

Revue Internationale de

ISSN 0980-1472

systemique

Vol. 2, N° **3**, 1988

afcet

Dunod

AFSCET

Revue Internationale de
systemique

Revue
Internationale
de Sytémique

volume 02, numéro 3, pages 295 - 319, 1988

Fonctions biologiques, niveaux d'organisation
et dimensions fractales

Francis Bailly, Françoise Gaill et Rémy Mosseri

Numérisation Afcset, janvier 2016.



Creative Commons

than one 'gene' in a way distinctly suggestive of a computer program containing subroutines. Moreover there is known to be redundancy in the form of DNA that is apparently inactive but which may provide back-up or alternative functional possibilities.

It is a sobering thought that the optimum rate of exchange of genetic material must be a function of the rate of mutation. Life on a very radiocative planet might be no fun at all.

References

1. FELGETT P.B., «Cybernetics of Evolution», *Nature*, 230, p. 230. 15 th March 1984.
2. MUSES C., «Cybernetics and Ongoing Human Evolution», *Proc. 7th International Congress of Cybernetics & Systems*, London, 1987, September 7-11, 1, p. 8 (Abstract only), Thales Publications (W.O.), Ltd., Lytham-St. Annes, England, G.B.
3. DARWIN C., «The Origin of Sepcies by Natural Selection», John Murray, London, 1859.
4. DARWIN C. and WALLACE H.R., «On the Tendency of Species to form Varieties». Read at Linnean Society 1858, July 1st. *J. Proc. Linn. Soc. Zoology*, 3, No. 9, pp. 45-62, 1858.

FONCTIONS BIOLOGIQUES, NIVEAUX D'ORGANISATION ET DIMENSIONS FRACTALES

Francis BAILLY*, Françoise GAILL**, et Rémy MOSSERI*

*Laboratoire de Physique des Solides, CNRS ¹

**Centre de Biologie Cellulaire, EPHE, CNRS ²

Résumé

Les données d'observation recueillies sur nombre d'objets biologiques suggèrent que la présence de dimensions fractales est principalement associée à l'établissement et aux conditions d'exercice de fonctions biologiques, en même temps qu'à la caractérisation de niveaux d'organisation qui leur correspondent.

Nous discutons ces hypothèses et tentons d'explicitier les raisons pour lesquelles une géométrie fractale d'objets biologiques peut constituer en effet une solution pour satisfaire des conditions variées (parfois difficilement compatibles) nécessitées par l'existence et la coopération d'entités biologiques.

La recherche et l'observation de caractères fractals, décelés au moyen de méthodes morphométriques, peut alors représenter un moyen efficace dans la recherche d'indices d'un rôle fonctionnel et pour la définition des niveaux d'organisation correspondants.

Abstract

Numerous biological objects (organs, organel...) exhibit fractal dimensions. We interpret this fact by postulating strong relationships between geometrical fractality, biological functionality and changes of organization. We propose that this fractality corresponds to an optimalization for systems submitted to divergent constraints as : exchanges enhancement, steric limitations, organic homogeneity.

1. 1, place Aristide Briand, F. 92190 Meudon-Bellevue, France.

2. 67, rue Maurice Günsbourg, F. 94200 Ivry-sur-Seine, France.

1. Introduction

1.1. Fonctions biologiques, niveaux d'organisation

Dans les disciplines biologiques, si l'on atteint sans trop de difficultés à la saisie intuitive de ce que l'on appelle une *fonction biologique* (circulation, digestion, respiration, ou à d'autres échelles, métabolisme cellulaire, activité biologique de macromolécules,...) et à la détermination empirique des *niveaux d'organisation* qui y sont généralement associés (cellules, organes et organismes...). La caractérisation objective et opératoire de ces concepts se heurte en revanche à des obstacles, tant dans leur définition que dans la méthodologie de leur mise en évidence ou de leur recherche : il manque l'énoncé de critères discriminants de ce qui est fonction* et de ce qui ne l'est pas, ainsi que la spécification de procédures précises qui permettent de faire jouer cette discrimination, notamment en désignant sans ambiguïté ces niveaux qui concourent à constituer la fonction ou qui, vus à l'inverse, sont la marque de son existence.

1.2. Dimensions fractales en biologie

Par ailleurs, des travaux récents montrent que bien des objets biologiques présentent – au moins pour certaines échelles – un aspect fractal de leurs dimensions «linéaires» ou «superficielles» par rapport à notre espace topologique usuel, dans lequel ils sont plongés. C'est le cas par exemple de la pie-mère du cerveau¹ au niveau de l'organisme, du réticulum endoplasmique au niveau de la cellule^{2,3}, ou même de certaines parties de la surface des protéines au niveau macromoléculaire^{6,7,8}.

On trouve aussi de telles caractéristiques fractales dans des processus biologiques dynamiques tels que croissance ou morphogénèse^{4,5,9,10,11}, ainsi que dans les lois de réactions métaboliques¹². La mise en évidence des traits de morphologie fractale fait appel, le

* La fonction biologique intégratrice que nous discutons ici ne doit pas être confondue avec celle évoquée dans le langage usuel où l'on ne distingue pas entre «remplir une fonction» et «jouer un rôle» dans un système : par exemple, si tous les éléments ou structures biologiques jouent un rôle dans l'organisme, seuls certains y remplissent une fonction au sens fort. Si l'on veut conserver dans tous les cas le terme de «fonction», nous précisons alors qu'il s'agit principalement ici de ce que l'on a appelé longtemps une fonction *vitale*, que l'on distingue ainsi de fonctions de réactions *sensorielles* ou *motrices*, c'est-à-dire d'une fonction dont dépend la survie même de l'organisme dans lequel elle intervient et pas seulement son comportement. Ce point sera repris dans un exemple, plus loin dans le texte (§ 2.2.).

plus souvent, aux techniques de la morphométrie sous grandissements variables^{3,13,14}, associées à une analyse mathématique simple dont nous présenterons les éléments principaux au paragraphe suivant (§ 1.3).

On peut noter, de plus, qu'à côté des approches purement descriptives présentant des résultats de mesure, on trouve parfois des propositions d'interprétations de ces résultats en termes d'existence de règles d'optimisation régissant des processus biologiques ou des *propensions* à certains modes de développement^{15,16,17,18}.

En fait, on ne peut manquer de remarquer que de telles dimensions fractales sont généralement associées à des organes ou à des structures qui jouent un rôle essentiel en tant que constituants *fonctionnels* (remplissant une fonction vitale) dans l'organisme : les poumons pour la respiration par exemple, les mitochondries comme organites transformateurs d'énergie des cellules...

Comme nous le discuterons dans la troisième partie, ces caractéristiques s'interprètent bien si l'on considère notamment *le rôle fondamental que jouent ces structures dans nombre d'échanges entre des milieux différents* – localement ou par le biais de mécanismes de transport – ainsi que la *possibilité de réguler ces échanges grâce aux propriétés dimensionnelles particulières associées aux interfaces ou réseaux fractals*.

