette méthode s'applique également en dimension 2 et 3. L'analyse d'un champ de croissance foliaire fut d'ailleurs le premier exemple développant cette notion de croissance locale. Cette méthode permet de mettre en évidence une régionalisation du limbe foliaire en distinguant assez finement les zones de croissance plus ou moins intense et plus ou moins anisotrope. De plus cette zonation évolue au cours du développement)<sup>15</sup>. Le méristème apical (racine, tige) fut l'objet de travaux analogues sur diverses espèces et de grand intérêt en raison des processus morphogénétiques qui se déroulent en ces sites. Dans ce cas sont pris en compte les deux types de mitoses, anticline et péricline (selon leur orientation normale ou parallèle à la surface de l'organe) et leur incidence morphogénétique (que nous développons par ailleurs, 2016). Un exemple est donné (Figure 2) pour un méristème caulinaire. A noter que cette étude propose un changement de système de coordonnées en utilisant un référentiel correspondant à la forme géométrique du dôme apical (dit alors "système naturel", par exemple un système paraboloidal).

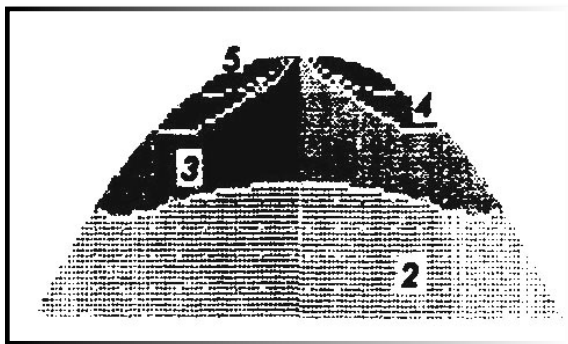


Figure 2- Distribution de la vitesse élémentaire de croissance dans l'apex caulinaire de *Picea abies*. Vitesse élémentaire de croissance des zones numérotées 2 à 5, respectivement 0.9 à 1.3 ; 1.3 à 1.7 ; à 1.7 ; 1.7 à 2.1 ; 2.1 à 2.5 (d'après Nakielski J., 1987, *Acta Soc. bot. Pol.*, 56, 639):

#### d) *Modèle mixte mécano-chimique*

Cet autre type d'analyse ajoute aux précédentes considérations biophysiques le rôle de processus biochimiques essentiels en physiologie. Ainsi le modèle *mécano-chimique* de Trainor-Goodwin (1986) se base sur un couplage entre milieu et mécanique intracellulaire, en se référant aux deux points suivants : (i) le rôle

<sup>15</sup> O. W. Richards & A.J.Kavanagh, 1943, *Amer. Natur.* 77:385-399

important des processus de *transduction* d'un signal milieu externe  $\rightarrow$  cellule, qui est une conversion d'information, (ii) les propriétés mécaniques de la cellule. L'étude porte sur la régénération de l'algue unicellulaire *Acetabularia*, phénomène naturel se produisant après décapitation hivernale de son "chapeau" apical. Ce chapeau est pourvu d'un verticille de filaments. Le choix des composants du modèle fut (i) l'ion calcium  $Ca^{++}$  soumis à diffusion et dont on sait le rôle important de messenger secondaire dans la transduction de signal milieu  $\rightarrow$  cellule ; (ii) les propriétés viscoélastiques du cytogel (qui sont dépendantes du Ca). L'étude de ce système dynamique, qui fait largement appel au calcul tensoriel (tenseurs de déformation et de déplacement), permet de valider la valeur des paramètres (stabilité des solutions) et présente une simulation intéressante de la reconstruction du chapeau reproduisant à la fois la géométrie de cet apex et la structure périodique de la couronne de verticilles<sup>16</sup>.

e) *La forme, rupture de symétrie*

Nous reprenons ici la question évoquée à la section 2 sur la dualité forme/fond. Le point de vue adopté par A. Turing (1952) consiste à s'intéresser au fait même de la différenciation d'une structure au sein d'un tissu supposé initialement homogène. L'émergence d'une forme correspond physiquement à une brisure de symétrie. Le formalisme novateur employé reposait sur le traitement mathématique d'équations différentielles sur le temps de substances dites morphogènes qui sont soumises à diffusion. Principales particularités de leur dynamique, l'hypothèse est faite d'une forte inégalité de diffusion d'un morphogène à l'autre, et de leur interaction par auto- et cross-catalyse. Il en résulte de fortes différences de leurs gradients, et donc l'instauration d'une inhomogénéité. Sans insister ici sur les conséquences d'une variation aléatoire

---

<sup>16</sup> C. Brière & B.C. Goodwin, 1988, *J. theor. Biol.*, 131:461-475

locale (pouvant être amplifiée par le système lui-même)<sup>17</sup> nous voyons se former des "prepatterns" de nature chimique, la distribution spatiale des morphogènes étant le préalable à une cytologie différentielle locale.

