

Revue Internationale de

ISSN 0980-1472

systemique

Vol. 5, N° 2, 1991

afcet

Dunod

AFSCET

Revue Internationale de
systemique

Revue
Internationale
de Sytémique

volume 05, numéro 2, pages 181 - 210, 1991

Systeme dynamique et embryogénèse :
le modèle de Caenorhabditis Elegans

Francis Bailly, Françoise Gaill, Rémy Mosseri

Numérisation Afscet, août 2017.



Creative Commons

peut être la contribution des scientifiques et des techniciens à cette problématique? Déjà, elle a été importante en ce qui concerne la reconnaissance de ces problèmes. Mais elle pourrait l'être encore beaucoup plus, puisque la seule façon rationnelle et responsable d'aborder ces problèmes est de commencer par les étudier à la lumière de la science et de la technique. On ne va pas en avant en regardant en arrière.

Ceci ne veut pas dire qu'il faudrait laisser ces problèmes dans les mains des spécialistes. Le spécialiste a une vision monoculaire ou sectorielle, et les problèmes dont il s'agit ont de nombreuses facettes. En effet, chacun des grands problèmes qui met en question la survie de l'espèce humaine touche à la fois l'environnement, la santé, l'économie, la culture et la politique. Par conséquent, seule une équipe multidisciplinaire pourrait concevoir le problème tel qu'il est, c'est-à-dire, comme un système. Autrement dit, les problèmes globaux n'ont que des solutions globales. Il faut donc les aborder de façon systémique.

Nous avons débuté en affirmant que la technique est au sommet du triangle technique-science-philosophie. Mais une discussion, même schématique, des problèmes globaux nous a fait voir que la technique fait aussi partie du triangle technique-industrie-État. Il y a plus : la technique interagit aussi avec l'art (surtout dans les cas du dessin industriel, de l'architecture et de la publicité) ainsi qu'avec l'idéologie, qui illumine ou obscurcit les objectifs de l'activité technique. Mais en pratique l'idéologie est reliée à la philosophie. On peut donc considérer ce couple comme une unité afin de simplifier le tableau, à condition qu'on retienne les différences entre philosophie, champ de recherche théorique, et idéologie, système de croyances.

En somme, on peut dire que la technique, loin d'être autonome, est au centre d'un hexagone dont les sommets sont l'État, le public, l'industrie, l'art, le couple philosophie-idéologie, et la science. Elle fait donc partie d'un système complexe et dynamique, dont toutes les composantes se tiennent et se modifient les unes les autres. Le technicien qui ne voit pas l'hexagone entier risque de s'ennuyer et, ce qui est plus grave, de commettre des erreurs coûteuses pour lui-même, son employeur, ou la société. Par contre, celui qui voit l'hexagone entier prendra un plus grand plaisir à vivre et pourra mieux aider à vivre. En fin de compte, la norme morale suprême devrait être, à mon avis : *Jouis de la vie et aide à vivre.*

Note bibliographique

Les thèses philosophiques soutenues dans cet article sont développées en détail dans les volumes suivants de l'ouvrage de l'auteur, *Treatise on basic philosophy* (Dordrecht and Boston : Reidel, 1974-1989) :
Vol. 6 : *Understanding the world*, 1983.
Vol. 7 : *Philosophy of science and technology*, part II : *Life science, social science and technology*, 1985.
Vol. 8 : *Ethics : The good and the right*, 1989.

SYSTÈME DYNAMIQUE ET EMBRYOGENÈSE : LE MODÈLE DE *CAENORHABDITIS ELEGANS*

F. BAILLY *, F. GAILL **, R. MOSSERI *

* Laboratoire de Physique des Solides de Bellevue, CNRS¹

** Laboratoire de Biologie Cellulaire, EPHE, CNRS²

Résumé

Nous nous proposons de montrer comment un système dynamique non linéaire simple (quadratique) peut servir de support à la modélisation d'un processus d'embryogenèse, pour autant que l'on réduise celui-ci à deux types de manifestations : la prolifération cellulaire par divisions (qui correspond principalement au développement structurel) d'une part et la différenciation entre lignées cellulaires (qui correspond principalement à l'aspect fonctionnel) d'autre part.

Pour ce faire on partira de l'application logistique sur le segment unité en associant les cascades directes aux processus de mitoses et les cascades inverses aux phénomènes de déterminations des lignées. Ainsi l'exploration chaotique des parties du segment sera mise en rapport avec les potentialités cellulaires d'expression génétique, chaque sous segment étant associé à une lignée différente, tandis que les doublements de périodes seront mis en correspondance avec la prolifération cellulaire pour chaque organe provenant d'une lignée préalablement individualisée par la détermination.

Nous illustrons cette approche en interprétant en termes de valeurs et de variations des paramètres de contrôle de cette dynamique les résultats déjà obtenus par d'autres chercheurs dans l'étude approfondie de l'embryogenèse de *Caenorhabditis elegans*, au moins jusqu'au stade de quelques centaines de cellules (stade « lima bean »).

Dans le même esprit nous tentons d'interpréter en termes de valeurs anormales des coefficients cinétiques de ces paramètres de contrôle les effets tératogènes et létaux de mutations géniques, en associant l'action de chaque gène incriminé à un comportement particulier de ces paramètres.

1. 1, place Aristide Briand, 92195 Meudon Cedex, France.

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

Abstract

We try to show how a simple non linear (quadratic) dynamical system may be used for modeling the embryogenesis processes as far as they may be reduced to two main features: the cell proliferation due to the mitosis (principally involved in the building of structures) and the cell lineage differentiation (principally involved in the functional aspect of the development).

In this aim we start from the unidimensional discrete logistic map and we associate the direct cascades (period doubling range) with the mitoses and the inverse cascades (mainly chaotic range) with the cell lineage determination.

The chaotic exploration of the parts of the segment will be put into correspondance with the cellular potentialities of genetic expressions, each invariant part being associated with a differentiated cell lineage, while the doubling period cycles will correspond to the mitotic cellular proliferation of each differentiated organ.

We propose an illustration of this approach through the analysis from this point of view of the very detailed results that have been reported about the study of the embryogenesis of *Caenorhabditis elegans* (at least up to the lima bean stage). We interpret these data in terms of the values and the temporal variations of the control parameters of the dynamics. In the same way we interpret the effects of genic mutations on the developments in terms of anomalous values of the kinetic coefficients of these control parameters and we associate each mutant gene involved in these effects to a particular behaviour of the parameters.

1. Introduction

La question de la modélisation du développement biologique au moyen de dynamiques physico-mathématiques demeure complexe et difficile, d'autant plus que les principes régulateurs qui doivent régir ces modélisations sont mal connus et que les contraintes qu'ils imposent restent peu explicites. Dans un passé récent bien des propositions ont été faites, des structures dissipatives (Nicolis, 1986; Prigogine et Stengers, 1988) aux automates cellulaires (Weisbuch, 1986; Fogelman-Soulié, 1983) en passant selon les formulations, par les phénomènes critiques (Haken, 1977; Hohenberg et Halperin, 1977), les ensembles de catastrophes (Thom, 1988), les dynamiques non linéaires (Schuster, 1988; Bergé *et al.*, 1984). Ces modélisations appliquées à des domaines biologiques plus ou moins restreints ou étendus répondent le plus souvent à une représentation intuitive implicite de règles gouvernant les processus biologiques. Mais ces règles sont rarement énoncées explicitement et il n'est pas sûr que les biologistes acquiesceraient aux présupposés qui régissent les modèles proposés si ces présupposés étaient présentés comme

tels. Même en faisant la part des inévitables réductions phénoménales et schématisations théoriques que toute modélisation formelle entraîne par elle-même par rapport à une démarche descriptivo-interprétative.

Pour notre part nous voulons nous attacher ici à tester une démarche un peu différente : celle qui, à partir de l'énoncé explicite d'un petit nombre de principes fondamentaux induits des observations biologiques, conduit à la modélisation *la plus rudimentaire et schématique possible*, compatible avec eux, sans autre ingrédient supplémentaire, empirique ou formel. Nous nous proposons ensuite de développer les analogies possibles entre une telle modélisation dynamique et une représentation phénoménales du développement (embryogenèse en termes de morphogenèse et de différenciations). Etant bien entendu que cette modélisation demeure abstraite c'est-à-dire ne prétend nullement à représenter effectivement et en détail les processus biologiques ou physico-chimiques à l'œuvre dans ces développements.

Néanmoins, en vue de tester la plausibilité de cette approche nous chercherons à l'illustrer en interprétant dans le cadre qu'elle propose un cas précis, l'embryogenèse d'un ver nématode : *Caenorhabditis elegans* (noté C.e. pour abrégé, dans la suite). Le choix de cet animal comme modèle biologique est guidé par le fait que c'est un organisme pluricellulaire pour lequel on a pu non seulement retracer avec précision l'embryogenèse de la larve, mais aussi reconstituer la généalogie exacte de chaque lignée cellulaire ainsi que l'histoire complète de leurs différenciations et de leurs multiplications.

La première partie de cet article sera donc consacrée à la caractérisation et à la discussion (d'un point de vue biologique d'une part, formel d'autre part) des règles que la modélisation doit respecter en vue de restituer au plus près, mais aussi au plus pauvre, l'essentiel de ce qu'on peut abstraire des observations.

Dans la seconde partie nous tenterons d'interpréter les propriétés et les résultats abstraits de cette dynamique en termes de processus biologiques et en particulier d'établir des correspondances plausibles entre propriétés du modèle et caractérisations biologiques.

Dans la troisième partie enfin, nous entreprendrons de comparer aux observations les conclusions que l'on peut tirer du modèle. Nous chercherons notamment à montrer :

- i) que ce modèle dynamique rend compte de bien des données d'observation actuellement disponibles;
- ii) que les résultats s'interprètent aisément en termes de variations des valeurs d'un paramètre de contrôle, tant dans le cas de la différenciation entre lignées cellulaires que dans celui de la prolifération;

iii) qu'il est possible de dégager des critères formels de compatibilité qui permettent de lever d'éventuelles indéterminations dans l'assignation des correspondances entre phénomènes biologiques et grandeurs opératoires du modèle;

iv) qu'on peut interpréter en termes de valeurs anormales (par rapport à celles des développements non perturbés) des coefficients cinétiques affectant les paramètres de contrôle les effets observés de mutations géniques.