Il est donc tentant de chercher dans de telles caractéristiques bien définies et non ambiguës (dans la méthode de leur étude), des indications, voire des fondements, pour rendre compte de l'existence de fonctions biologiques ou pour les déceler, comme pour circonscrire opératoirement des niveaux d'organisation. C'est ce point que nous discuterons dans les parties suivantes de cet article en proposant une hypothèse forte dont nous examinerons d'abord l'évidence expérimentale à partir d'observations déjà existantes (partie 2), puis les interprétations possibles et les éventuelles conséquences (partie 3).

Auparavant il est nécessaire, pour situer l'analyse, d'explicitier certaines propriétés associées à la fractalité en général et certains moyens de la révéler expérimentalement.

1.3. La fractalité : propriétés et mesures

Il existe plusieurs définitions possibles d'une dimension fractale et de plus, à un même objet peuvent correspondre plusieurs dimensions selon la propriété considérée^{19,20}. Illustrons une de ces définitions par un exemple simple et usuel : la comparaison du périmètre

d'un cercle parfait avec la longueur d'une côte rocheuse. Une analyse topologique conclurait que les dimensions en sont équivalentes et égales à 1. Cependant si l'on mesure la longueur en utilisant des valeurs différentes de l'échelle, r choisie initialement, on n'obtient pas le même résultat. Quand r décroît la longueur de la côte tend vers l'infini, alors que celle du cercle parfait tend vers la valeur finie exacte de $2\pi R$, où R est le rayon du cercle. On dit que la côte a une dimension fractale (intermédiaire entre 1 et 2, dans ce cas), dont la valeur peut être estimée en considérant le taux de variation de la longueur en fonction de r . Cette définition de la dimension fractale est bien adaptée aux conditions d'études en laboratoire puisque, pour l'examen au microscope (comme Serra l'a indiqué ¹³), diminuer r revient à accroître la grandissement. On peut alors résumer la procédure comme suit :

a) On prend une suite d'images de l'objet selon des grandissements croissants (r_1, \dots, r_n)

b) On calcule la longueur observée L pour les différentes valeurs de r ainsi imposées

c) On trace en échelle log-log, la quantité L/r en fonction de r .

Si l'objet a une dimension fractale (pour la longueur considérée), alors la courbe ainsi définie tend vers une asymptote oblique de pente c . On montre que la dimension fractale est $d = 1 - c$ (c est négative) ¹⁴. Comme la longueur est proportionnelle à r^{1-d} , on voit que celle-ci devient infinie si $d > 1$ quand $r \rightarrow 0$ *bien que la grandeur en question soit restée bornée dans le plan*. Qui plus est, entre deux points quelconques du plan situés sur la courbe, cette longueur tend aussi vers l'infini. (Cette propriété sera discutée dans la troisième partie où on lui fera jouer un rôle conceptuel important).

La notion de dimension fractale ainsi définie s'étend sans peine à des surfaces non régulières de dimensions comprises entre 2 et 3 (en ce cas, $d = 2 - c$). En pratique ce que l'on observe au microscope est la section bidimensionnelle d'un objet tridimensionnel. Ce point a été discuté par Weibel ³ et par Paumgartner *et al* ² dans des articles où ils ont utilisé le concept de dimension fractale pour interpréter différents résultats obtenus dans l'estimation de surfaces et de volumes d'organites cellulaires (réticulum endoplasmique et mitochondries). En outre ces auteurs ont posé l'importante question de la pertinence du concept de self-similarité à des structures biologiques (et plus généralement à des structures physiques). La self-similarité implique dans ce cas qu'à chaque degré de résolution, la longueur de la courbe apparente de la surface s'accroît d'un facteur *identique* (dans le cas de structures mathématiques, ceci se produit indéfiniment, la surface fractale tendant vers l'infini lorsque l'échelle r tend vers zéro).

A propos de la self-similarité on peut faire les remarques suivantes :

a) Cette propriété est souvent associée aux fractals mais bien qu'elle autorise des constructions mathématiques simples *elle ne constitue aucun prérequis pour l'existence de fractals*.

b) Dans le cas d'un fractal idéal (mathématique) elle s'accompagne de l'absence de grandeur caractéristique : le facteur d'échelle peut être aussi petit que l'on veut sans modifier le comportement « asymptotique » (pour ainsi dire) de la courbe. Il est important de noter que pour les objets biologiques (ou physiques) le régime fractal n'apparaît que sur un domaine limité des valeurs de r ; plus ce domaine est grand, plus le caractère fractal est bien fondé et plus précise est l'estimation de la dimension.

Soulignons enfin le fait que les dimensions fractales sont souvent associées dans la nature à la *rugosité des surfaces* ou des lignes : plus la partie non entière de la dimension est élevée par rapport à la dimension topologique usuelle et plus la rugosité (ou le degré d'irrégularité) est grande.

Passons maintenant aux rapports que nous proposons d'établir entre dimensionalités fractales, fonctions biologiques et niveaux d'organisation.

2. Relations entre fonctions biologiques, dimensions fractales et niveaux d'organisation

Cette partie sera consacrée à la présentation de nos hypothèses et des données expérimentales qui les étayent, la discussion plus approfondie étant réservée à la partie 3.

2.1. Résultats et hypothèses

Les résultats que nous rapportons et utilisons ont été établis par ailleurs par d'autres chercheurs et nous nous sommes employés principalement à les rassembler et les ordonner de sorte que nous puissions en tirer arguments pour justifier nos hypothèses. Celles-ci sont condensées dans les propositions suivantes :

a) A tout caractère fonctionnel vital que l'on peut définir dans une unité biologique (un organisme, une cellule, une macromolécule biologique) correspond au moins une dimension fractale (dans un domaine et à une échelle pertinents) associée à cette fonction pour la partie de ce tout (organes, organites...) directement engagée dans la fonction.

b) Réciproquement, à toute dimension fractale d'une structure biologique (enveloppe pour un volume, arborescences ramifiées, aires de branchements,...) on peut associer une fonction vitale, cette structure étant considérée comme partie d'un tout auquel elle appartient par l'intermédiaire, notamment, de cette fonction.

c) En outre cette correspondance exprime précisément le *changement de niveau* d'organisation (l'intégration hiérarchique des composants) par lequel un système d'éléments en interactions devient une totalité de parties fonctionnelles constituées à partir de ces éléments. La fractalité permet en effet de rendre compatible des caractères qui doivent être à la fois singuliers et homogènes (ce qui sera discuté plus précisément au § 3.3.).

En bref : il existe un rapport constitutif entre la fractalité de structures biologiques, leur aptitude à jouer un rôle fonctionnel vital et les changements de niveaux pertinents qui y sont associés. Pour étayer et illustrer cette hypothèse nous présentons le tableau 1 qui met en évidence la correspondance associée pour trois niveaux d'organisation : macromoléculaire, cellulaire et le niveau de l'organisme.

En distinguant ces trois niveaux principaux d'unités biologiques nous laissons de côté les cas limites des espèces d'une part, des molécules de l'autre (que nous aborderons ultérieurement mais dont on perçoit déjà qu'ils constituent des niveaux abstraits et non plus constitutifs par rapport aux ensembles biologiques à proprement parler).

