

570.15195
C7141b
1986

45

Biomathématiques

Cahiers
de l'ACFAS
1986



LES CAHIERS DE L'ACFAS

No 45

Biomathématiques

- Responsable: Roger V. Jean
Professeur de mathématiques
Université du Québec à Rimouski
- Édition: L'Association canadienne-française
pour l'avancement des sciences
2730, chemin de la Côte Sainte-Catherine
Montréal H3T 1B7 (342-1411)
- Distribution: Les Presses de l'Université du Québec
C.P. 250, Sillery, Québec G1T 2R1
Commandes sans frais téléphoniques:
1-800-463-4799

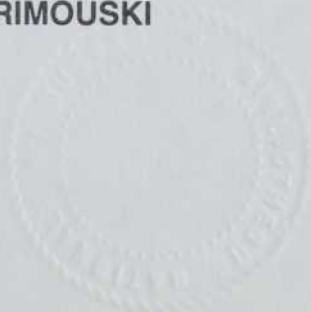
© 1986 Association canadienne-française pour l'avancement des sciences
Dépôt légal, 2^{ème} trimestre 1986
Bibliothèque nationale du Québec
Bibliothèque nationale du Canada
ISBN: 2-89245-048-9

D8601613

BIOMATHÉMATIQUES

ACTES DU COLLOQUE
DE BIOMATHÉMATIQUES,
TENU LORS DU 53^e CONGRÈS DE L'ACFAS
À CHICOUTIMI LE 21 MAI 1985

TEXTES PUBLIÉS SOUS LA DIRECTION DE
ROGER V. JEAN,
UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI





Bibliothèque Nationale du Québec

QH
323.5
C65
1986

AVANT-PROPOS

Voici les Comptes Rendus du Colloque de Biomathématiques tenu au Québec en mai 1985. Avec le Cahier de l'ACFAS #26, ils sont surtout conçus pour manifester les facettes de la recherche en biomathématiques au Québec et souligner l'effort qui consiste à utiliser l'approche mathématique au sens large pour mieux cerner le phénomène biomédical. Encore cette année les sujets sont variés. Les deux premiers des huit chapitres proviennent des deux conférenciers invités soit du Dr Raymond Leblanc du Département de Mathématiques et d'Informatique de l'Université du Québec à Trois-Rivières, et du Dr Walter Zingg, directeur de l'Institut de Génie Biomédical de l'Université de Toronto.

Dans le **Chapitre Premier** l'auteur utilise des méthodes probabilistes pour traiter le problème de la mathématisation de la dynamique du processus de germination des spores bactériennes.

Le **Chapitre II** nous invite à participer à l'effort visant à raffiner un modèle thermodynamique concernant les problèmes engendrés par le contact entre le sang et les biomatériaux utilisés dans les prothèses vasculaires.

Le **Chapitre III** démontre l'intérêt de l'utilisation de la régression linéaire simultanée pour mieux gérer les ressources forestières.

Le **Chapitre IV** nous met en garde contre les pièges de l'utilisation de l'inférence statistique et de logiciels statistiques dans les domaines de la recherche clinique et expérimentale, et en particulier de la recherche en physiologie cardiaque.

Le **Chapitre V** propose une étude du muscle cardiaque où les fibres de Purkinje, considérées comme des oscillateurs biologiques, sont soumis à des perturbations.

Le **Chapitre VI** nous propose une application du micro-ordinateur dans des expériences de rééducation neuro-musculaire, à partir de l'électromyogramme.

Le **Chapitre VII** sur la morphologie végétale, résume une comparaison effectuée entre les observations disponibles et les prédictions, d'un modèle mathématique de l'auteur, sur les fréquences relatives d'apparition des différents patterns spirales à la surface des plantes et dans les bourgeons.

Par delà la description des formes des bourgeons à l'aide de la géométrie projective,

de l'analyse numérique et de l'ordinateur, le **Chapitre VIII** s'attaque au difficile problème de formuler mathématiquement des principes générateurs de ces formes.