2. Principes généraux et caractérisation du modèle

D'un point de vue biologique, et en deçà de la morphogenèse proprement dite, nous considérerons que l'embryogenèse se manifeste par deux processus principaux, que l'on peut isoler pour les besoins de l'analyse bien qu'ils soient naturellement interdépendants : la *prolifération* cellulaire par division cellulaire, pour une lignée donnée, conduisant à la croissance d'une structure donnée, et la *différenciation* cellulaire entre lignées, conduisant aux différenciations et spécialisations organiques et fonctionnelles. Bien entendu l'embryogenèse effective ne se réduit pas à ces seuls processus : interviennent aussi, et de façon essentielle, les migrations cellulaires, les agencements topologiques, le fonctionnement des gènes, les métabolismes cellulaires, les productions de protéines... Nous ne pouvons évidemment pas prendre en compte une telle complexité (qui de plus fait intervenir des niveaux d'organisation différents). Notre démarche consistera à mettre ces processus comme tels entre parenthèses pour considérer leurs effets comme globalement inclus dans les propriétés de la dynamique et les valeurs des paramètres de contrôle.

Les deux processus retenus ici concourent à produire la morphogenèse elle-même, d'une part en constituant des organes différenciés et d'autre part en développant au fil de sa croissance la morphologie d'un organe défini. L'ensemble de ces processus est génétiquement contrôlé et régulé par l'action conjuguée de gènes affectant structures et fonctions, à quoi viennent s'ajouter, dans les cas les plus évolués, des effets épigénétiques.

Toute représentation abstraite de l'embryogenèse en termes de dynamiques se doit donc d'être en mesure de modéliser aussi simplement que possible ces deux traits préalables que sont la prolifération et la différenciation cellulaires. Elle devrait ensuite être capable de rendre compte de la formation de structures singulières morphologiquement et fonctionnellement bien caractérisées. Nous laisserons de côté ici ce dernier aspect, dont nous avons déjà abordé certains côtés dans des cas particuliers (Bailly *et al.*, 1988 a) — arborescences bronchiques ou vasculaires, membrane alvéolaire du poumon — conduisant

à la constitution de morphologies plus ou moins fractales (Mandelbrot, 1982), et nous nous attacherons à l'étude et à la prise en compte des deux premiers.

La division cellulaire correspond à l'itération d'une dichotomie dont la cinétique (mais non pas la loi propre de développement) dépend généralement du degré d'avancement : au bout de la k -ième itération il y a toujours 2^k cellules (loi de développement) même si k peut être considéré comme une fonction particulière, non triviale, du temps. En laissant de côté pour l'instant ces aspects cinétiques, nous aurons donc essentiellement affaire à une loi itérative de doublement pour le nombre n des cellules ($n_k = 2n_{k-1}$, soit donc bien, avec $n_0 = 1$, $n_k = 2^k$); une première exigence est donc de pouvoir retrouver cette loi de doublement dans le modèle dynamique.

La différenciation cellulaire, pour sa part, peut être considérée, à l'inverse en quelque sorte d'une prolifération, comme une suite de *restrictions* successives apportées à des *potentialités* fonctionnelles dont l'ensemble est pratiquement illimité, au départ¹. Ces restrictions dans la disponibilité fonctionnelle s'accompagnent de la multiplication des types de structures qui tendent à se spécialiser (spécification des organes fonctionnels). Il faudra donc rendre compte, ici, à la fois de cette multiplication de structures individuées, non identiques et à certains égards autonomes (même si le fonctionnement organique implique leur dépendance mutuelle et leur intégration dans un tout) et de cette restriction apportée à leurs possibilités de remplir des fonctions variées, par trop différentes de celles pour lesquelles elles ont été précisément élaborées (même si cette restriction n'est pas absolue et préserve de larges capacités adaptatives).

Si nous passons maintenant à la considération d'un modèle formel, pour que celui-ci présente une dynamique qui corresponde au mieux aux processus observés il semble que l'on doive réunir un certain nombre de caractères plus ou moins nécessaires. Avant de les discuter énumérons-les. On devrait avoir :

- a) un endomorphisme;
- b) discret;
- c) récursif;
- d) non linéaire;

1. Nous ne distinguerons pas à ce stade entre *détermination* et *différenciation* cellulaires. On sait que cette distinction correspond à une réalité dans l'analyse du développement.

à quoi l'on ajoutera un critère de simplicité relative en optant pour la non linéarité la plus élémentaire, c'est-à-dire :

e) quadratique.

Examinons successivement ces différents points.

a) L'endomorphisme renvoie à une situation abstraite bien délimitée pour un ensemble de référence qui s'applique dans lui-même. Il correspond au fait que les processus considérés concernent une individuation et un *individu* dont les moteurs et règles de développement génétiquement programmés sont contenus tout entiers en lui-même et agissent sur lui-même au fur et à mesure de son développement. En effet les caractères génétiques qui les gouvernent sont fixés une fois pour toutes et sont potentiellement présents dès la première cellule germinale fécondée. Même si leur expression biologique peut dépendre de conditions extérieures (valeurs de paramètres particuliers, contraintes environnementales) elle opère exclusivement dans le cadre *a priori* de l'individu, déterminé par la nature du patrimoine génétique établi par la fécondation. L'endomorphisme schématise assez bien une telle situation, d'autant qu'on peut en faire le support représentatif d'une « clôture organisationnelle » au sens de l'autopoïèse (Varela, 1989).

b) Le caractère discret correspond lui aussi assez bien au mode de développement biologique : par exemple l'embryogenèse elle-même se manifeste le plus souvent par une alternance de périodes d'intense activité et de repos (incubations, latences) et plus qu'une continuité de développement on observe une succession discrète d'étapes. Ces dernières sont d'ailleurs relativement bien caractérisées (elles peuvent éventuellement être rapportées à des ensembles de catastrophes (Thom, 1988)) et leur succession est ponctuée de périodes critiques marquant les bornes définissant chaque étape et associées à des morphogénèses déterminées. Tous ces phénomènes pourraient certes résulter d'une dynamique continue (et l'on sait par ailleurs qu'une dynamique discrète peut être considérée comme une section de Poincaré d'une dynamique continue dans un espace de dimension supérieure) mais l'ensemble des événements qui caractérisent la phénoménalité biologique semble trouver une représentation plus adéquate dans la discrétisation de leur succession, c'est-à-dire dans ce que l'on pourrait appeler une « ponctuation » séquentielle du développement. D'autant plus qu'au niveau génique et moléculaire c'est la règle du tout ou rien (activation/répression) qui semble bien prévaloir. Notons d'ailleurs sur ce point que des modèles discrets ont déjà été envisagés pour les processus de développement (Wolpert et Lewis, 1975; Changeux, 1983).

c) La récursivité répond en quelques sorte à un principe d'économie informationnelle (parfaitement compatible avec une richesse et une prodigalité

morphologique) : on postule qu'une seule et même loi formelle, selon ses conditions d'application et les valeurs des paramètres qui y figurent, doit suffire à rendre compte du développement en opérant, identique à elle-même, à chaque étape sur les résultats obtenus à l'étape précédente. La forme de cette loi peut ainsi être intérieurement codée de façon économique, même si la valeur des paramètres peut dépendre de conditions et contraintes externes (existence de périodes critiques pour le développement de certains tissus sous la dépendance de facteurs environnementaux, par exemple). Bien entendu, cela n'exclut nullement la possibilité que ces variations de valeurs de paramètres soient elles-mêmes préalablement encodées de façon plus ou moins contraignante. En tout état de cause, la récurrence fournit tout à la fois la possibilité d'une variété de résultats et un caractère d'unicité intrinsèque dont l'articulation s'accorde à la représentation d'une individualité déterminée associée à une richesse de manifestations.

d) Cette loi récursive doit être non linéaire pour être en mesure, à partir d'une situation initiale élémentaire et simple, de faire apparaître par son application itérative des formes et structures élaborées et complexes, répondant à celles que fait émerger le développement. En effet, tout processus linéaire est simplement additif pour ses composants et se révèle donc inapte *a priori* à rendre compte d'un processus de complexification progressive entre eux et *a fortiori* d'un processus d'organisation structurelle et fonctionnelle.

e) Enfin il semble judicieux de choisir une non linéarité quadratique. Élémentaire, elle répond bien au respect du principe d'économie, voire de rudimentarité, que nous recherchons. En même temps elle correspond aux situations théoriques et expérimentales (en l'occurrence au moyen du calcul numérique sur ordinateur) qui sont parmi les mieux étudiées pour l'instant. Par ailleurs on peut argumenter de façon plus précise en soulignant le fait que la forme quadratique formalise bien en général, et de manière simple, les phénomènes interactifs de tendances plus ou moins antagoniques tels qu'ils apparaissent dans nombre de processus biologiques (May, 1976; 1987) (dynamiques des populations prédateurs/proies, par exemple) et tels qu'ils peuvent apparaître dans le développement lui-même à des niveaux différents (expression/répression génétiques, tendance à la prolifération/accroissement des contraintes stériques). En outre, la loi quadratique est particulièrement bien adaptée à la modélisation d'une combinatoire multiplicative binaire dont on peut supposer ici la pertinence (*cf.* par exemple la combinatoire génétique elle-même).

On exigera en outre, évidemment, que la dynamique ainsi définie dépende au moins d'un paramètre de contrôle ajustable (soit par mécanisme interne,

soit par intervention externe) dont l'ensemble des valeurs gouvernera le type de dynamique parmi tous ceux accessibles au système.