2.2. Commentaires

Dans le tableau 1, f représente la dimension fractale pertinente telle qu'elle est rapportée dans la littérature ¹. Nous avons également fait état d'une autre quantité, Δ , pour le cas des arbres ramifiés et dont le nom est *l'exposant de diamètre* ¹ : elle exprime aussi des propriétés fractales mais concernant cette fois des processus de transports, le long de vaisseaux, par exemple.

En effet il existe au moins deux classes de mécanismes d'échanges hétérogènes :

a) quand l'échange se fait principalement à la *frontière de l'organe* lui-même, à *son interface avec un milieu extérieur* comme pour la membrane alvéolaire des poumons par exemple. Dans ce cas la grandeur importante est constituée par les limites de l'organe lui-même et c'est principalement f qui intervient.

b) ou bien, comme c'est le cas pour la circulation du sang dans les vaisseaux, ou pour les bronches, ou encore pour les arborescences

du système nerveux, quand ces organes sont essentiellement le siège d'un *processus de transport* dont ils *régulent ainsi les flux et les échanges* le long de leurs ramifications. La caractéristique importante est alors plutôt Δ , qui correspond aux *branchements successifs* du réseau et aux *variations des aires des surfaces de sections actives* des vaisseaux.

Le fait que des exposants critiques différents puissent apparaître pour le même objet suivant la nature des propriétés examinées n'est pas étonnant et a déjà été envisagé et discuté ^{19, 20, 21}.

Remarquons que ce tableau n'est pas complet : certaines dimensions ne sont pas bien établies ou restent hypothétiques, comme c'est le cas pour les reins ou les villosités internes des intestins par exemple. Comme ces organes sont effectivement engagés dans des fonctions physiologiques reconnues (excrétion ou digestion) on a là un moyen de tester notre hypothèse en recherchant la présence de dimensions fractales non encore mises en évidence pour ces organes. Si notre hypothèse est exacte on doit trouver de telles dimensions associées aux parties qui sont le siège des mécanismes fonctionnels d'échanges mis en jeu dans ces cas.

Enfin, c'est le lieu de rappeler ici la distinction que nous avons faite dans la note du début (§ 1.1.) entre le *« rôle joué »* par un ensemble biologique dans l'organisme (fonction en un sens général, sensorielle, motrice) et la *« fonction vitale »* (en un sens fort, qui implique une *activité autonome d'échange organique et une intégration nécessaire comme partie dans un tout*) qu'il peut y remplir. En effet, *selon la propriété considérée* un même ensemble peut ou non remplir une fonction vitale : par exemple les os du squelette, considérés comme une structure mécanique pour le corps, y jouent leur rôle (structuration, motricité...) et ne présentent à ce titre aucun aspect fractal ; mais si l'on considère les mêmes os dans leurs rapports internes avec la moelle on est beaucoup plus enclin à les voir remplir une fonction vitale (hématopoïèse, notamment), que l'on peut tenter de mettre en rapport avec une possible dimension fractale (non encore observée) d'un intérieur spongieux et poreux.

2.3. Commentaires

On remarque que la fonction de reproduction n'apparaît pas dans ce tableau. Elle est pourtant considérée généralement comme une des fonctions de l'organisme. Mais la question se pose : à quel type d'unité biologique réfère-t-elle ? Quelle est la nature du tout vis-à-vis duquel elle assurerait l'intégration de parties ? (Pour rester dans le cadre de nos spécifications des fonctions vitales).

TABLEAU 1

Relations entre niveaux d'organisation, fonction biologique et fractalité

F représente la dimension fractale pertinente telle qu'elle est relevée dans la littérature ¹ (dimension de la frontière).

On rapporte la dimension de la frontière au contenu qu'elle enserme ($2 \leq f \leq 3$) excepté un exemple où cette dimension concerne la longueur de la section d'une membrane ($1 \leq f \leq 2$) (réticulum endoplasmique).

Δ exprime les propriétés fractales pertinentes dans le cas de transports ou de processus de propagation ¹). $2 \leq \Delta \leq 3$, quand les arbres sont constitués de cylindres excepté pour les arborescences neuronales qui sont dépourvues de volume ($1 \leq \Delta \leq 2$).

Nous n'avons pas inclus les espèces ou les molécules dans nos unités biologiques. Ces unités concernent l'écologie et la biochimie dont nous parlons dans le texte.

Certaines dimensions restent à établir pour le rein et les microvillosités intestinales.

unité biologique	partie de l'unité biologique	fonction	structure	Dimensions		
				f	Δ	
Organisme (mammifère)	organes	cerveau et système nerveux	information, décision, contrôles...	pie-mère et néocortex ¹	2.73-2.79	1.5
		système vasculaire poumon	circulation	arbre neuronal du cer-velet		
			respiration	trons veineux et artériels	membrane alvéolaire ¹	2.17
		intestin rein	digestion excréation	arbre bronchial ¹	à estimer	
Cellule (foie)	organites	reticulum endoplas-mique	synthèse de macromolé-cules	longueur de la section membranaire ²	1.72	
		mito-chondries	transforma-teur d'éner-gie	membrane externe ²	2.09	
				membrane interne ²	2.53	
Macromolé-cule (protéine)	interface de sous-unités sites actifs ?	région jouant un rôle dans les relations antigène-an-corps	surface perti-nente de la macromolé-cule (lysoso-me et super-oxide dismu-tase) ⁶	2.4		

Pour pouvoir répondre à ces questions nous devons considérer, au-delà d'un organisme, l'espèce comme telle à laquelle il appartient. En effet la reproduction est une fonction vitale par rapport à cet individu abstrait, pour ainsi dire, que représente l'espèce et nullement pour un organisme isolé dans sa survie propre. Au contraire, l'organisme, comme unité, devrait être considéré comme une partie par rapport à l'espèce, participant à ce tout précisément à *travers* la reproduction, qui apparaît alors comme une fonction pour l'espèce – au fil du temps – et non pas pour l'individu – dans l'instant. De ce point de vue il semble naturel de ne pas voir apparaître la reproduction dans le tableau, qui n'a été dressé que jusqu'au niveau de l'organisme comme un tout. Néanmoins nous discuterons ce point plus en détail dans la suite, notamment à propos de questions écologiques pour lesquelles les espèces constituent à certains égards des unités pertinentes (§ 3.2.e) et dans ce cas nous serons amenés à caractériser des rapports entre fonctions pour l'espèce et pour l'écologie en rapport avec d'autres dimensions fractales ; mais ces rapports seront de nature abstraite, correspondant à des schémas conceptuels, et non plus immédiatement repérables dans les phénomènes.

Il en ira de même au § 3.2. d, où nous discuterons d'autres cas limites, à l'échelle moléculaire et lorsque nous nous interrogerons sur le lien entre la représentation purement physico-chimique des interactions moléculaires et l'aspect spécifiquement biologique de l'activité fonctionnelle des macromolécules que sont les protéines.

En tout état de cause, à propos de tous ces points délicats nous ne nous avancerons pas sur la question de savoir ce qui est déterminant ou ce qui est déterminé, c'est-à-dire si la fractalité confère une capacité à remplir une fonction ou si la nécessité de remplir une fonction sous certaines contraintes trouve une réponse dans la construction d'objets fractals.