Le lecteur pourra se faire rapidement une idée plus précise du contenu de chaque chapitre en consultant l'**Annexe I** où les résumés du colloque de mai 1985 sont réunis. L'**Annexe II** propose, en particulier, un ouvrage de didactique de la biomathématiques à paraître chez Gaëtan Morin Editeur. On trouvera en **Annexe III** le programme du Colloque spécialisé de Biomathématiques en mai 1986 à l'Université de Montréal, sur les problèmes de la morphogénèse des patterns végétaux. L'**Annexe IV** propose le programme et les résumés des communications au Symposium de Biomathématiques de juillet 1985 à l'Université de Berkeley, ainsi qu'une présentation des conférenciers sous forme d'un résumé de leurs contributions antérieures. On trouvera en **Annexe V** des extraits du Premier Newsletter de la Société Canadienne de Biologie Théorique.

Nous désirons rendre hommage à monsieur Pierre Delattre du Département de Biologie du Commissariat à l'Energie Atomique de Saclay, France. Nous avons appris son

décès survenu le 26 septembre dernier, pendant une session spécialisée de la Société Française de Biologie Théorique où il nous avait invité à titre de conférencier. Nous savons que le rôle qu'il a joué dans le processus de fondation de cette Société au sein de laquelle il fut très actif, a été déterminant pour l'existence même de la Société. Nous avons eu l'honneur de bénéficier de son apport sous forme d'une Préface pour l'ouvrage de didactique signalé en Annexe II.

Nous désirons remercier le Service des Publications de l'ACFAS pour avoir rendu possible la réalisation de ce Cahier; ainsi que madame Jocelyne Desgagnés pour son brillant travail de mise en page.