Dans ces conditions, la dynamique-support, D, pour un tel modèle pourra être représentée par l'application logistique, endomorphisme récursif, quadratique, discret du segment $[0, 1]$ dans lui-même, c'est-à-dire :

$$D: x_{n+1} = 4ax_n(1-x_n). \quad (1)$$

Outre le fait qu'elle répond à l'ensemble des critères que nous venons de discuter, on notera que cette application figure parmi celles qui ont déjà été utilisées dans un passé récent dans un contexte biologique pour les phénomènes associés aux dynamiques de populations mentionnés plus haut (May, 1987).

L'expression (1) dépend d'un seul paramètre, a , dont les valeurs déterminent de façon cruciale le comportement de l'application; c'est donc en jouant sur les valeurs de ce paramètre que l'on peut espérer représenter des faits d'observation complexes et variés (la nature du contrôle des variations de ces valeurs sera discutée plus loin).

Cette application mathématique a fait récemment l'objet d'études numériques et analytiques approfondies que ce soit sous sa forme autonome (paramètre indépendant du temps) (Feigenbaum, 1978, 1988; Collet et Eckman, 1983) ou non autonome (paramètre dépendant du temps) (Kapral et Mandel, 1985; Harikrishnan et Nandakumaran, 1987) et dont nous ne rapporterons parmi les résultats actuellement disponibles que ceux qui nous paraissent les plus pertinents pour la modélisation recherchée (voir aussi Gumowski et Mira, 1980).

On notera au passage que sous sa forme continue l'équation (différentielle) logistique représente assez bien beaucoup de phénomènes de croissances biologiques (variations sigmoïdes en fonction du temps du graphe représentant les quantités étudiées, comme poids ou volumes). C'est aussi celle que nous avons utilisée, sous une forme légèrement différente et un peu plus générale (voir plus loin), $dX/dt = (1/T)\delta X(1-b\delta X)$, pour rendre compte de certains processus de croissance (Bailly *et al.*, 1988 *b*).

3. Propriétés dynamiques et correspondances biologiques

3.1. Les propriétés théoriques principales de l'application (1) que nous voulons exploiter ici comme outils de modélisation et d'interprétation sont les suivantes (*cf.* figure 1).

Pour des valeurs $0 < a_k < a < a_{k+1} < a_\infty$ du paramètre de contrôle (zone I), la dynamique sur le segment $[0, 1]$ tend asymptotiquement ($n \rightarrow \infty$)

vers un cycle d'ordre 2^k , défini par l'ensemble de 2^k points visités successivement dans un ordre bien défini. Ce nombre tend vers l'infini (cycle d'ordre infini) lorsque a tend vers la valeur a_∞ ($\neq 0.8925$). L'attracteur est alors constitué par un ensemble infini de points sur $[0, 1]$ dont la dimension de Hausdorff est fractale ($f \neq 0.538$).

Si $a = a_0^* = 1$, le comportement de la dynamique est complètement chaotique sur la totalité du segment. Elle prend une expression analytique simple, à savoir :

$$x_n = 1/2 [1 - \cos 2^n \arccos(1 - 2x_0)]$$

Si, à partir de $a_0^* = 1$, on fait décroître la valeur de a^* , en sorte que $a_\infty < a_{p+1}^* < a^* < a_p^* < 1$ (zone II; a^* est une abréviation pour signifier que a est compris entre a_∞ et 1), la dynamique asymptotique reste en général (mais pas toujours, voir ci-après) chaotique mais se trouve limitée sur le segment initial à la réunion de 2^p sous-segments disjoints explorés cycliquement (c'est-à-dire que la distribution chaotique concerne chaque sous segment pris individuellement mais que le passage de l'un à l'autre est cyclique et suit un ordre bien défini). La mesure totale de l'ensemble de ces sous-segments décroît lorsque p croît pour aboutir à la mesure nulle de l'attracteur fractal considéré plus haut lorsque $p \rightarrow \infty$. Chaque bifurcation fait intervenir deux modes de changement de taille des sous-segments qui en sont issus. Le premier correspond classiquement à une simple homothétie de rapport constant lorsque l'on passe d'une bifurcation à la suivante mais le second est bien plus complexe car le rapport de réduction de taille qui lui correspond dépend du degré d'avancement des itérations et de la nature du sous-segment qui en est la source. Ce qui conduit finalement à une situation métrique compliquée sur le segment (et à une dimension fractale non triviale de l'attracteur). Sur l'attracteur lui-même, pour la valeur $a = a_\infty$, une procédure de renormalisation (Feigenbaum, 1978, 1988; Collet et Eckman, 1980; Bergé *et al.*, 1984; Schuster, 1988) permet de définir une fonction caractéristique $g(x)$ (dépendant d'une constante $\alpha = 2.5029\dots$) qui répond à l'équation de renormalisation :

$$g(g(x/\alpha)) = -(1/\alpha)g(x) \quad (2)$$

que nous réécrivons symboliquement :

$$Y^2 X(x) = XY(x). \quad (2)$$

A X correspond l'opérateur : « multiplication par $-1/\alpha$ » (c'est l'homothétie mentionnée plus haut) et à Y l'opérateur : « application de la fonction g »

(cette dernière est paire). Chaque itération d'un point de l'intervalle correspond donc à l'application de l'opérateur Y (nous détaillons un peu dans l'Appendice une partie intéressante pour notre propos des propriétés de la fonction g et de la suite des itérés qu'elle engendre en termes de ces opérateurs).

Notons qu'entre les valeurs de a^* pour lesquelles on observe ces comportements chaotiques, on trouve des valeurs correspondant à nouveau à des comportements périodiques (de périodes différentes de 2^k), les fenêtres de périodicité. Mais la mesure de l'ensemble des valeurs de a^* sur $[a_\infty, 1]$ pour lesquelles ces fenêtres de périodicité apparaissent est petite et la probabilité de trouver une zone non chaotique sur une longueur h est proportionnelle à h^r avec $r \neq 0.45$.

D'un point de vue plus descriptif et à titre informatif concernant les propriétés générales de la dynamique nous indiquerons les propriétés suivantes, en nous reportant à la figure 1 :

i) Les branches portées sur la partie gauche du diagramme représentent les limites asymptotiques *stables* des itérations. Le franchissement des valeurs

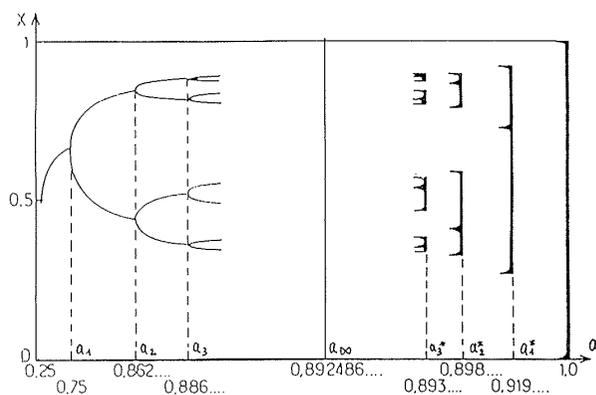


Figure 1. Représentation des valeurs asymptotiques des itérés de la dynamique D , en fonction des valeurs du paramètre a ; à gauche de a_∞ : zone I, purement périodique de doublement de périodes; à droite : zone II, plus ou moins chaotique.

critiques (bifurcations) pour a rend instables les branches antérieures au profit de l'apparition de nouvelles branches stables dédoublées à partir de leurs branches souches (ces dernières demeurent bien entendu associées à des points fixes, mais ceux-ci sont devenus instables et leur probabilité de réalisation est devenue infiniment petite).

ii) La façon dont sont explorés successivement les points asymptotiques périodiques est très rigoureusement déterminée selon les périodes considérées et répond à des lois d'universalité associées à toute application unimodale, les « kneading sequences » (Metropolis *et al.*, 1973). Il en va de même pour le passage entre les sous-segments dans la partie droite de la figure.

iii) Outre les propriétés de scaling sur l'intervalle lui-même pour la distribution des ensembles asymptotiques (rôle de α relativement à la variable x), il existe aussi, dans les zones périodiques et chaotiques, des propriétés asymptotiques d'échelle pour la distribution des valeurs critiques du paramètre a (ou a^*). Ainsi on a asymptotiquement (lorsque $j \rightarrow \infty$) : $a_j = a_\infty - K \delta^{-j}$ (et de même $a_j^* = a_\infty + K' \delta^{-j}$). La valeur de δ ($\neq 4.669$) est également universelle pour les applications unimodales.

iv) Les mesures invariantes sur l'intervalle, constituées dans les zones périodiques par l'ensemble des points fixes, deviennent le plus souvent très singulières dans les zones chaotiques. Néanmoins pour les valeurs critiques des paramètres a_p^* ces mesures deviennent continues par rapport à la mesure de Lebesgue (ceci est conjecturé pour l'ensemble des valeurs critiques mais démontré pour a_1^* (Ruelle, 1977; Jakobson, 1981)). Pour a_1^* ($= 1$) cette mesure prend une expression analytique simple : $\pi^{-1}/[x(1-x)]^{1/2}$ (on peut l'identifier à la densité de probabilité de tomber asymptotiquement entre x et $x+dx$).

3.2. Passons maintenant aux correspondances possibles :

A la zone I nous proposons d'associer la représentation de la *prolifération* cellulaire dans une lignée donnée. Les mitoses successives correspondraient aux bifurcations et leur évolution temporelle (liée aux horloges internes) à la variation du paramètre a .

A la zone II nous proposons d'associer la représentation de la *différenciation* (ou de la détermination) cellulaire. On constate trois caractéristiques des intervalles lorsque a^* décroît à partir de 1 : la diminution de taille des sous-intervalles, puis leurs divisions et enfin leurs disjonctions. On interprète alors ces caractéristiques comme une *restriction* progressive des potentialités ultérieures de différenciations des populations cellulaires. L'exploration chaotique des sous-intervalles manifeste alors l'ensemble des potentialités associées au domaine qu'ils représentent.

Ainsi se trouve associé à la zone de doublement des périodes de la dynamique (zone I) l'aspect structurel et matériel du développement (division et nombre des cellules) et à la zone chaotique (zone II) son aspect fonctionnel. Au fonctionnement des structures, qui met en jeu simultanément les deux aspects, on associera volontiers la zone critique du modèle qui se situe autour de l'attracteur fractal.