Les deux tendances sont possibles et toutes deux sont susceptibles d'être repérées ; leur réunion peut apparaître comme le jeu de conditions mutuellement déterminantes pour résoudre un seul et même problème de *rapports entre tout et parties* par intégration fonctionnelle aux niveaux physiologique, cellulaire ou macromoléculaire.

3. Discussion

3.1. Considérations générales

Nous venons de voir que les observations actuellement disponibles (tableau 1) confirment empiriquement nos hypothèses et que celles-ci ouvrent la voie à de nouvelles investigations qui viendraient les contrôler. Mais l'on peut se poser la question de ce qui, théoriquement cette fois, pourrait fonder et justifier ces hypothèses, par exemple à travers des questions touchant aux principes eux-mêmes : pourquoi et comment une fonctionnalité biologique et une fractalité morphologique sont-elles en étroite correspondance ? Que peut-on repérer comme principe, explication ou règles générales qui prédisposent la fractalité géométrique à jouer un tel rôle ? Quels types de principes régulateurs gouvernent la constitution des niveaux d'organisation et le passage d'un niveau à un autre en rapport avec fonctionnalité et fractalité ?

Nos remarques antérieures montrent qu'on peut trouver des indications si l'on considère certaines notions ou groupes de notions directement associées à ces problématiques. Il ne s'agit évidemment pas de démonstrations déductives à proprement parler mais bien plus de la mise en place d'un *réseau convergent d'indices* pouvant conduire à des conclusions *opératoires* bien que théoriques.

Un premier ensemble de notions référentielles a trait aux *effets interactifs dont le système est le siège* ; ils s'organisent volontiers autour des thèmes directeurs de : *échanges, interfaces ou frontières, processus de transport*.

Un second ensemble est associé à la *caractérisation des systèmes individuels eux-mêmes* : *contenants en rapport avec contenus, réseaux de transports en rapport avec les flux qui s'y produisent, tout et parties, intérieur et extérieur*.

Un troisième ensemble enfin, quittant l'aspect descriptif, engage plus directement des *principes explicatifs* : *tendances à la prolifération par rapport à des lois de régulation, régularités par rapport à des singularités et de nouveau, mais dans ce contexte de principe cette fois, le tout et ses parties*.

En effet comme on l'a déjà indiqué, l'utilisation du terme de *fonction vitale* est une façon de mettre en rapport de manière significative *tous les aspects interactifs* apparaissant dans un système biologique pris comme un tout. Parler de *niveaux d'organisation* offre un moyen de rendre compte du système lui-même via la hiérarchisation et l'intégration de son fonctionnement qui conduisent à la formation

d'une entité ; cette entité – l'unité biologique – ne peut simplement se réduire à ses composants : *pour exister et se maintenir* ils lui sont nécessaires à titre de parties. D'une façon un peu similaire (voir § 3.3) mettre en évidence une dimension fractale est une manière de rendre mutuellement compatibles un ensemble de caractères topologiques, métriques ou analytiques qui, autrement, resteraient difficiles à coordonner entre eux et qui pourraient même sembler contradictoires au premier abord.

Reprenons maintenant successivement ces considérations pour les détailler et les discuter.

3.2. Thèmes dominants

La discussion de chacun de ces thèmes dominants a pour objet de montrer le rôle que joue la propriété de fractalité dans les exemples invoqués et l'intérêt que ce type de solution morphologique présente eu égard aux effets considérés ou aux types de problèmes à résoudre dont certains (niveaux hiérarchiques ou intégrations de fonctions) sont supposés ne pouvoir être résolus que de cette façon.

3.2.a. Echanges, interfaces, processus de transports, criticités

Nous avons invoqué la facilitation des échanges et de leur contrôle qu'autorise l'existence de dimensions fractales associées à des interfaces entre milieux ou à des réseaux de transport. Il va de soi que pour un même encombrement stérique l'augmentation de la surface active d'échange joue en faveur de l'efficacité ainsi que de la précision de régulation de ces échanges (c'est aussi ce qui fait l'efficacité physico-chimique des poudres ou des surfaces poreuses, souvent utilisées en catalyse hétérogène). C'est aussi ce que semble indiquer, chimiquement parlant, le comportement des protéines discuté par Lewis et Reed⁶. De plus, il faut souligner que la coexistence dans un même objet de caractéristiques d'échelles différentes lui permet de remplir des rôles variés selon ces échelles, voire de rendre compatibles des exigences antagoniques (diffusion d'une part, réaction de l'autre, par exemple la première appelant des sections d'air importantes et la seconde plutôt des parois actives de longueur maximale, comme ce peut être le cas dans l'activité électrochimique d'électrodes rugueuses)³¹.

La caractéristique physique (ou chimique) est ici dominante et il est fréquent de trouver en physique des phénomènes de ce genre, soit que le milieu considéré soit fractal, soit que les processus dont il

est le siège conduisant à la constitution d'amas fractals. Dans le premier cas on peut citer les phénomènes de transport en milieu poreux par exemple, où c'est le comportement des flux qui se trouve principalement affecté^{22, 23, 24, 25, 26}. Dans le second cas on peut évoquer des processus aléatoires dans des systèmes physiques, tels que les morphologies de fronts de diffusion qui présentent des traits fractals de même que les amas de percolation qui peuvent en résulter²⁷. Ceci simplement pour signaler qu'un processus spontané, comme un cheminement aléatoire, peut conduire en l'absence de toute contrainte externe particulière à l'apparition de telles propriétés et qu'il n'y a ainsi rien de mystérieux ni de très exceptionnel à cette apparition^{10, 11}.

Signalons encore, toujours sur le terrain de la physique, la dynamique des phénomènes critiques (associés à des transitions critiques) dans laquelle les exposants critiques jouent un rôle tout à fait comparable associé, via la renormalisation notamment, à l'établissement d'un rapport entre localité et globalité des propriétés (un peu comme pour une fonction organique). Certains travaux récents en ce domaine sont explicitement orientés vers la recherche de critères qui autoriseraient la compréhension du surgissement de propriétés organiques et fonctionnelles comme effet d'une suite de bifurcations²⁸.

3.2.b. Rapports contenant/contenu ; limites et frontières

Ce que nous voulons souligner ici c'est que le fait de passer d'une dimension topologique classique à une dimension fractale d'une limite ou d'une frontière modifie profondément la nature du rapport entre cette limite (contenant), et le domaine qu'elle circonscrit (contenu) ; et ainsi les rapports entre intérieur et extérieur du système, pourvu que des échanges prennent place à la frontière.

En effet, la proportion de contenu engagée dans sa frontière accroît de façon spectaculaire en ce cas (puisque la surface, pour un volume, ou la longueur, pour une aire, devient infinie) ; en cela il n'est pas exagéré de dire que l'intérieur lui-même participe pour une part substantielle à l'échange en participant à sa propre frontière.

Comme exemple extrême, puisé dans les cas idéaux des mathématiques, on sait qu'une courbe de Peano continue peut remplir entièrement l'aire d'un carré dans le plan. Dans ce cas on peut dire que le contenu (l'intérieur du carré) participe pleinement à son contenant (la courbe de Peano, considérée comme une enveloppe) ; mais alors la dimension de la courbe est maintenant de 2 (comme la dimension topologique du carré) et non plus de 1 comme pour une courbe habi-

tuelle (la présence de points multiples dans la courbe de Peano n'est pas pertinente ici).