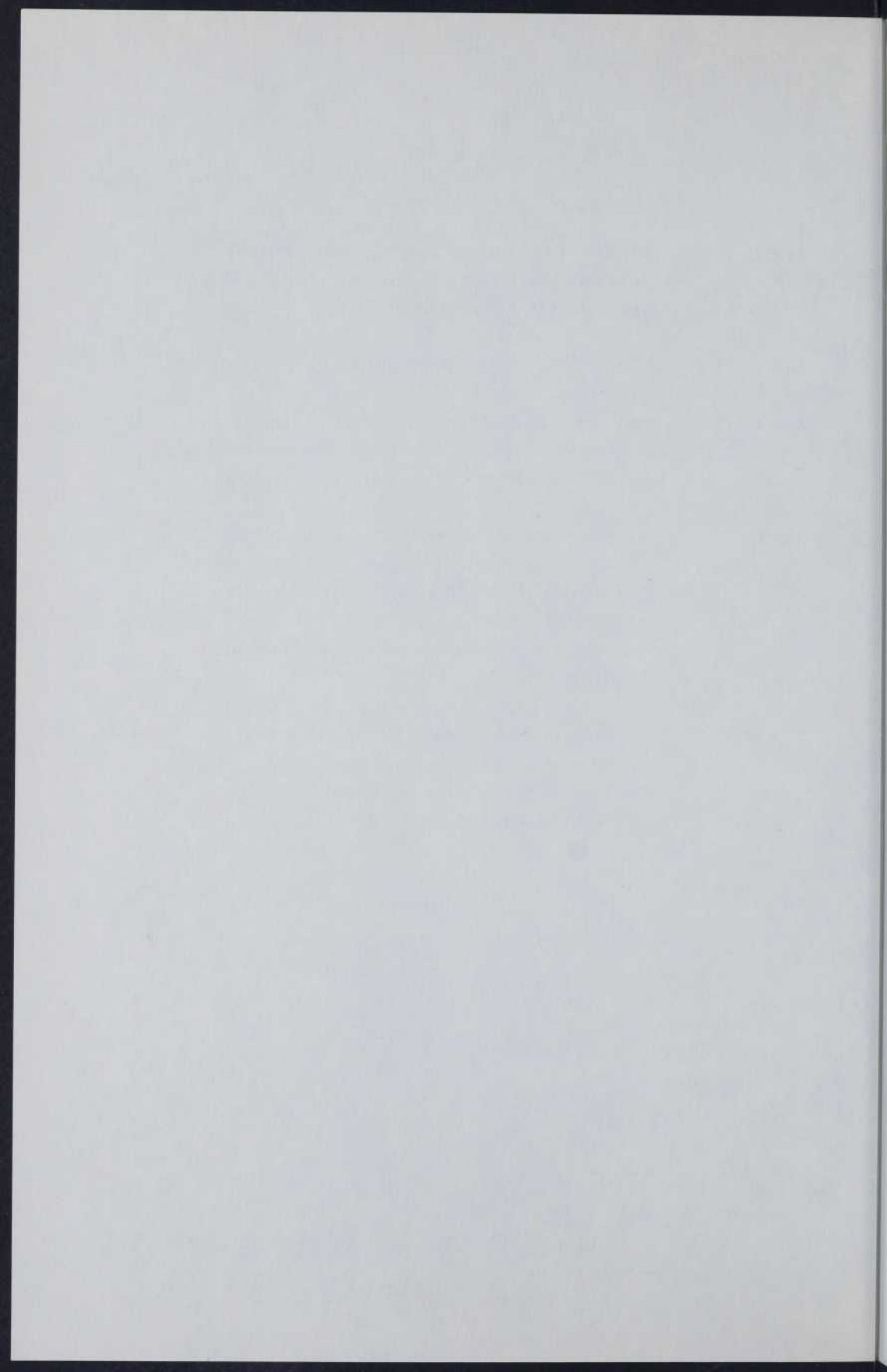
Roger V. Jean

Novembre 1985

CONTENU		Page
AVANT-PROPOS		1
CONTENU		5
CHAPITRE PREMIER	Modèle Probabiliste pour la Germination des Spores Dr Raymond Leblanc Département de Mathématiques et d'Informatique, Université du Québec à Trois-Rivières	9
CHAPITRE II	Un Modèle Thermodynamique pour Etudes Biologiques Dr Walter Zingg, D.R. Absolom et A.W. Neumann Institut de Génie Biomédical, Université de Toronto	17
CHAPITRE III	Biomasse Forestière : Prédiction Linéaire Simultanée Jacques Bélanger Faculté de Foresterie et de Géodésie, Université Laval	33
CHAPITRE IV	La Recherche Scientifique par Approche Inférentielle : un Jeu du Hasard ou le Hasard est Souvent l'Objet de Pressions Jean Bernier, Jacques Rouleau Centre de Recherches, Hôpital Laval, Québec et Hubert Laforge Décanat des Sciences Sociales, Université Laval	41

		Page
CHAPITRE V	<p>Etude par Simulation Numérique de l'Effet d'une Perturbation sur la Rythmicité de la Fibre de Purkinje</p> <p>Christian Boulay et Jean-Pierre Drouhard</p> <p>Institut de Génie Biomédical, Ecole Polytechnique et Université de Montréal</p>	61
CHAPITRE VI	<p>Traitement de l'Electromyogramme Global par Micro-Ordinateur</p> <p>Jean-Marc Grandbois</p> <p>Professeur de Physiologie, Université du Québec à Rimouski</p>	71
CHAPITRE VII	<p>Théorème Central et Développements Récents dans l'Etude des Patterns Observés chez les Plantes</p> <p>Roger V. Jean</p> <p>Professeur de Mathématiques, Université du Québec à Rimouski</p>	79
CHAPITRE VIII	<p>Formes de Bourgeons Floraux et Géométrie Projective</p> <p>Norbert H.J. Lacroix</p> <p>Département de Mathématiques, Statistiques et Actuariat, Université Laval</p>	89

		Page
ANNEXE I	Résumés des Communications au Troisième Colloque de Biomathématiques dans le Cadre du 53e Congrès de l'ACFAS	97
ANNEXE II	Publications en Biomathématiques	111
ANNEXE III	Programme du Colloque de Biomathématiques de Mai 1986 dans le Cadre du 54e Congrès de l'ACFAS à Montréal	121
ANNEXE IV	Résumés des Communications au Premier Colloque International sur la Phyllotaxie, à l'Université de Berkeley, Californie, en juillet 1985, dans le Cadre du Vth International Conference on Mathematical Modelling	127
ANNEXE V	Extraits du Premier Bulletin de la Société Canadienne de Biologie Théorique Excerpts from the First Newsletter of the Canadian Society for Theoretical Biology	149