Outre la correspondance du processus avec les propriétés de la dynamique au moyen des valeurs du paramètre et de ses variations il est aussi possible de caractériser chaque étape du développement. Considérons en effet la zone de différenciation : en utilisant les opérateurs X et Y introduits plus haut, chaque sous-segment de la région chaotique peut être défini (à la limite de la renormalisation exacte, au moyen de la fonction $g(x)$) comme élément d'une étape dans la construction cantorienne de l'attracteur correspondant. A chaque stade chacun des sous-segments est associé à une expression séquentielle de ces opérateurs (*cf.* Appendice), ce qui permet de conférer une « identité » formelle à la lignée différenciée que ce sous-segment figure.

Enfin pour prendre en compte la concomitance et l'interdépendance des développements structurels et des spécialisations fonctionnelles, c'est-à-dire des proliférations et des différenciations cellulaires, il conviendrait de considérer un couplage entre cascade directe et cascade inverse. Ce couplage pourrait s'établir notamment par l'intermédiaire de conditions imposées aux variations du paramètre gouvernant la dynamique. Malgré son importance nous laisserons de côté ici cet aspect (voir Bailly *et al.*, 1989; pour une discussion plus précise).

3.3. En nous en tenant à la considération séparée des deux zones, il est possible de procéder à une modélisation plus fine, incluant certains aspects relatifs aux variations des paramètres a . On y parvient en plaçant la dynamique sous le contrôle d'une règle interne d'évolution (à déterminer en fonction des données empiriques ou à partir d'un principe général si cela est possible), ce qui semble correspondre le mieux à des conditions de développement contrôlées par une contrainte génétique programmée, les effets de bruit de l'environnement pouvant être pris en compte en ajoutant par ailleurs une composante aléatoire.

Par exemple on pourra mettre les changements de a sous le contrôle d'un écart absolu ou relatif entre itérés de la dynamique. Nous avons montré par ailleurs (Bailly *et al.*, 1989) que la comparaison avec un écart absolu, associée à une règle de modification du paramètre comprenant un effet de « mémoire » (c'est-à-dire tenant compte des états produits par les itérations antérieures) permettait de vérifier que la cascade directe comme la cascade inverse présentent, chacune prise indépendamment, des caractéristiques attendues : évolutions séquentielles de bifurcations en bifurcations et, du côté cyclique en particulier, manifestation de rythmes contrastés (relativement au nombre d'itérations nécessaires).

Ces règles donnent d'importantes indications de principe mais elles sont quelque peu arbitraires et nous proposons ici de les modifier partiellement pour mieux correspondre à des considérations théoriques plus précises.

Nous prendrons maintenant les stipulations suivantes :

$$\forall p < n, |x_n - x_{n-p}| > p\beta \rightarrow a(n+1) = a(n)$$

(où $a(n)$ indique seulement la valeur – constante – donnée au paramètre a pour les n premières itérations)

$$\exists p < n, |x_n - x_{n-p}| < p\beta \rightarrow a(n+1) = a(n) + h(p)$$

(et $a(n+1)$ ainsi défini devient le $a(0)$ de la nouvelle séquence d'itération). $h(p)$ représente l'effet de mémoire évoqué précédemment et pour tenir compte de son atténuation régulière au cours du temps, lorsque les délais de comparaison augmentent, on prend une loi de relaxation $h(p) = h_0 e^{-cp}$ (qui répond à l'équation $dh/dp = -ch$ ce qui exprime bien l'effet du délai).

Le fait de comparer l'écart $|x_n - x_{n-p}|$ à $p\beta$ plutôt qu'à β (comme c'était le cas dans la référence précédente) ne modifie pas le comportement qualitatif du système et offre l'avantage de se prêter à des interprétations plus directes : en effet, d'une part on peut désormais raisonner sur une sorte de taux moyen d'évolution associé à ce qui peut s'interpréter comme une dérivée « temporelle » moyenne (la temporalité propre à la « cinétique » intrinsèque des itérations étant mesurée par le numéro de l'itération); d'autre part il résulte de cette condition de comparaison que lorsque les écarts entre numéros des itérations deviennent grands on se rapproche asymptotiquement d'un comportement plus régulier relativement aux valeurs successives du taux de variation (l'équivalent de la « dérivée » temporelle). Il faut en effet souligner ici que le comportement générique du système n'est pas du tout celui d'un retour régulier classique vers un état stationnaire à partir d'un état perturbé hors d'équilibre : le taux de variation n'évolue en général pas de façon monotone avec le nombre des itérations (même s'il y tend à la limite asymptotique que nous venons d'évoquer) et ce *a fortiori* dans la zone de chaos. Il s'ensuit que l'on ne tend pas non plus régulièrement vers le déclenchement d'une modification de la valeur du paramètre (au moins dans les premiers stades). Ce déclenchement, quand il est précoce, est dû au contraire à la rencontre « ponctuelle » de deux états indiscernables entre eux, rencontre assurée par une comparaison entre état actuel et états passés « mis en mémoire »; ce n'est qu'aux limites $n \rightarrow \infty$ et $p \rightarrow \infty$ que le comportement peut commencer à ressembler à celui d'une relaxation classique.

La suite des itérations qui conduit à la variation du paramètre pourrait s'interpréter cette fois comme le déroulement d'un régime transitoire pouvant conduire en principe à un régime permanent (taux de variation temporel nul), si le point d'aboutissement n'était pas à nouveau origine d'une relance itérative. Comme si l'affaiblissement d'un flux entraînait une transposition des processus, traduisant en termes de variations de paramètre de contrôle les mécanismes qui se manifestaient précédemment en termes de récursivité itérative.

Pour que toutes ces considérations de modèle ou de simulation présentent un intérêt biologique, il reste à montrer maintenant qu'il est possible de transcrire dans les termes de ces dynamiques les observations correspondantes relevées pour des processus concrets d'embryogenèse (au moins dans des cas particulièrement simples) et d'en tirer des éléments intéressants qui permettent d'en approfondir l'analyse. C'est ce que nous avons entrepris en prenant comme exemple-type l'embryogenèse de *Caenorhabditis elegans*, dont le développement offre l'avantage majeur d'avoir pu être exhaustivement caractérisé (v. Ehrenstein et Schierenberg, 1980), cellule par cellule, dans leur prolifération comme dans leur destination tissulaire, spatialement et temporellement, au moins jusqu'au stade de la larve.

4. Données et interprétations

4.1. Rappels sur l'embryogenèse de *C.e.*

L'individu se développe à partir de six cellules souches issues de l'œuf fécondé — déterminées et incapables de régulation (c'est-à-dire fixées rigide-ment dans leur destinée ultérieure et sans possibilité de compensations mutuelles en cas de lésions affectant l'une d'entre elles) —. Ces six types de cellules sont notées [AB] (souche de l'ectoderme primaire), [E] (endoderme), [MSt] (mésoderme primaire et stomodeum), [P4] (gonade), [C] (ectoderme secondaire et mésoderme tertiaire) et [D] (mésoderme secondaire), l'œuf fécondé étant noté [P₀]. La figure 2 représente la suite des bifurcations qui conduisent à des cellules souches par l'intermédiaire des cellules désignées par [P₁], [P₂], [EMSt], [P₃]. Leur apparition se déroule selon une progression temporelle bien caractérisée. Le tableau 1 résume les données relatives i) à ces différenciations entre lignées et ii) aux multiplications cellulaires qui leur succèdent. Le tableau 2 indique la destination de ces lignées : les tissus et organes qu'elles vont constituer (on remarque qu'il existe des destinations communes de cellules appartenant à des lignées différentes; ceci peut fournir une indication de compatibilités à respecter pour les dynamiques qui sont censées représenter leur différenciation).

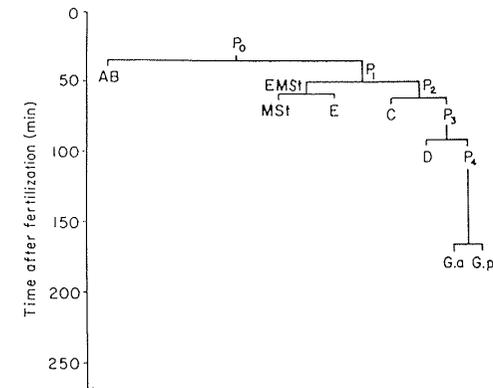


Figure 2. Représentation de la succession temporelle des bifurcations conduisant aux différentes lignées cellulaires chez *C.e.*

Tableau 1. Données principales concernant la succession temporelle des différenciations entre lignées cellulaires et des divisions cellulaires de chaque lignée jusqu'au stade de la larve « lima bean » (cf. réf. 4).

j (W)	[AB]	[E]	[MSt]	[C]	[D]	[P ₄]	DIFF
1	45	75	75	84	127	165	36
2	55	119	103	109	167		47
3	68	*162	*132	*141	*213		*60
4	92	*244	*161	*187	*272		91
5	*116		*201	*236			
6	*146						
7	*181						

D'autre part, toute division cellulaire qui n'est pas concomitante d'une différenciation semble interdire toute différenciation ultérieure dans la lignée (comme si la dynamique de mitose une fois enclenchée comme telle et pour elle-même devait dominer pour l'inhiber la dynamique de détermination de nouvelles souches à partir des cellules ainsi produites)².

Par ailleurs, si le développement a lieu à la température de 25°C (au lieu de 16°C, qui est la température habituelle) l'embryon peut être anormal et

2. Ce trait représente peut-être une forme d'archaïsme pour des organismes inférieurs qui, à cet égard, se comporteraient encore comme des unicellulaires. En effet, les divisions mitotiques de ces derniers conduisent d'emblée à un nouvel organisme, sans différenciation (et donc sans intégration entre elles des cellules). Il peut en résulter ensuite une prévalence de la division sur la différenciation pour les organismes pluricellulaires encore proches de cette situation initiale.

Tableau 2. Destination tissulaire des différentes lignées cellulaires dans l'organogénèse de C.e.