Une façon de prendre en compte quantitativement un tel effet est de définir un coefficient $\eta = 1 - (D - f)$ où D représente la dimension usuelle de contenu et f la dimension fractale de la limite. On a toujours $0 \leq \eta \leq 1$. Dans le cas non fractal, $f = D - 1$ et $\eta = 0$. Dans le cas limite d'une frontière recouvrant tout son contenu on a $f = D$ et $\eta = 1$. De ce point de vue η peut être considéré comme une mesure de la participation relative de l'intérieur à sa propre limite, participation d'autant plus importante que η est proche de 1.

Dans l'Appendice nous discutons un modèle précis qui correspond à ces considérations. Ce modèle offre en outre l'avantage de mettre en évidence (par des mesures morphométriques, par exemple) la possibilité de seuils effectifs entre lesquels un domaine de fractalité peut être défini. Il permet ainsi de prendre en compte le fait que des objets naturels ne sont pas proprement infinis à toute échelle et de surcroît qu'ils ne sont pas nécessairement self-similaires.

3.2.c. Constitution d'un niveau fonctionnel : rapport avec les fractals

Considérons maintenant la question des niveaux d'organisation. L'hypothèse que nous avons présentée peut donner des indications sur la façon dont se constitue un niveau fonctionnel autonome à partir de ses composants avec l'apparition de dimensions fractales, ou une tendance à passer à la limite infinie dans la structure du système. En effet s'il est vrai que l'équivalence entre fractalité et fonctionnalité biologique ne fait qu'exprimer la constitution ou le changement de niveau — en accord avec la partie c) de nos hypothèses — cela signifie que nous avons à traiter quelque tendance à passer à une limite infinie dans le système lui-même, dans sa structure ou dans son fonctionnement, le système restant pour sa part borné.

En physique, ce passage à la limite infinie peut correspondre à des divergences mathématiques ou des discontinuités dans les grandeurs pertinentes comme dans le cas des transitions critiques pour un système physique (longueurs de corrélation par exemple), mais de telle façon que soit conservée une homogénéité intrinsèque du tout, la combinaison de ces deux exigences pouvant effectivement conduire à la constitution d'un caractère fractal (comme discuté au §3.2.).

Ainsi la détermination d'un niveau d'organisation relativement à d'autres (organes/organisme par exemple) exprimerait la tendance à,

comme la réalisation, de semblables divergences ou discontinuités de grandeurs intensives (c'est-à-dire indépendantes de la taille externe du système) appartenant à un *niveau inférieur*, celui-là même qui tendrait à s'intégrer.

De telles divergences peuvent être associées par exemple à des propriétés récursives, si l'on considère des fonctions mathématiques, ou à des interactions à rétroactions positives, si l'on considère les phénomènes d'échanges ou de réactions. De tels effets de récursivité sont bien connus dans des modèles physiques ou mathématiques de dynamique non linéaire, par exemple dans la genèse de comportements chaotiques ou l'apparition d'attracteurs étranges pour des trajectoires²⁹, tous ces phénomènes étant associés pour leur part également à l'existence de dimensions fractales.

Ainsi la constitution d'un niveau fonctionnel en termes fractals pourrait représenter la *réponse* du système à de telles tendances à l'*instabilité*, en élaborant et préservant de cette façon une cohérence, une unité et une perdurance de l'ensemble comme tout.

3.2.d. D'un niveau à un autre

A ce stade il est intéressant d'introduire, en particulier à propos des macromolécules biologiques comme les protéines, un concept complémentaire, celui de *reconnaissance* (ou de discrimination). Ce concept peut jouer en effet un rôle opératoire tout à fait essentiel pour caractériser les changements de niveau à cette échelle par rapport aux autres types de changements de niveaux.

Il semble en effet qu'à l'intérieur du cadre de l'univers biologique le caractère fractal associé à l'apparition de fonctions puisse de façon très générale être de type self-similaire ou en tout cas tel qu'aucune échelle ne soit favorisée et qu'aucune partie spéciale du fractal ne soit discriminable ou reconnaissable par rapport à d'autres parties, dans les limites de l'échelle pertinente (ainsi pour la membrane alvéolaire des poumons par exemple). Si, au contraire, on considère le passage du niveau physico-chimique au niveau biologique comme tel (en termes bio-moléculaires) le caractère fractal semble devoir être irréductiblement associé à des capacités de *reconnaissance* qui *permettent de sélectionner certains sites parmi d'autres* et de les *positionner* pour qu'ils soient particulièrement actifs, ce qui introduit des critères intrinsèques de discrimination pour le fractal lui-même (par exemple une échelle pertinente).

Dans ce cas on serait conduit à diviser le concept de niveau en

deux parties. La première correspondrait aux changements internes au cadre référentiel biologique et ne nécessiterait pas d'autres spécifications et notamment pas de règles de reconnaissance pour les fractals correspondants ; la seconde correspondrait aux changements entre cadres de référence eux-mêmes (de la physique et chimie à la biologie) et serait associée à des contraintes particulières exigeant la *discrimination* en plus de la fractalité pour pouvoir accomplir le changement de niveau.

C'est bien cette seconde éventualité qui paraît correspondre au cas des protéines : la nécessité de former la configuration adéquate de sites actifs pour la macromolécule peut être considérée comme une des causes parmi d'autres qui induisent localement un caractère non self-similaire aux fractals. La spécificité de cette situation consiste à rendre compatible une contrainte métrique et topologique forte due à la nature de la macromolécule et une configuration spatiale précise des molécules constituantes permettant des réactions chimiques aux sites actifs. Cela correspond à une sorte de contrainte d'échelle particulière à respecter pour un processus physico-chimique d'interaction (une telle échelle, liée à une structure de type fractal, apparaît à travers la quantité k_1 de l'exemple présenté dans l'Appendice).

Nous sommes bien ici dans des conditions où les comportements strictement physico-chimiques commencent à se trouver intimement associés à des comportements biologiques et où la transition entre niveaux concerne le mélange entre un cadre purement chimique et une représentation biologique, voire même le passage du premier à la seconde.

3.2.e. Niveaux macroscopiques abstraits et schèmes analogues

Considérons maintenant l'extrémité opposée du spectre de taille de nos niveaux, le côté macroscopique et reprenons la question de la fonction de reproduction.

En partant du point où nous étions arrivés à propos de la relation abstraite entre une espèce et des individus lui appartenant, nous pouvons poser la question : quel genre de parties d'une unité biologique intervient-il par rapport à l'espèce si nous considérons l'espèce elle-même comme cette unité biologique ?

En fait c'est seulement de façon métaphorique que l'espèce est considérée comme un « organisme » dont les « organes » seraient les individus ou quoi que ce soit d'autre (des populations, par exemple). De même c'est seulement d'un point de vue abstrait que la reproduction apparaît comme une fonction vitale pour l'espèce.