CHAPITRE PREMIER

MODELE PROBABILISTE POUR LA GERMINATION DES SPORES

Raymond Leblanc

Département de Mathématiques et d'Informatique

Université du Québec à Trois-Rivières

Ph.D. en mathématiques de l'Université de Montréal et professeur au Département de Mathématiques et Informatique de l'Université du Québec à Trois-Rivières depuis 1970, le Dr Leblanc a publié ou collaboré à la publication de plusieurs dizaines d'articles, de livres ou de films à caractère mathématique. Ses recherches récentes en statistiques, par lesquelles en particulier il a produit avec S. Guiasu plusieurs articles et conférences, et les expertises qu'il a eu l'occasion de fournir, concernant par exemple le vectocardiogramme et la mesure de la condition des athlètes, l'ont amené récemment à faire un séjour de deux ans au Département d'Epidémiologie de la Faculté de Médecine de l'Université McGill pour y poursuivre des recherches en biostatistiques et en épidémiologie.

Introduction

Une spore bactérienne à l'état dormant est très différente de la cellule mère à l'état végétatif. La spore se caractérise par une structure rigide, par l'absence d'activité métabolique et par une résistance plus grande à des agresseurs physiques ou chimiques. La perte des propriétés spécifiques de la spore est l'aboutissement d'une suite d'événements ordonnés dans le temps qui se produisent durant le processus de germination (Levinson & Hyatt, 1966). Les différentes manifestations de ces changements observables, que ce soit le dégagement de Ca^{2+} ou de l'acide dipicolinique, la perte de résistance à la chaleur, l'accroissement de sa capacité de marquage par des colorants, la perte de réfractilité ou d'absorbance, etc., peuvent servir d'indice susceptible d'exprimer le niveau de germination d'un échantillon de spores.

Les tentatives antérieures de formulation d'une description quantitative de la dépendance temporelle de la germination étaient toutes basées sur des hypothèses qui ultimement généraient une expression, résultante de la solution d'une équation différentielle (Lefèbvre & Antippa, 1982). Dans la présente analyse, nous employons plutôt une approche probabiliste pour déterminer la contribution moyenne d'une spore à l'indice choisi pour décrire la germination de l'échantillon. Cette expression constitue, à une autre échelle d'intensité, la courbe de germination de l'échantillon. Dans ce modèle stochastique, les paramètres de la

solution sont associés à des distributions de fréquences d'événements reliés au processus de germination.

Considérations expérimentales

Un indice fréquemment employé pour décrire l'évolution du processus de germination dans un échantillon de spore est la courbe d'absorbance de la lumière visible. La Figure 1 présente des exemples types de ces courbes pour différentes concentrations initiales de germinant. L'intervalle initial où il n'y a pas de changement apparent est appelé le déphasage (en anglais: the lag period). Cette portion est suivie d'une chute sigmoïdale où l'importance de la diminution de l'absorbance est proportionnelle à la fraction de spores ayant actuellement germées dans l'échantillon.

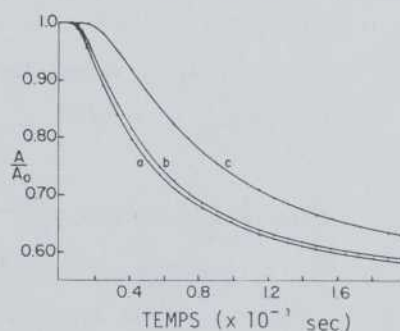


FIG. 1. Courbes d'absorbance pour un échantillon de spores bactériennes en germination. Le temps zéro coïncide avec l'addition du germinant à une solution de a) 10 mM, b) 1.0 mM, c) 0,1 mM de concentration finale.