Developmental stage	Embryonic stem cell lines	Germ layers						Germ line	
		Ectoderm		Mesoderm		Endoderm	Germ line		
		Hypodermis	Nervous system	Parynx	Muscles	Intestine	Gonad	Total	
After the 9th embryonic cell division round	AB	212		44				256	
	C	64		32	32			64	
	MSt							64	
	D					16		32	
	E							16	
Total Lima bean embryo	P ₁						2	2	
			276	76	64	16		434	
		110	234	83	91	18	4	540	

l'on connaît les gènes responsables des anomalies. Les effets des mutations qui se révèlent létales, soit très tôt dans le développement (dès les premières cellules), soit plus tard, après la formation de la larve « lima bean », sont toujours associés à des dysrythmies temporelles (plus ou moins marquées) dans les divisions et/ou les différenciations : accélérations ou ralentissements globaux des événements, perturbation de leur ordre d'apparition, combinaison

Tableau 3. Comparaison des scénarios temporels dans le développement de C.e. entre l'animal normal et les animaux porteurs des différents gènes mutants affectant l'embryogenèse.

	j	W	S ₍₆₇₎	S ₍₆₁₎	2	7	3	4	6
[AB]	1	45	43	45	47	45	45	46	47
	2	55	53	56	57	55	55	58	62
	3	68	63	75	71	68	68	75	98
	4	92	85	99	104	90	90	96	
	5	*116	102	121	144	115	108	126	
	6	*146							
	7	*181							
[E]	1	75	71	82	83	75	75	84	104
	2	119	99	111	149	119	112	147	
[MSt]	1	75	71	82	83	75	75	84	135
	2	103	96	110	115	105	100	113	
	3	*130	112	134	160	136	121	146	
[C]	1	84	79	86	91	82	83	88	
	2	109	97	118	124	118	105	121	
[D]	1	127	103	134	157	136	124	147	
	2	47	45	49	50	48	47	49	57
DIFF	3	*60	*57	*64	*62	*60	*60	*68	*85
	4	91	84	98	101	100	85	97	

des deux aspects. Le tableau 3 présente ces résultats en comparant le déroulement des événements associé à un gène mutant donné au déroulement normal pour l'animal sain (le gène mutant emb-1 bloque le développement dès la première cellule et le gène mutant emb-9 ne modifie pas le rythme de développement jusqu'à l'état de la larve « lima bean », bien qu'il se révèle létal ultérieurement; nous n'avons donc pas reporté les effets de ces deux mutants dans les figures).

4.2. Interprétation dans la dynamique D et discussion

4.2.1. La figure 3 condense et résume les traits principaux des correspondances que l'on peut établir entre processus biologiques (tels qu'ils ont été schématisés plus haut) et caractéristiques des dynamiques D.

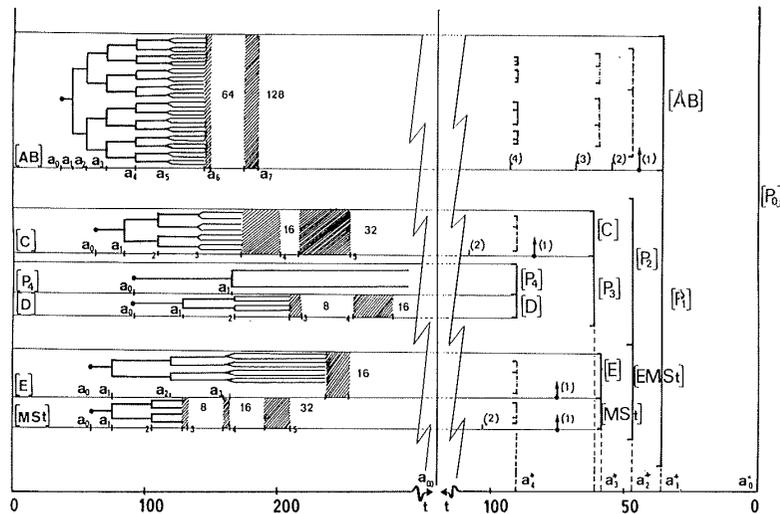


Figure 3. Représentation des correspondances proposées entre les dynamiques *D* et les événements pertinents du développement de *C.e.* La partie droite correspond à la détermination des lignées cellulaires et la partie gauche à la suite des divisions cellulaires dans une lignée donnée. L'échelle de temps est en minutes et correspond aux temps réels.

La partie droite de la figure correspond à la zone chaotique de la dynamique. Les différenciations successives sont représentées par les séparations des différents sous-segments dans leur ordre d'apparition en fonction du temps et compte tenu de leur filiation observée. L'échelle de temps est portée en abscisse (on notera que l'orientation de l'axe est inverse de l'orientation habituelle). Sont également portées sur cet axe les valeurs critiques du paramètre a^* pour chaque bifurcation, d'où l'on peut inférer par interpolation une variation générale $a^*(t)$. Les ordonnées indiquent, par la taille des sous-segments qui résulte de l'application de la dynamique (les proportions ne sont pas exactement respectées), les restrictions successives des potentialités fonctionnelles liées aux déterminations des lignées³. Les inégalités de tailles

3. Le fait que pour *C.e.* ces cellules souches soient déterminées mais incapables de régulation se prête bien à une représentation dans laquelle les sous-segments correspondants apparaissent comme disjoints c'est-à-dire, dans l'interprétation, comme ne partageant pas de capacités fonctionnelles. Il n'en irait pas de même si l'organisme étudié était pourvu d'une régulation à ce niveau, comme c'est le cas pour les vertébrés par exemple. Ce point ne sera pas discuté ici.

des segments obtenus sont dues aux effets différents des opérateurs *X* et *Y* dans les itérations et au rôle que joue l'ordre de leur application. C'est ainsi que l'on peut caractériser chaque lignée par une « identité » en termes de combinaison de ces opérateurs (*cf.* Appendice). Les flèches numérotées associées à chaque lignée et apparaissant à des temps différents renvoient aux moments des divisions cellulaires qui succèdent aux différenciations des lignées. On observe bien, comme on l'a noté précédemment, que toute division qui n'est pas accompagnée d'une différenciation nouvelle bloque toute différenciation ultérieure dans la lignée considérée (position des flèches portant le numéro 1 et sous-segments virtuels représentés en tiretés par rapport aux sous-segments en traits pleins des différenciations effectives).

Les multiplications du nombre des cellules (aspect structurel du développement) ont été représentées sur la partie gauche de la figure (zone purement périodique) pour chacune des lignées. Le temps est toujours porté en abscisse (mais avec une orientation et une échelle différentes de celles de la partie droite). Pour chaque lignée, séparément, sont portées les valeurs du paramètre a correspondant aux bifurcations observées (les régions hachurées indiquent un étalement dans le temps de la mitose concernée). Là encore, à partir de ces valeurs, il est possible de déterminer les variations $a(t)$ associées à chaque lignée ainsi que celles de $a^*(t)$ associées, elles, aux déterminations successives.

4.2.2. Nous comparerons les variations ainsi inférées aux expressions théoriques générales établies antérieurement (Bailly *et al.*, 1988 *b*) pour représenter les évolutions temporelles des processus biologiques associés aux phénomènes de croissance et de développement. Selon les discussions menées sur ce point, les grandeurs de ce type, G , peuvent se mettre sous la forme générique :

$$G = \frac{bG_i + (1-b)G_f - (1-b)(G_f - G_i)e^{-t/\tau}}{bG_i + (1-b)G_f + b(G_f - G_i)e^{-t/\tau}} \quad (3)$$

avec $G_i = G(t=0)$, $G_f = G(t \rightarrow \infty)$; b et τ (temps caractéristique du processus) sont des paramètres.

(L'expression (3) est la solution de l'équation différentielle : $dG/dt = [(G_f - G)/\tau][1 - b(G_f - G)/G_f]$ (3') que nous avons discutée par ailleurs (1988 *b*); pour $b=0$ elle décrit un phénomène de simple relaxation et pour $b=1$ elle devient l'équation logistique dont la solution est représentée par une courbe sigmoïde).

Dans les cas précis que nous examinons, et concernant $a(t)$, on connaît pour chaque lignée considérée la valeur asymptotique $G_f = a_\infty$ (au moins en principe); les seuls paramètres ajustables sont donc $G_i = a(0)$, b et τ . Pour $a^*(t)$ on connaît de plus $G_i = a^*(0) = 1$ et il ne reste à ajuster que b et τ .

Pour calculer les valeurs de ces paramètres dans les différents cas nous avons comparé l'expression (3) aux données expérimentales transcrites en termes de $a(t)$ et $a^*(t)$ en utilisant la méthode des moindres carrés. Du point de vue strictement numérique, et compte tenu à la fois des indéterminations expérimentales sur les valeurs relevées et des faibles variations de a pour les temps longs, les points les plus pertinents sont ceux correspondants aux temps courts. La précision de leur évaluation est médiocre du fait que des triplets relativement différents ne sont parfois séparés que par des valeurs de « fits » assez proches. De ce fait, même si nous fournissons à titre indicatif des résultats numériques légèrement plus précis, les valeurs sur les temps τ ne conservent de sens qu'à la minute près environ; celles sur b que à 10 % près et celles sur les grandeurs initiales (pour $a(t)$ exclusivement) que à 0.05 près environ. Ces résultats sont portés sur le tableau 4-1. Les temps sont évalués en minutes.

4.2.3. Ce tableau appelle des commentaires qui peuvent se révéler théoriquement importants pour les rapports entre le modèle et les processus, voire pour l'interprétation de ces processus eux-mêmes :

i) Tout d'abord il est tout à fait remarquable que les valeurs initiales des lignées se différenciant directement à partir de la lignée germinale (à savoir [AB], [C] et [D] qui se différencient de $[P_1]$, $[P_3]$, $[P_4]$, respectivement, soient pratiquement toutes nulles et que simultanément les valeurs correspondantes du paramètre b soient toutes proches de -1 . Pour ces lignées les sources des distinctions dans les rythmes de développement (associés à la dynamique D) sont donc à trouver essentiellement dans les différences de valeur du temps caractéristique τ .

ii) En ce qui concerne les lignées qui ne se différencient que secondairement de la lignée germinale ([E] et [MSt] se séparant de $[P_2]$ en passant par la détermination intermédiaire [EMSt]), elles semblent contrevenir à la règle précédente (on a $a(0) \neq 0$ et $b \neq -1$). Néanmoins une propriété très intéressante et peut-être très significative se révèle à une analyse un peu plus approfondie.