Il s'ensuit que nous ne sommes pas tenus de trouver, de présenter quelque objet naturel pour rendre compte d'un tel type de fonction, même si, par exemple, un organe temporaire, directement lié à la reproduction, tel le placenta, présente une interface fractale avec l'utérus, comme il semble bien que ce soit le cas. Nous sommes plutôt incités à considérer le processus comme tel de la survie et du développement de l'espèce à travers la reproduction de ses membres (ou à partir de ses membres dans le cas de la reproduction sexuée). Ce processus est abstrait en ce sens que si chaque naissance considérée isolément est un processus naturel effectif pour chaque nouveau-né, à l'échelle et au niveau de l'espèce il demeure complètement abstrait, allant jusqu'à apparaître parfois comme l'effet d'un processus aléatoire. Mais cet aspect aléatoire est régi par la tendance à une prolifération illimitée si aucune contrainte externe n'apparaît, telle la rareté de nourriture ou la compétition avec d'autres espèces. Le graphe qui représente un tel développement libre, génération après génération, ressemble à une arborescence ramifiée proliférante située dans un cadre temporel limité¹⁶.

Par ailleurs, il existe bien d'autres objets naturels dotés de dimension fractale et qui n'appartiennent pas *stricto sensu* à l'univers biologique tout en lui étant parfois étroitement relié. C'est le cas par exemple pour les régions côtières. Une côte maritime définit une interface entre deux environnements bien définis et plus cette interface est compliquée, plus élevée est la dimension. Il est alors frappant d'observer que d'un point de vue écologique cette complication est très généralement associée à une richesse particulière des espèces qui y vivent. Ainsi les récifs de corail ont une dimension fractale («linéaire») de 1,9 à 2, comparée à des dimensions de côtes de 1,2 à 1,3³⁰ et ces récifs sont présentés comme des interfaces «vivants» — à l'image des poumons — qui tentent d'établir un contact aussi intime et complet que possible entre les milieux qu'ils délimitent en vue d'en maximaliser les rapports. C'est la même maximalisation qui est souvent invoquée dans d'autres exemples écologiques^{15, 18, 30, 32}.

3.3. Principes de développement et exigences de régularité

3.3.a.

Il reste à nous interroger sur les mécanismes de genèse de cette fractalité et sur la nature profonde, si elle existe, du type général de problème qu'elle est censée résoudre. Nous répondrions volontiers

sur ce point en invoquant la compatibilité de *deux tendances antagonistes* qui l'une et l'autre devraient être satisfaites et d'un *principe* à respecter pour que la solution obtenue soit recevable.

La première tendance est relative à la recherche de la *prolifération maximale* au sens où l'on vise par exemple à extrémiser des surfaces d'échange, des ramifications vasculaires, des arborescences tissulaires en vue de rendre d'autant plus efficace la fonction à remplir ; cette prolifération conduit spontanément à la recherche de *croissance illimitée, de passage à limite infinie*.

La seconde tendance est bien évidemment l'obligation de devoir demeurer *dans un système borné et limité* dont l'encombrement stérique reste acceptable eu égard aux contraintes externes auxquelles doit se plier l'organisme considéré pour rester viable.

Si nous nous en tenions à ces deux seuls critères nous pourrions trouver des modèles abstraits de solutions théoriques singulières à point limite ou à surface limite, modèles dans lesquels ces limites asymptotiques joueraient un rôle particulier (nous le discutons ci-après) et constitueraient en quelque sorte un repère naturel privilégié. Mais si par surcroît nous exigeons que la solution soit *homogène* (c'est là le principe à respecter), au sens où *aucune zone particulière ne soit privilégiée* ou ne joue un rôle spécial dans la structure envisagée, alors la solution de type fractal s'impose quasi naturellement : elle introduit en effet une *nouvelle forme de régularité au sein même de comportements singuliers*.

Voyons cela plus en détail en faisant appel à des illustrations simples d'exemples mathématiques idéaux.

3.3.b.

Considérons donc, schématiquement, une tendance générale à une prolifération illimitée (progression géométrique par exemple, comme pour une réaction en chaîne ou par le biais d'un effet de rétroaction positive). Si cette tendance est limitée par l'environnement (effets réactifs commensurables) ou par des mécanismes internes (rétroactions négatives surimposées), elle peut être contenue et quantitativement réduite jusqu'à l'établissement d'un *état stationnaire* permanent par exemple.

Si tel n'est pas le cas, elle peut conduire à l'autre terme de l'alternative qui est de produire réellement un *régime de développement infini* (ou son équivalent pour l'échelle pertinente) mais soumis à des conditions de limitation (taille du système, ajustement à d'autres

systèmes, ...). C'est alors que la fractalité et la fonctionnalité peuvent constituer une réponse effective en termes de fonctionnement du système et par le biais de la formation de niveaux d'organisation.

La métaphore mathématique que nous utiliserons ici est celle d'une ligne *infinie et bornée en extension* (contenue entièrement dans un domaine fini du plan). Il y a bien des façons d'obtenir une telle configuration mais nous distinguerons essentiellement deux classes de réalisation :

1 — Dans la première (schéma 1) on obtient le résultat en introduisant un comportement asymptotique au voisinage d'un point singulier par exemple (schéma 1a) ou d'un ensemble de points singuliers (tel le cercle limite du schéma 1b) qui borne le domaine de la courbe. Dans ce genre de configuration la courbe présente donc un comportement particulier (asymptotique en l'occurrence) près d'un point ou d'un ensemble de points singuliers ; sa longueur ne devient infinie que dans leur voisinage et c'est en ce sens que ces points jouent un rôle particulier par rapport à la courbe : on peut les distinguer et les constituer en référentiels particuliers pour l'ensemble de la ligne. Un tel modèle nous conduirait à repérer des points ou des zones particuliers dans nos objets et à les distinguer parmi d'autres qui joueraient un rôle différent bien que situés dans le même ensemble.

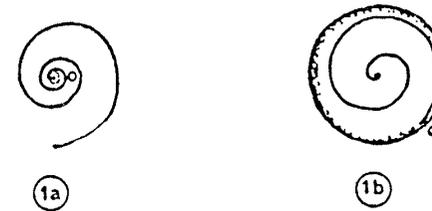
Dans le cas de notre courbe, la différence observable réside principalement dans le fait que la distance entre deux points habituels de la courbe reste finie à la fois sur la courbe et par rapport aux axes de coordonnées alors qu'elle devient infinie sur la courbe si l'un des points est un point singulier, ce qui nous fournit un critère opératoire de discrimination entre régularités et singularités pour un seul et même objet.

2 — Dans la deuxième classe nous pouvons placer une courbe partout singulière comme par exemple le graphe (fractal) d'une fonction de Weierstrass-Mandelbrot, partout continue et nulle part dérivable³³. Quels que soient les points choisis sur le graphe, ces points étant séparés par une distance finie sur un axe de coordonnées, la distance entre eux sur le graphe est toujours infinie.

C'est en cela qu'un certain type de «régularité», ou plutôt d'homogénéité se trouve rétabli : chaque point sur le graphe joue le même rôle par rapport à un comportement asymptotique et aucune distinction ne résulte du passage à la limite infinie ; régularité et singularité se confondent en ce sens et notre objet peut être considéré comme homogène quoique partout singulier.