L'observation au microscope d'un millier de spores effectivement en état de transition a permis à Varry et Halvorson (1965) de séparer le temps requis par un individu pour compléter le changement observé en un intervalle initial où l'absorbance est stable, le microdéphasage, suivi d'un temps de changement effectif, la microgermination. Ils remarquèrent que la distribution des microdéphasages était asymétrique et qu'elle s'étendait sur presque toute la durée du processus de germination. Les temps de microgermination étaient semblablement distribués mais ne couvraient environ que le dixième de l'intervalle des temps de microdéphasages sur la même échelle. Ces observations amenèrent ces chercheurs à croire que la courbe de germination est principalement déterminée par la distribution des microdéphasages et seulement secondairement par la distribution des temps de microgermination. Le modèle que nous proposons permet d'aborder cette question sur une base quantitative.

Considérations théoriques

Pour une spore choisie au hasard dans un échantillon en train de germer, posons $\epsilon(t)$ sa contribution à l'absorbance à l'instant t . La Figure 2 présente une forme simple de cette fonction qui nous permettra d'introduire les concepts et les variables du modèle. Remarquons d'abord que l'origine 0 des abscisses coïncide avec l'instant où l'échantillon est mis en contact avec le germinant; ensuite il y a une période de microdéphasage où $\epsilon(t)$ demeure constant à sa valeur initiale ϵ_i . Suit une

période de décroissance jusqu'à une valeur finale ϵ_f , correspondant à la durée de la microgermination. Nous présumons de plus

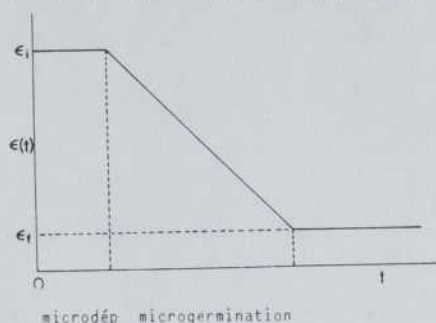


FIG. 2. Le temps de germination d'une spore est constitué d'une période sans changement (microdéphasage) suivi par une période de changement dans l'indice, la microgermination.

que toutes les spores de l'échantillon évoluent de la même manière, chacune ayant cependant son propre microdéphasage et sa propre microgermination comme l'ont observé Vary & Halvorson. Nous présumons aussi, dans une première approximation, que ϵ_i et ϵ_f sont les mêmes pour toutes les spores de l'échantillon.

Dans le cadre de notre modèle, le niveau d'absorbance, à l'instant t , d'une spore choisie au hasard est donné par

$$Y_t = \epsilon_{T_1} (t - T_0), \quad (1)$$

où T_0 et T_1 sont deux variables aléatoires non négatives et indépendantes. La Figure 3 montre comment des valeurs particulières τ_0 et τ_1 de T_0 et T_1 , respectivement permettent de décrire l'évolution spécifique d'une spore donnée. Le paramètre t_0 apparaît pour tenir compte de la présence (tout au moins apparente) d'un

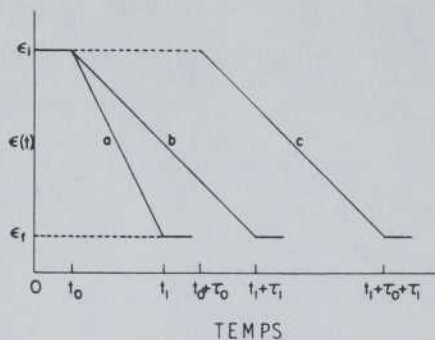


FIG. 3. Les variables aléatoires T_0 et T_1 permettent de différencier les spores individuelles. La spore (a) a le temps de germination le plus rapide ($\tau_0 = \tau_1 = 0$). La spore (b) a le même microdéphasage que la spore (a) mais une germination plus longue. La spore (c) a un microdéphasage plus long que (a) et (b) mais la même microgermination que (b).

déphasage dans la courbe d'absorbance d'un échantillon. Si on compare la courbe (a) avec les courbes (b) et (c), on constate qu'un accroissement de τ_0 déplace la courbe vers la droite tandis qu'un accroissement de τ_1 donne une pente moins abrupte. Toutes ces courbes peuvent être décrites par

$$\epsilon_{\tau_1}(t - \tau_0) = \begin{cases} \epsilon_i, & t \leq t_0 + \tau_0 \\ \epsilon_i + \frac{\epsilon_i - \epsilon_f}{t_0 - t_1 - \tau_1} (t - t_0 - \tau_0), & t_0 + \tau_0 \leq t \leq t_1 + \tau_0 + \tau_1 \\ \epsilon_f, & t \geq t_1 + \tau_0 + \tau_1, \end{cases} \quad (2)$$

où t_0 et t_1 sont non négatifs. La courbe décrite par (2) présente un microdéphasage de $t_0 + \tau_0$ et une microgermination de $t_1 + \tau_1 - t_0$.