Appelons [E'] et [MSt'] les suites virtuelles (hypothétiques) qui seraient issues par simple division (non accompagnée de différenciation) de [EMSt]. Dans cette représentation supposée la différenciation se produit donc directement, pour [EMSt], à partir de la lignée germinale (avec $[P_2]$) et les différenciations [E]/[MSt] sont donc escamotées comme telles au profit de simples divisions de la lignée [E]/[MSt]. Dans ces conditions l'origine des temps pour le $a(t)$ correspondant est modifiée en même temps que se trouvent décalés d'une unité les indices de bifurcation (de la dynamique) associées aux divi-

Tableau 4.

4-1) Valeurs des paramètres ajustables intervenant dans l'expression (3) de la variation temporelle du paramètre de contrôle de la dynamique selon les différentes lignées cellulaires et pour la suite de leurs différenciations.

4-2) Résultats des mêmes calculs dans le cas des suites virtuelles [E'] et [MSt'] (origine des temps prise à la séparation [EMSt]/ $[P_2]$ et indices de bifurcations décalés d'une unité).

4-1)		$a(0)$	τ	b
W				
	[AB]	0.00	7.09	-1.06
	[C]	0.00	17.86	-1.19
	[D]	0.00	27.99	-1.01
	[E]	0.64	28.45	-0.08
	[MSt]	0.59	16.74	0.88
	DIFF		6.12	-8.23

4-2)		$a(0)$	τ	b
W				
	[E']	0.00	10.69	-1.22
	[MSt']	0.00	10.91	-1.30

sions. Les variations du paramètre de contrôle (que nous noterons dans ce cas $a'(t)$) sont donc quantitativement modifiées.

L'évaluation des paramètres numériques de la cinétique correspondant à cette situation conduit au tableau 4-2. Il est alors tout à fait notable de constater d'abord que ces paramètres sont très proches pour les deux « lignées » (résultat dû au poids, dans leur détermination, des temps courts pour lesquels, en effet, la synchronisation est marquée) — ce qui indique qu'il ne serait pas aberrant de les considérer comme les suites d'une seule et même lignée ([EMSt] en l'occurrence) — et ensuite que ces valeurs soient telles que $a'(0)=0$ et $b \simeq -1$ comme pour les autres lignées considérées (à différenciation directe de la lignée germinale). Ce fait tendrait à indiquer que la distinction entre [E] et [MSt] à partir de [EMSt] s'apparente formellement (du point de vue de la dynamique et de sa cinétique) plus à une simple division de [EMSt] qu'à une différenciation entre deux lignées distinctes, ou au moins, que nous pouvons envisager une simultanéité et un télescopage des deux phénomènes. C'est là une des questions pertinentes que la modélisation permet de poser aux spécialistes de l'embryogenèse de C.e.

L'ensemble de ces considérations renforce, selon nous, à la fois la portée du modèle dynamique, celle des représentations de sa cinétique et notre interprétation en ces termes du processus d'embryogenèse de C.e. L'étude des effets sur la cinétique de la dynamique, des variations apportées par les diverses mutations va aussi dans ce sens.

4.2.4. Les valeurs des coefficients cinétiques ajustables (dans la mesure où l'on admet que les fonctions représentant ces variations demeurent inchangées; bien évidemment cette hypothèse simplificatrice n'est pas assurée et demanderait pour être vérifiée une analyse plus approfondie) sont reportées, pour chaque lignée et chaque gène mutant considéré, dans les tableaux 5⁴. Le tableau « Diff. » concerne les différenciations. Sont absents les tableaux associés aux lignées [D] et [E] : l'insuffisance des données disponibles (nombre de bifurcations observées) interdit en effet de caractériser univoquement les triplets de paramètres (G_i , τ , b). Pour la même raison, les modifications associées à emb-6 n'ont pu être portées lorsque celles-ci étaient si importantes qu'elles ne laissaient plus de données disponibles pour le calcul (du fait de la mort de l'animal avant des divisions ultérieures).

Ces tableaux permettent quelques remarques.

i) Tout d'abord, concernant les différenciations (Diff), on constate que les valeurs de b et sont toutes plus ou moins modifiées (et de façons différentes entre elles) par l'effet des mutations. Néanmoins une régularité apparaît : il existe une fonction reliant biunivoquement ces paramètres cinétiques, qui se met par exemple sous la forme $b(\tau)$. Cette propriété trouve son origine dans le fait que la première détermination ([AB]/[P₁]), qui est caractérisée par la valeur a_1^* du paramètre de contrôle, se situe toujours au même moment ($t_1 = 36$ minutes), quelle que soit la mutation considérée. Il s'agit là d'une invariance propre au système qui peut d'ailleurs servir à caractériser l'espèce C.e. par delà les variabilités individuelles introduites par les mutations (il pourrait d'ailleurs être intéressant de rechercher si on trouve ce même genre d'invariance dans des espèces proches de C.e.; c'est là une autre question que l'on peut poser aux spécialistes à partir de l'analyse de la dynamique).

ii) Au niveau des lignées cellulaires, en revanche, on ne relève pas ce type de régularité. Toutefois on peut remarquer que dans le cas des lignées [AB] et [C], le plus souvent les mutations ne modifient pas (ou modifient peu) les valeurs initiales (=0) du paramètre de contrôle (seul [AB]₅₋₇ fait exception, mais la précision du « fit » correspondant au jeu de paramètres obtenu en posant *a priori* $a_i = 0$ – valeurs entre parenthèses dans le tableau –, reste dans ce cas peu différente de celle correspondant au meilleur accord).

On note par ailleurs que, contrairement au cas de [MS_t] qui voit ces valeurs initiales fortement varier selon la nature des gènes mutants, les lignées

4. L'identité des gènes est indiquée par l'indice dont sont affectés les noms des lignées : 2, 3, 4, 6, 7, pour emb-2, -3, -4, -6, -7, et 51, 57 pour les allèles emb-5 (hc61) et (hc67) respectivement. L'indice w indique le développement normal, rappelé pour comparaison.

Tableau 5. Effet des gènes mutants sur les paramètres de la cinétique associée à la dynamique pour les différentes lignées (et séquences virtuelles) ainsi que pour la suite de leurs différenciations.

	$a(0)$	τ	b		$a(0)$	τ	b
[AB]: W	0.00	7.09	-1.06	[E]: W	0.00	10.69	-1.22
2	0.00	6.71	-0.27	2	0.00	22.98	-7.59
3	0.00	7.09	-1.06	3	0.00	10.80	-1.26
4	0.00	8.80	-1.49	4	0.00	13.64	-1.36
5-1	0.00	8.20	-1.64	5-1	0.00	16.59	-3.43
5-7	0.32	7	-1.18	5-7	0.00	13.83	-3.97
		(7.56)	(-2.45)				
6	0.00	11.73	-2.39	6			
7	0.00	7.09	-1.06	7	0.00	11.09	-1.70
[C]: W	0.00	17.86	-1.19	[MS _t]: W	0.00	10.91	-1.30
2	0.08		-1.28	2	0.00	21.84	-7.04
3	0.07		-0.57	3	0.00	10.91	-1.30
4	0.01		-6.30	4	0.00	13.94	-1.45
5-1	0.02		-4.17	5-1	0.00	16.44	-3.37
5-7	0.03		-0.28	5-7	0.00	13.60	-3.85
6				6			
7	0.03	32.05	-5.00	7	0.00	11.26	-1.77
[MS _t]: W	0.59	16.74	0.88	DIFF: W		6.12	-8.23
2	0.00	25.65	-2.88	2		7.65	-8.07
3	0.59	14.21	1.36	3		5.97	-8.24
4	0.07	22.90	-2.92	4		7.27	-8.12
5-1	0.57	15.90	1.38	5-1		7.19	-8.13
5-7	0.62	12.97	2.05	5-7		5.59	-8.26
6				6		11.92	-7.00
7	0.52	20.70	-0.92	7		6.62	-8.19

virtuelles considérées plus haut, [E'] et [MS_t'], conservent dans tous les cas une valeur initiale nulle du paramètre de contrôle. De plus les couples de valeurs de leurs paramètres cinétiques demeurent très proches pour une même mutation, bien que ces valeurs puissent être très différentes d'une mutation à l'autre. Ce qui tendrait à renforcer le point de vue selon lequel on pourrait considérer ces deux séquences comme l'expression (en termes de suite de divisions) d'une seule lignée dont la souche serait [EMSt].

4.3. Dynamique et processus biologiques

Avant d'en venir à la conclusion on ne peut manquer de poser la délicate question de savoir si l'expression et les opérations formelles de la dynamique trouvent ou non un corrélat effectif dans la réalité biologique : à quoi peuvent correspondre l'itération, la variation du paramètre de contrôle (et ce dans les deux zones, périodique et chaotique, celle des différenciations et celle des multiplications cellulaires), le couplage entre ces zones (entre a et a^*)?

Quant à la nature du « moteur » des itérations elles-mêmes l'hypothèse la plus simple et la plus plausible consiste sans doute à l'associer à une suite de cycles métaboliques cellulaires (échanges ioniques, transferts énergétiques, etc.) rythmés par une horloge biologique interne (cf. Robert, 1989). L'effet de cette suite pourrait être de conduire à un stockage d'énergie et un accroissement d'« information » (au sens de modifications d'agencements spatiaux, par exemple). La transformation interne correspondant à la variation du paramètre de contrôle mobiliserait ces « réserves » après avoir été déclenchée par le plus ou moins brusque affaiblissement des flux (conçus comme dépendants du taux de variation que nous avons discuté plus haut). Au delà des maturations internes, les manifestations les plus sensibles de ces libérations d'énergie et de ces transferts d'information seraient à trouver, précisément dans les divisions et différenciations qu'elles rendraient finalement possibles.