C'est cette propriété de *rester homogène comme unité bien que*

SCHEMA 1 : Courbes infinies mais bornées



- a. avec un point singulier comme limite (le centre 0).
b. avec une courbe limite, le cercle c, comme asymptote.

singulier qui nous semble d'un grand intérêt pour représenter ce que nous désirons prendre en compte dans la constitution de niveaux conduisant à l'apparition de fonctions biologiques en rapport avec les caractères fractals.

4. Conclusion

Les arguments que nous avons présentés ici vont dans le sens de la plausibilité de nos hypothèses d'un lien étroit et profond entre les concepts de fonction biologique, de dimension fractale et de niveaux d'organisation. A nos yeux il ne s'agit pas seulement d'un moyen de description — comme le tableau l'indique — mais d'une correspondance plus fondamentale qui doit être expliquée et comprise en termes biologiques et conceptuels ; c'est ce que nos propositions ont tenté de faire.

Dans le cas où l'on serait vraiment convaincu de la réalité et de l'effectivité de cette correspondance on pourrait adopter un point de vue différent en inversant le point de départ.

Considérons le coefficient η introduit ci-dessus : on pourrait dire que, par définition, une structure biologique remplit une fonction vitale dans une unité biologique si ce coefficient n'est pas nul. La capacité pour une structure de remplir une fonction vitale — et de contribuer ainsi à la définition d'un niveau — dépendrait donc intrinsèquement de la présence d'une dimension fractale pertinente pour la fonction. Ce qui met à notre disposition un moyen opératoire pour rechercher et caractériser une fonction vitale dans des systèmes biologiques. La morphométrie y jouerait évidemment un rôle important. Inversement si une fonction vitale est bien définie à un niveau donné par des considérations purement biologiques, nous pouvons rechercher si des fractals particuliers sont impliqués.

Bien des questions restent ouvertes : le coefficient η est-il spécifique à une fonction donnée ? Dans chaque niveau quel est le domaine des valeurs de η ?...

Il nous semble en tout état de cause que nos hypothèses peuvent jouer un rôle d'outils utiles dans la systématisation et la compréhension des rapports entre formes biologiques et fonctions biologiques, conduisant peut-être à une meilleure intégration de données diverses en un modèle cohérent.

Appendice

Cet appendice a pour objet d'illustrer, au moyen d'un exemple spécialement élaboré dans ce but, la façon dont la fractalité peut apparaître à partir de propriétés particulières, soit d'un point de vue statique (en combinant une forme donnée), soit d'un point de vue dynamique (en considérant un objet pris dans un processus de croissance ou siège d'un phénomène propagatif). De plus ce modèle nous offrira l'occasion de discuter la notion importante de seuils pertinents évoquée dans le texte à propos de la question des mesures morphométriques.

A.1. Considérons un carré de $n \times n = n^2$ points (fig. 1a). Imaginons le chemin suivant qui passe par tous les points du périmètre externe ($4n$). Sur un côté (un côté suffit) nous avançons à partir d'un coin du carré sur k_1 points ($k_1 \ll n$), puis nous entrons perpendiculairement dans le carré sur n/k_2 points (en supposant n/k_2 entier et $2 \ll k_2 \ll n$), puis nous reprenons la direction initiale vers le point suivant, revenons tout droit sur le périmètre et nous repartons à nouveau de la même manière jusqu'à l'extrémité du côté, aussi fréquemment que nécessaire (c'est-à-dire n/k_1 fois). Après quoi nous fermons le parcours le long des côtés restants.

La ligne ainsi construite comprend $N = 4n + n^2/k_1k_2$ points ; c'est une ligne fermée contenant tout le carré en son intérieur. S'il n'y avait pas d'indentation, le périmètre du carré contiendrait $4n$ points et si nous rapportons ce périmètre à l'aire du carré nous obtenons $4n/n^2 = 4/n$; ce rapport tend vers zéro comme n^{-1} lorsque $n \rightarrow \infty$; c'est le cas usuel. Mais notre ligne contient N points et si nous la rapportons à l'aire nous obtenons $N/n^2 = 4/n + 1/k_1k_2$. Cette fois quand n tend vers l'infini le rapport tend vers une valeur finie constante : $1/k_1k_2$.

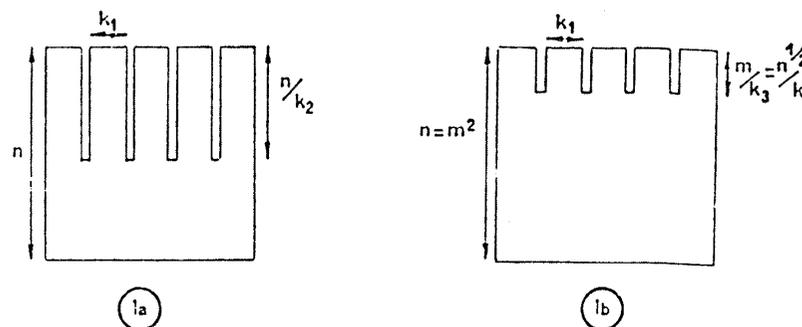
Ainsi la ligne reste comparable à l'aire lorsque toutes deux deviennent infinies et nous sommes dans un cas hautement fractal dans lequel le contenant (la ligne) est toujours comparable à son contenu (l'aire).

Il est facile de construire une ligne présentant un comportement différent, avec un exposant critique non entier cette fois (fig. 1 b) :

Un premier carré de m^2 points et de périmètre $4m$ est utilisé pour construire un second carré dont la valeur de n est m^2 . Le parcours sur le second carré reste le même excepté que la pénétration « à l'intérieur » se fait sur un nombre de points égal par exemple à m/k_3 (au lieu de n/k_2). La ligne comprendra alors N_1 points :

$N_1 = 4n + n/k_1 \times m/k_3 = 4n + n^{3/2}/k_1k_3$. Quand n tend vers l'infini l'exposant dominant de N_1 est égal à $3/2$ et le rapport à l'aire est maintenant $N_1/n^2 = 4/n + n^{-1/2}/k_1k_3$; il tend vers zéro comme $n^{-1/2}$ quand $n \rightarrow \infty$ et nous sommes donc bien dans une situation critique.

SCHEMA 2 : Construction de lignes sur les carrés



A.2. L'analyse de la figure 1 peut aussi nous aider à illustrer la notion de seuil relatif aux conditions d'observation de la structure. Supposons que nous puissions observer le côté intéressant de notre carré au moyen

d'un appareil à agrandir muni d'une fenêtre carrée, de largeur constante, et de façon que la ligne idéale du côté passe toujours par le milieu du champ d'observation. Examinons trois situations caractéristiques dans lesquelles il est possible, sans en sortir, de modifier le grandissement pour noter la façon dont la frontière et la surface varient (c'est-à-dire le nombre de points sur la frontière, L , et le nombre de points présents dans le champ S). Appelons p (n/k_c , par exemple) le nombre de points présents dans le champ pour la ligne idéale du côté du carré.

a) Dans un premier cas le grandissement est assez important pour que $p \ll k_1$ (condition c_1) et pour plus de simplicité nous supposons que nous sommes entrés sur la partie horizontale (fig. 2a).