A partir de cette expression, il est possible d'exprimer la courbe d'absorbance sous la forme

$$E(Y_t) = \epsilon_i + \int_0^{\infty} f_1(\tau_1) \int_{\tau_0}^{t+\tau_1} F_0(t-w) \epsilon'_{\tau_1}(w) dw d\tau_1 \quad (3)$$

(Pour les détails, voir Leblanc & Lefebvre, 1984). Une étude détaillée de cette expression montre qu'elle permet de reproduire adéquatement les courbes expérimentales. De plus, il est facile de démontrer que le modèle probabiliste incorpore comme cas particulier le modèle déterministe de la cinétique de germination établi par Lefebvre et Antippa. Ce modèle est capable de très bien reproduire les courbes d'absorbance expérimentales malgré le fait que le modèle suppose que la microgermination est constante pour toutes les spores. On notera aussi que le modèle stochastique ne requiert aucune hypothèse sur la nature du processus de germination.

Conclusion

Utilisant un modèle probabiliste, nous avons montré que les courbes sigmoïdales d'un échantillon de spores en germination peuvent être reproduites à partir de la simple observation que les temps de germination des spores sont distribués sur une plage de valeurs. Bien que la reproduction spécifique d'une courbe requiert la connaissance des fonctions de distribution $F_0(\tau_0)$ et $F_1(\tau_1)$ et de $\epsilon_{\tau_1}(t - \tau_0)$, la forme de la courbe est le résultat d'un ou de plusieurs événements asynchrones.

Des changements dans les conditions expérimentales modifient la courbe d'absorbance. De (3) et en tenant compte de l'indépendance des variables T_0 et T_1 , de telles modifications ne peuvent pas *a priori* être attribuées à un changement dans la distribution des microdéphasages ou des microgerminations ou encore à un changement dans la fonction de microgermination $\epsilon(t)$. Ainsi, sans information complémentaire, les courbes de germination sont insuffisantes pour servir de base à la caractérisation de la dynamique du processus de germination.

Références

- Hashimoto, T., T. Friebe and S.F. Conti (1969) : Microgermination of *Bacillus cereus*, **J. Bacteriol.**, **100**, 1385-1392.
- Leblanc, R. et G.M. Lefèvre (1984) : A stochastic Model of Bacterial Spore Germination, **Bull. Math., Biol.**, **46**, 447-460.
- Lefèvre, G.M. et A.F. Antippa (1982) : The Kinetics of Germination in Bacterial Spores, **J. Theor. Biol.**, **95**, 489-515.
- Levinson, H.S. et M.T. Hyatt (1966) : Sequence of Events During *Bacillus megaterium* Spore Germination, **J. Bacteriol.**, **91**, 1811-1818.
- Vary, J.C. et H.O. Halvorson (1965) : Kinetics of Germination of *Bacillus* Spores, **J. Bacteriol.**, **89**, 1340-1347.

CHAPITRE II

UN MODELE THERMODYNAMIQUE POUR ETUDES BIOLOGIQUES

Walter Zingg, Darryl R. Absolom et A. Wilhelm Neumann

Institut de Génie Biomédical

Université de Toronto

Ayant obtenu le doctorat en médecine de l'Université de Zurich, le Dr Zingg compléta la formation de chirurgien en Suisse et à l'Université du Manitoba, incluant une maîtrise en physiologie, avant de se joindre aux Départements de Physiologie et de Chirurgie à Winnipeg en 1957. Il est présentement Directeur de l'Institut de Génie Biomédical de l'Université de Toronto, et membre de l'Institut de Recherche (Chirurgie) de l'Hôpital des Enfants Malades. Depuis 1964, il fait partie du corps professoral de ces institutions.