Notons qu'en ce qui concerne la division cellulaire le niveau d'intégration pertinent (l'horloge interne de référence, correspondant aux variations de paramètre) qui coordonne et synchronise les horloges internes des cellules (correspondant aux suites d'itérations) est celui de l'organe ou du tissu c'est-à-dire celui d'une population cellulaire donnée, déterminée dans sa destination; l'unité régulatrice est associée à l'existence de cellules mères des cellules qui se sont multipliées pour participer à la formation de l'organe. Pour la différenciation il faut considérer que le niveau d'intégration pertinent est celui de l'organisme et que c'est à ce niveau que se situe l'horloge interne de référence pour les horloges associées aux lignées issues de déterminations successives; l'unité est associée cette fois à l'existence originaire de l'œuf fécondé totipotent.

5. Conclusion

5.1. Notre modélisation et notre façon d'opérer dans le cadre qu'elle présente sont assez rudimentaires; elles ne prétendent en rien restituer l'exactitude et encore moins la phénoménalité des divisions et différenciations cellulaires effectives; elles se contentent d'illustrer la possibilité de représenter une telle dynamique et les couplages qui peuvent l'animer et la réguler, en respectant les critères définis au départ.

A ces considérations et résultats ajoutons une remarque qui peut avoir son intérêt pour un approfondissement ultérieur : dans les deux zones (structurelles et fonctionnelles) que nous avons définies les valeurs des paramètres évoluent tendanciellement vers l'attracteur fractal situé à a_{∞} . Cet attracteur correspond à un confinement dans un sous-ensemble du segment initial. On

peut associer ce confinement à l'individualité de l'organisme en fonctionnement (vivant), d'une part à partir de l'ensemble de ce qu'étaient ses potentialités fonctionnelles initiales, désormais restreintes mais effectives, et d'autre part de ses organisations structurelles désormais déployées à partir de la cellule initiale et de la suite de ses divisions. La dimension fractale de cet attracteur pourra alors être interprétée comme une condition et un indice de la réalisation de l'articulation entre structure et fonction (c'est-à-dire du fonctionnement lui-même), un peu à l'image de la fractalité géométrique (spatiale) associée à des organes assurant des fonctions physiologiques vitales dans l'organisme et caractérisant des niveaux d'organisation biologiques (Bailly *et al.*, 1988 a).

D'un point de vue plus général, il est important de souligner que notre approche conduit à considérer *une règle et une seule* gouvernant le développement : celle qu'exprime l'application logistique discrète, que nous utilisons un grand nombre de fois mais sans en modifier la nature de loi générale. Toute la variabilité est contenue dans l'éventail des valeurs du paramètre de contrôle et surtout dans la possible diversité de ses modes de variation qui peuvent dépendre de facteurs internes comme de facteurs externes. D'un point de vue conceptuel et gnoséologique, cette unicité régulatrice et cette multiplicité des manifestations effectives sont satisfaisantes : elles correspondent aux critères que nous avons explicités et que nous cherchons à respecter pour construire une modélisation de ce type de processus biologique. Il serait plus difficile de comprendre, en effet, qu'il ait à mobiliser et à répondre à une trop grande variété de lois, dans la mesure où, pour une part essentielle, on renvoie la dynamique de ces processus à un patrimoine génétique programmé. Or, d'un point de vue ontogénétique, toutes les cellules d'un organisme détiennent le même patrimoine génétique dont l'expression différentielle n'est affaire que d'activation et de répression. D'autre part, d'un point de vue phylogénétique cette fois, on conçoit qu'une théorie unitaire de l'évolution des espèces fasse plus intervenir une variabilité de paramètre (à valeur adaptative) qu'un changement de loi constitutive (dont l'invariance peut être considérée comme garante et indice d'appartenance à un unique processus évolutif pour toutes les espèces quelle que soit la branche à laquelle elles appartiennent).

5.2. Plus concrètement, en vue de tester l'intérêt opératoire et explicatif de ce genre de modèle dans des cas effectifs d'embryogenèse réelle nous avons tenté de rendre compte dans le cadre de cette dynamique de certains traits du développement embryogénétique de *Caenorhabditis elegans* et nous pensons avoir montré qu'en effet une telle dynamique permettait de décrire et de proposer des éléments d'interprétation des données empiriques.

Nous avons pu décrire aussi, dans les mêmes termes, les effets de perturbations des rythmes temporels introduits par l'apparition de gènes mutants en caractérisant l'action de chaque gène par des modifications des valeurs des coefficients cinétiques attachés aux paramètres de contrôle des dynamiques concernées.

Ainsi il a été possible de traduire dans les termes d'une dynamique abstraite des éléments essentiels d'un processus biologique complexe et de tirer des propriétés de cette dynamique des indications relatives à la nature (formelle certes mais aussi, dans une certaine mesure, matérielle) de ces processus. Il a même été possible, comme en témoigne la discussion relative aux lignées [E], [MSt] par rapport à une lignée hypothétique virtuelle directement issue de [EMSt], de poser à partir des résultats purement théoriques de la dynamique et de sa cinétique des questions biologiquement pertinentes quant aux processus réels engagés ou quant à l'interprétation que l'on peut en proposer. Rappelons pourtant qu'il ne s'est agi ici que de discuter un support à modélisation d'une embryogenèse réduite à ses deux caractéristiques de différenciation de lignées cellulaires et de prolifération des cellules. Comme nous l'avons signalé dès le début tous les aspects associés aux migrations, positions respectives, productions protéiniques des cellules sont absents de cette représentation qui reste donc très incomplète.

5.3. Par delà l'ajustement aux résultats d'observations, ces considérations formelles et les conclusions conceptuelles auxquelles elles conduisent semblent s'accorder avec certaines approches théoriques récentes de la biologie du développement (Chandebois, 1989; Robert, 1989). En effet, ces études soulignent l'importance dans le développement des boucles récursives d'interaction en général: par exemple, via les réactions enzymatiques, entre information génétique et conditions physico-chimiques créées par le cytoplasme fondamental ou dans les rapports interactifs entre soma et germen ou encore dans la mise en place et le fonctionnement des horloges internes. Elles soulignent de même, par l'intermédiaire de discussions sur le rendement différentiel des gènes les rapports entre détermination tissulaire et divisions cellulaires en des termes très faciles à interpréter dans le cadre du modèle que nous analysons (seuils de différenciation, restrictions des potentialités par différenciations successives, réversibilité et irréversibilité des déterminations, etc.). Il serait trop long de discuter ici en détail les correspondances nombreuses que l'on peut ainsi établir ou retrouver entre la dynamique formelle que nous venons de présenter et les conclusions théoriques auxquelles ces recherches ont pu aboutir. L'important est que ces correspondances semblent exister en profondeur et puissent être mises en évidence.

On peut donc espérer étendre à d'autres phénomènes biologiques présentant des caractères formels semblables l'utilisation de cette dynamique. Cette démarche peut se révéler féconde en ce qu'elle incite ensuite à rechercher la nature biologique concrète d'éventuels phénomènes pouvant correspondre à certains aspects du modèle lui-même (récursivité, quadraticité, invariances et variabilités, etc.). C'est dans cet esprit que nous avons débuté, à un niveau d'organisation très différent, des recherches relatives à la dynamique évolutive des espèces.

Références

- F. BAILLY, F. GAILL, R. MOSSERI, Fonctions biologiques, niveaux d'organisation et dimensions fractales, *Rev. Int. Syst.*, 2, 1988 a, p. 295.
- F. BAILLY, F. GAILL, R. MOSSERI, Morphogenèse et croissance biologique: un modèle dynamique simple pour le poumon, *Sém. Bio. Th.*, Solignac, 1988 b (à paraître).
- F. BAILLY, F. GAILL, R. MOSSERI, Modèle dynamique et embryogenèse, Actes du Congrès Européen de Systémique, Lausanne, 1989, AFCET 1989.
- P. BERGE, Y. POMEAU, Ch. VIDAL, L'ordre dans le chaos, Hermann, 1984.
- R. CHANDEBOIS, Le gène et la forme, *Espace* 34, 1989.
- J.-P. CHANGEUX, L'homme neuronal, Fayard, 1983.
- P. COLLET, J. ECKMANN, Iterated maps on the interval as dynamical systems, Birkhäuser, 1980.
- G. von EHRENSTEIN, E. SCHIERENBERG, Cell lineages and development of *Caenorhabditis elegans* and other nematodes, in: *Nematodes and biological models*, Vol. 1, Acad. Press, 1980.
- M. J. FEIBENBAUM, Quantitative universality for a class of non linear transformations, *J. Stat. Phys.*, 19, 1978, p. 25.
- M. J. FEIGENBAUM, Presentation functions, fixed points and a theory of scaling functions dynamics, *J. Stat. Phys.*, 52, 1988, p. 527.
- F. FOGELMAN-SOULIE, Réseaux d'automates et morphogenèse, in: *L'Autoorganisation*, Seuil, 1983.
- I. GOMUWSKI, C. MIRA, Recurrences and discrete dynamic systems, *Lect. Notes in Math.*, 809, 1980.
- H. HAKEN, *Synergetics*, Springer Verlag, 1977.
- K. P. HARIKRISHNAN, V. M. NANDAKUMARAN, Universal behaviour in a "modulated" logistic map, *Phys. Lett. A*, 125, 1987, p. 465.
- P. C. HOHENBERG, B. I. HALPERIN, Theory of dynamic critical phenomena, *Rev. Mod. Phys.*, 49, 1977, p. 435.
- M. V. JAKOBSON, Absolutely continuous invariant measures for one-parameter families of one-dimensional maps, *Comm. Math. Phys.*, 81, 1981, p. 39.