La frontière L contient exactement p points, la surface S en contient $p^2/2$ (le $1/2$ vient de ce que nous considérons seulement la moitié du champ en hauteur). Le rapport L/S est donc équivalent à $2/p \sim L^{-1}$ (L^2/S est constante). Nous sommes dans un cas classique et si nous modifions le grandissement en continuant à respecter la condition c_1 ($p \ll k_1$), l'analyse de notre objet nous conduit à conclure qu'à cette échelle il ne présente aucun caractère fractal.

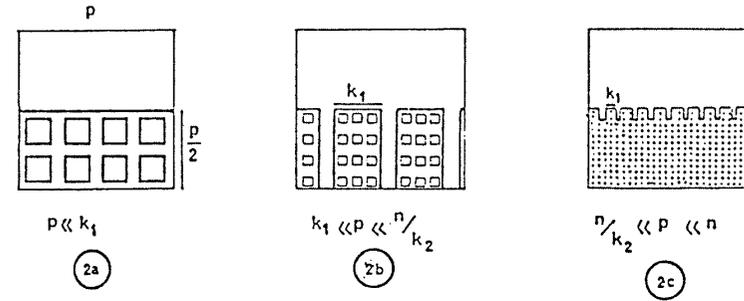
b) Franchissons maintenant le seuil imposé par la condition c_1 en diminuant considérablement le grandissement de sorte que nous parvenions à la condition c_2 : $n/k_2 \gg p \gg k_1$. Nous sommes alors dans une situation intermédiaire d'observation (fig. 2b). La frontière L contient maintenant $p + p^2/2k_1$ points et la surface S toujours $p^2/2$. Si nous varions le grandissement en respectant la nouvelle condition c_2 , nous aurons donc $L/S \sim 2/p + 1/k_1$. Le comportement est devenu inhabituel et comme p est assez grand pour que $2/p \ll 1/k_1$, alors $L/S \sim 1/k_1$. La dimension de la ligne approche 2 et présente un comportement fractal.

Il est important de noter que la frontière que nous avons tracée apparaît ici p/k_1 fois discontinue (non pas, évidemment, au sens de la distance entre les points, qui sont discrets, mais au sens de la connectivité entre les points qui définissent la frontière), les discontinuités sont étroitement reliées au caractère inhabituel du comportement observé.

c) Finalement, franchissons à nouveau le seuil imposé par la condition c_2 et diminuons encore le grandissement de sorte que nous remplissions la condition c_3 : $n/k_2 \ll p \ll n$ (fig. 2c).

Dans le cadre de cette condition, si le grandissement varie, la

SCHEMA 3 : Illustration de la notion de seuil



a. c_1 condition $p \ll k_1$

b. c_2 condition $k_1 \ll p \ll n/k_2$

c. c_3 condition $n/k_2 \ll p \ll n$

frontière varie comme $L = p + p/k_1 m$, ($m = n/k_2$) et la surface continue à varier comme $S = p^2/2$. Le rapport L/S prend la forme $2/p (1 + m/k_1)$ et varie de nouveau «normalement» par rapport à p . Tout caractère critique a disparu ; la frontière est à nouveau continue bien que désormais indentée.

Cet exemple simple illustre bien la signification que peuvent revêtir les seuils même si dans ce cas il s'agit de seuils extrinsèques liés à l'observation. Les variations peuvent être aussi grandes que l'on veut pourvue que les conditions définissant les domaines significatifs soient respectées (bien entendu, ces remarques restent valables dans les cas où il apparaîtrait des exposants non entiers).

Pour finir, ajoutons que, bien que nous ayons mis en évidence le caractère «externe» des seuils, ces derniers peuvent être parfaitement pertinents pour la compréhension de phénomènes associant l'objet étudié à son environnement, tels des échanges à travers ou le long de la frontière. Car en fait la nature précise des seuils dépend de l'échelle du phénomène considéré.

Références

1. MANDELBROT B., in *The fractal geometry of nature* (W.H. Freeman, New York) (1982).
2. WEIBEL E.R., in *Stereological methods : practical methods for biological morphometry* (Academic Press, London) (1979).
3. PAUMGARTNER D., LOSA G. & WEIBEL E.R., *J. Microsc.* 121, 51-63 (1981).
4. PETERS R.H., in *The ecological implication of body size* (Cambridge University Press) (1983).
5. SCHMIDT-NIELSEN K. in *Scaling* (Cambridge University Press) (1984).
6. LEWIS M., REES D.C., *Science* 230, 1163-1165 (1985).
7. STAPLETON H.J., ALLEN C.P., STIERSON D.G., KURTZ S.R. *Phys. Rev. Lett.* 45, 17 (1980).
8. HELMAN J.S., CONIGLIO A., TSALLIS C., *Phys. Rev. Lett.* 53, 12.
9. SAPOVAL B., ROSSO M., GOUYET J.F., *J. Phys. Lett.* 46, L149 (1985).
10. HATLEE M.D., KOZAK J., *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 78, 972-975 (1981).
11. MEAKIN P., *J. Theor. Biol.*, 118, 101-113 (1986).
12. SERNETZ M., GELLERI B., HOFMAN J., *J. Theor. Biol.*, 117, 209-230 (1985).
13. SERRA J., in *Image analysis and mathematical morphology*, Academic Press, London (1982).
14. PROTHERO J., *J. Theor. Biol.*, 118, 259 (1986).
15. BARENBLATT G.I., MONIN A.J., *Proc. Nat. Acad. Sci., USA*, 80, 3540 (1983).

16. HASTINGS H.M., PEKELNEY R., MONTICCIOLO R., VAN KANNON D., DEL MONTE D., *Biosystems* 15, 281 (1982).
17. LEFEVRE J., *J. Theor. Biol.*, 102, 225 (1983).
18. LONG C.A., *J. Morphol.*, 185, 285 (1985).
19. RAMMAL R., TOULOUSE G., *J. Phys. Lett.* 44, L13 (1983).
20. MANDELBROT B., *J. Stat. Phys.*, 36, 516 (1984).
21. MANDELBROT B., *Phys. Scripta* 32, 257 (1985).
22. ADLER P.M., *Int. J. Multiphase Flow* 11, 213 (1985a).
23. ADLER P.M., *Int. J. Multiphase Flow* 11, 241 (1985b).
24. O'SHAUGNESSY B., PROCACCIA I., *Phys. Rev. A.* 32, no 5, (1985).
25. GUYER R.A., *Phys. Rev. A.*, 32, no 4 (1985).
26. GROSSMANN S., WEGNER F., HOFMANN K.M., *J. Phys. Lett.*, 46, L575 (1985).
27. SAPOVAL B., ROSSO H., GOUYET J.F., *Fractal nature of a diffusion front and relation to preslations, (à paraître)*.
28. STANLEY H.E., in *Introduction to phase transition and critical phenomena*, Clarendon Press, Oxford (1971).
29. NEWHOUSE S., RUELLE D., TAKENO F., *Comm. in Math. Phys.*, 64 (1978).
30. PENNYWICK C.J., KLINE N.C., *Oecologie* 68 (1986).
31. TOMKIEWICZ M., *Communication personnelle*.
32. GOULD S.J., in *Darwin et les grandes énigmes de la vie*, Seuil, Point Sciences (1979).
33. BERRY M.V., LEURIS Z.V., *Proc. Reg. Soc. London*, 4370, (1980).