Sous leur forme initiale les systèmes de Turing comportaient 2 morphogènes (dénommés activateur et inhibiteur) étudiés sur un anneau de cellules contigües. A noter que cette disposition circulaire correspond à des structures tissulaires réelles que l'on connaît bien chez les plantes vasculaires, à savoir la zone annulaire de cellules cambiales générant les tissus conducteurs de sèves (xylème et phloème). Ce principe de réaction-diffusion fut développé, entre autres, par Meinhardt<sup>18</sup> sur divers organismes.

#### *f) Transformation de formes biologiques*

Rappelons la proposition de D'Arcy Thompson sur l'intérêt de la transition d'une forme dans une autre par un changement du système de coordonnées. Ses figures sont célèbres sur le changement de forme entre espèces de Poissons. Cette idée fut reprise et développée par Bookstein<sup>19</sup> appliquant le calcul tensoriel à la cinématique de points-repères. Fut ainsi mise en évidence l'existence d'axes principaux de croissance déterminant le mouvement des points-repères. Ces axes correspondent aux vecteurs propres du tenseur de croissance (défini par les contraintes dans différentes directions). Bookstein voit dans cette morphométrie une « empirical fusion of geometry and biology ». On en connaît diverses applications en anthropologie et en médecine (morphologie du crane et de la face).

## CONCLUSION

---

<sup>17</sup> Deux vues s'opposent sur l'importance accordée à une variation aléatoire comme point de départ d'une morphogénèse tissulaire. Dans ce cas, on parle d'un ordre généré par le bruit (aléa), en opposition avec l'hypothèse déterministe d'un ordre potentiellement inscrit dans les propriétés du système lui-même.

<sup>18</sup> H. Meinhardt, 1982, *Models of biological pattern formation*, London, Academic Press, 211 p.

<sup>19</sup> F.L. Bookstein, 1978,, The measurement of biological shape and shape changes, *Lectures Notes in Biomathematics*, 34 ; 1984, *J. theor Biol.*, 107:475-520



Notre présentation de modèles traitant, directement ou non, du déterminisme de la forme en Biologie n'est nullement exhaustive tant s'en faut. De plus leurs fondements précis et leurs propriétés (leur stabilité notamment qui est un point crucial en modélisation) n'ont pu être détaillés. Le sujet est vaste et notre exposé a dû se limiter d'une part aux hypothèses de base caractérisant au mieux chacun des modèles choisis, et d'autre part à leur pertinence à aborder le type de forme en question. Si l'outil mathématique se devait d'être peu détaillé dans ses aspects techniques, les références citées doivent permettre de voir plus en détail chacune des méthodes utilisées et apprécier leur intérêt<sup>20</sup>.

La forme biologique ne se réduit évidemment pas aux processus simples que chacun des modèles privilégie selon le but choisi et selon les particularités de l'objet étudié. Et surtout les diverses variables mesurées et les mécanismes en action interviennent à différents niveaux, du cellulaire à l'organique et à l'organisme complet. On sait que la plante est une métapopulation et, de ce fait, possède une multitude de formes qui se déploient dans un système multi-échelles.

Au niveau d'un organe, ou d'un organisme tout particulièrement, une approche de nature systémique de toute variation de la forme s'impose. Nous l'avons évoquée succinctement avec la relation entre champ de croissance et forme organique résultante. Nous voudrions conclure par quelques remarques sur la dualité explication / simulation telle qu'elle se présente au naturaliste pour qui la forme a toujours une puissance d'attrait.

Par exemple, le fonctionnement des divers centres générateurs de nouvelles unités (méristèmes) conditionne l'architecture végétale, tant chez les plantes herbacées que chez les arbres et les systèmes filamenteux. La dynamique de chaque

---

<sup>20</sup> Voir les bibliographies de R. Buis, *Biomathématiques de la croissance. Le cas des végétaux*, 2016, Grenoble-Sciences, EDP Sciences ; 2019, *Biologie et mathématique, Histoire et enjeux*, 2019, Iste Éditions.

méristème d'une plante s'impose donc, tout autant que la dynamique de la population des différents méristèmes d'un même organisme. Bien sûr certains algorithmes arrivent à reconstruire une phénoménologie. Mais l'objectif que nous avons suivi n'est pas tant de simuler, de reproduire une forme à l'ordinateur que de comprendre les étapes marquantes de sa genèse. Le concept de forme, d'un point de vue épistémologique autant que purement scientifique, nous paraît impliquer de saisir quelques propriétés essentielles (non suffisantes bien sûr) pour que l'objet ou le processus étudié *prenne forme*.

On sait l'importance accordée maintenant à la constitution de réseaux évolutifs rendus nécessaires par la nature reconnue *complexe* de maints phénomènes et systèmes (au sens où l'on doit privilégier les interactions entre éléments). Ce nouveau paradigme ne saurait faire négliger, bien entendu, la nécessité première de bien répertorier ce qu'on appelle les « variables d'état » et leur variabilité fonctionnelle avant d'élargir le domaine à d'autres caractères. Cela nécessite de bien préciser les hypothèses préalables à tout modèle, assorties souvent d'indispensables approximations. La nature, l'essence, toujours théorique et ubiquiste, du concept de *forme* nous paraît justifier ce type de présentation qui contribue, nous semble-t-il, à tenter de dégager la signification de ce terme dont la transversalité semble si bien convenir à tout ce qui est biologique.