- R. KAPRAL, P. MANDEL, Bifurcation structure of the non autonomous quadratic map, *Phys. Rev. A*, 32, 1985, p. 1076.
- B. MANDELBROT, The fractal geometry of nature, W. H. Freeman, 1982.
- R. MAY, *Nature*, 261, 1976, p. 459.
- R. MAY, Chaos and the dynamics of biological populations, *Proc. R. Soc. Lond. A* 413, 1987, p. 27.
- N. METROPOLIS, M. L. STEIN, P. R. STEIN, On finite limit sets for transformations on the unit interval, *Journ. Combin. Theory*, 15, n° 1, 1973.
- G. NICOLIS, Dissipative systems, *Rev. Prog. Phys.*, 49, 1986, p. 873.
- I. PRIGOGINE, I. STENGERS, Entre le temps et l'éternité, Fayard, 1988.
- L. ROBERT, Les horloges biologiques, Flammarion, 1989.
- D. RUELE, Application conservant une mesure absolument continue par rapport à dx sur $[0, 1]$, *Comm. Math. Phys.*, 55, 1977, p. 47.
- H. G. SCHUSTER, Deterministic chaos, VCH 1988.
- R. THOM, Esquisse d'une sémiophysique, Interéditions, 1988.
- F. VARELA, Autonomie et connaissance, Seuil 1989.
- G. WEISBUCH, Networks of automata and biological organization, *J. Theo. Bio.*, 121, 1986, p. 255.
- L. WOLPERT, J. LEWIS, Towards a theory of development, *Feder. Proc.*, 34, 1975, p. 14.

APPENDICE

Reprenons les notations utilisées pour la relation (2') en termes d'opérateurs X et Y en considérant la fonction de renormalisation $g(x)$ de Feigenbaum (1978, 1988) (à la valeur $a = a_\infty$ et pour un endomorphisme de $[-1, +1]$, équivalent, moyennant une transformation simple, à la dynamique D). On a alors l'ensemble des relations suivantes :

$$\begin{aligned} Y^2 X(x) &= XY(x) \\ X(0) &= 0, \quad Y(0) = 1, \quad Y(1) = X(1) = -1/\alpha \\ Y^2(0) &= X^k Y(0) = X^k(1) = (-1/\alpha)^k, \quad Y^{2^k}(0) = XY^k(0) \end{aligned} \quad (\text{A.1})$$

Avec ces notations et en prenant comme origine le point $x_0 = 0$, le p -ième itéré x_p de la dynamique considérée ici s'écrit :

$$x_p = Y^p(0).$$

Compte tenu des relations (A.1) il est possible d'exprimer x_p en ne faisant apparaître que des puissances 1 de Y (expression réduite). Pour ce faire exprimons p comme somme de puissances de 2 soit :

$$p = \sum_{j=1}^m 2^{b_j} \quad \text{avec} \quad b_{j+1} > b_j.$$

On aura alors, symboliquement⁵ :

$$x_p = x_p^* Y(0) = X^{b_1} \left[\prod_{j=1}^{m-1} YX^{b_{j+1}-b_j} \right] Y(0) \quad (\text{A.2})$$

où l'opérateur x_p^* a une expression évidente (l'opérateur qui précède $Y(0)$ dans la formule précédente).

Considérons maintenant la construction des sous-segments à partir du segment initial.

Après la $(k+1)$ -ième étape de la construction cantorienne de l'attracteur ($k > 0$) il y a 2^k sous-segments distincts dont les extrémités sont x_p et x_{p+2^k} ($1 \leq p \leq 2^k$) et de longueur $l_{p,k} = \pm (x_p - x_{p+2^k})$ (le signe devant cette expression dépend de la valeur de p ; nous ne le discuterons pas ici). A l'étape suivante (la $(k+2)$ -ième) ce sous segment se subdivise en deux, le premier de longueur $l_{p,k+1}$ a pour extrémités x_p et x_{p+2^k} et le second de longueur $l_{p+2^k,k+1}$ a pour extrémités x_{p+2^k} et $x_{p+2^k+2^{k+1}}$. On a donc :

$$l_{p,k+1} = \pm (x_p - x_{p+2^k}) \quad \text{et} \quad l_{p+2^k,k+1} = \pm (x_{p+2^k+2^{k+1}} - x_{p+2^k}).$$

Comme d'après (A.2) on a :

$$x_{p+2^k} = x_p^* YX^{k-b_m} Y(0) \quad \text{et} \quad x_{p+2^k+2^{k+1}} = x_p^* YX^{k-b_m} YXY(0)$$

il en résulte les expressions (I est l'opérateur identité) :

$$\begin{aligned} l_{p,k} &= \pm x_p^* (I - YX^{k-b_m}) Y(0); \quad l_{p,k+1} = \pm x_p^* (I - YX^{k+1-b_m}) Y(0) \\ l_{p+2^k,k+1} &= \pm x_p^* YX^{k-b_m} (YX - I) Y(0) = \pm x_{p+2^k}^* (YX - I) Y(0). \end{aligned}$$

Remarquons que dans le cas limite où $k = b_m$ (c'est-à-dire $p = 2^k$) et compte tenu de la relation (2') du texte, on a la forme particulière :

$$l_{2^k,k} = \pm X^k (I - X) Y(0)$$

et comme $2^k + 2^k = 2^{k+1}$ un des deux segments issus de celui-ci (celui correspondant à l_{p+2^k}) présentera la même forme (qui s'avère donc héréditaire) en changeant simplement k en $k+1$.

Si maintenant on convient de caractériser chaque lignée cellulaire du développement embryonnaire de C.E. par la longueur du sous-segment qui lui correspond dans la dynamique, il en résulte des correspondances qui établissent en quelque sorte « l'identité » dans la dynamique de ces lignées cellulaires

5. Rappelons que bien évidemment les opérateurs X et Y (et x_p^* , qui s'en déduit) ne sont pas commutatifs et que donc l'ordre de leur apparition dans une formule revêt une importance déterminante. C'est pourquoi il faut préciser que le signe de produit symbolique, \prod , est à lire comme ordonnant de gauche à droite les valeurs de j du plus petit au plus grand.

et l'on aura ainsi, pour les six lignées finales :

$$[AB] \rightarrow 1_{1,1} = (I - YX) Y (0)$$

$$[C] \rightarrow 1_{4,3} = X^2 (I - YX) Y (0)$$

$$[E] \rightarrow 1_{6,3} = XYX (I - YX) Y (0)$$

$$[MSt] \rightarrow 1_{2,3} = -X (I - YX^2) Y (0)$$

$$[P_4] \rightarrow 1_{16,4} = X^4 (I - X) Y (0)$$

$$[D] \rightarrow 1_{8,4} = -X^3 (I - YX) Y (0)$$

la situation initiale correspond à $[P_0] \rightarrow 1_{1,0} = (I - X) Y (0)$ et les situations intermédiaires : $[P_1]$, $[P_2]$, $[EMSt]$, $[P_3]$ respectivement à $1_{2,1}$, $1_{4,2}$, $1_{2,2}$, $1_{8,3}$.

Pour dégager quelques régularités, notamment en ce qui concerne les compatibilités entre lignées dans la constitution tissulaire, écrivons chaque « identité » sous la forme générique $f(X, Y) Y (0) = h(X, Y) (I - YX^q) Y (0)$; on peut alors faire les remarques suivantes :

L'indépendance de f par rapport à Y (symboliquement $\partial f / \partial Y = 0$) est caractéristique de la lignée (clonale pour les gonades) germinale $[P]$. En revanche si h dépend à la fois de X et de Y on caractérise la lignée (clonale pour l'intestin) $[E]$. Si $\partial h / \partial Y = 0$, c'est-à-dire si h ne dépend que de X , c'est la parité de la fonction qui semble pertinente dans l'établissement des « parentés » associées aux compatibilités; ainsi $h(-X) = h(X)$ (fonction paire) correspondrait à la parenté entre les lignées $[AB]$ et $[C]$ de même que $h(-X) = -h(X)$ (fonction impaire) correspondrait à la parenté entre les lignées $[MSt]$ et $[D]$ dont on a déjà fait mention dans le texte.

Remarquons enfin que si l'on prenait en considération la représentation qui fait intervenir les suites virtuelles $[E']$ et $[MSt']$, c'est-à-dire si les souches déterminées se limitaient à $[AB]$, $[EMSt]$, $[C]$ et $[D]$ (cf. dans le texte la discussion de la cinétique, au paragraphe 3.3), la suite des identités de ces souches présenterait alors une régularité évidente :

$$[AB]: (I - YX) Y (0); [EMSt]: -X (I - YX) Y (0);$$

$$[C]: X^2 (I - YX) Y (0); [D]: -X^3 (I - YX) Y (0),$$

la souche germinale $[P_4]$ conservant sa formule : $X^4 (I - X) Y (0)$.

INFORMATION, PROFESSIONNALISME ET MANAGEMENT

N. ALTER

Conservatoire National des Arts et Métiers¹

Résumé

Les entreprises contemporaines se caractérisent par la « logique informationnelle » : une succession cohérente d'éléments les conduisant à consommer et à produire de l'information. Cette mutation s'accompagne d'une transformation du système social : de nouveaux professionnels font de l'information une stratégie d'innovation qui bouscule les règles, procédures ou idéologies développées par le management. Le conflit permanent entre ces deux acteurs conduit au désordre, à un déficit de régulation sociale.

Abstract

Today-enterprises are characterised by the "information logics" an organised serie of events leading them to use and produce informations. This change goes with a social system transformation : "New Professionals" have an innovation strategy-built upon information as opposed to usually management developed rules, procedures and ideologies. The permanent conflict between these two actors generates disorder and a lack of social regulation.

Certaines entreprises demeurent arc-boutées sur l'ordre industriel. D'autres, pour produire et pour vendre, doivent consommer de plus en plus d'informations, de savoirs et de signes, de moins en moins de matière et de force. Les contraintes d'innovation y prennent le pas sur les contraintes de production.

Ce déplacement des contraintes ne permet pas de gérer les organisations de manière rationnelle. Une dilution des règles et des procédures, des jeux d'acteurs complexes, transitoires et innovants amènent au dépassement des cercles vicieux des systèmes bureaucratiques. Mais le management participatif ne se substitue pourtant pas à l'organisation antérieure. Il s'use sur les

1. 292, rue Saint-Martin, 75141 Paris Cedex 03.