Introduction

Le contact entre le sang et les biomatériaux produit des conséquences prévisibles, en particulier l'adhésion des cellules du sang et l'adsorption des protéines plasmatiques. Le sang se coagule lorsqu'il est en contact avec des matériaux non-biologiques. La séquence des étapes de coagulation commence avec l'activation d'un facteur plasmatique. Les plaquettes sanguines adhèrent à la surface du matériau et l'activation résultante maintient leur adhérence. Ainsi se forment les thromboses, une complication importante associée aux prothèses vasculaires.

Il y a deux événements : la coagulation du sang dont le résultat est la formation de la fibrine, une matière solide, polymère de la fibrinogène (protéine plasmatique), et l'activation des plaquettes du sang, dont le résultat final est la formation du caillot blanc, une autre matière solide. Les deux événements ont lieu en même temps, l'un influençant l'autre, et les deux matières solides sont mélangées. La situation est très complexe et très importante pour le porteur d'une prothèse vasculaire, telle une greffe artérielle ou un cœur artificiel.

Pour bien comprendre ces événements on doit connaître les lois naturelles qui les régissent et les relations causales. Ordinairement, en biologie, on ne peut pas déterminer exactement la cause et l'effet. Les lois de la physique et de la chimie jouent certainement un rôle, mais on ne peut pas expliquer toutes les observations biologiques dans le cadre de ces lois. Il faut

plutôt se contenter de définir des probabilités, des régularités, des modèles, des règles.

En introduisant la théorie thermodynamique, on peut dire que la direction d'un événement biologique et sa probabilité sont considérées dans le cadre de cette théorie. Après avoir identifié le potentiel thermodynamique, la théorie indique que le processus naturel progresse dans la direction qui est associée à une diminution de l'énergie libre jusqu'à la valeur minimale du potentiel thermodynamique.

Dans notre cas, l'adhésion des plaquettes est favorisée si l'énergie libre est diminuée. Si l'énergie libre est augmentée au cours de l'adhésion, le processus n'est pas possible.

Voici le modèle thermodynamique qui décrit l'adhésion des cellules du sang : une particule (P) (la cellule), suspendue dans le liquide (L), s'attache au solide (S) qui est immergé dans le liquide (L). La différence d'énergie libre est:

$$\Delta F^{\text{adh}} = \gamma_{\text{PS}} - \gamma_{\text{PL}} - \gamma_{\text{SL}}, \quad (1)$$

où γ_{PS} est la tension d'interface entre particule et solide,

γ_{PL} est la tension d'interface entre particule et liquide, et

γ_{SL} est la tension d'interface entre solide et liquide.

L'énergie libre est le travail maximum qu'on peut obtenir d'un processus comme l'adhésion des particules ou des cellules. La tension d'interface est le travail nécessaire pour produire les régions interfaciales au cours de ce processus. Si ΔF^{adh} est négatif, le processus aura lieu, si ΔF^{adh} est positif, il n'aura pas lieu.

Comme d'habitude, le modèle n'est pas complet. Il ne rend pas compte des changements de géométrie des cellules et il ne rend pas compte d'autres forces comme celles des réactions biochimiques qui naturellement sont importantes dans le milieu biologique. Finalement, il faut admettre que ces idées sont sujettes à controverse.

Alors comment peut-on démontrer la validité de ce modèle? Evidemment il n'y a pas de preuve exacte, mais on peut faire des mesures expérimentales, et comparer les données avec les prédictions du modèle. Je vais vous décrire des expériences dans les domaines de l'adhésion des cellules du sang, de l'adsorption des protéines plasmatiques, et de l'ingestion des particules par des phagocytes.

Adhésion des cellules

Au début du projet nous avons étudié l'adhésion des plaquettes sanguines aux biomatériaux. Vous savez maintenant que les paramètres sont la tension de surface du biomatériau, celle de la plaquette et celle du liquide dans lequel les plaquettes sont suspendues. Selon le modèle, il y a deux courbes ayant différentes inclinaisons, et dont la valeur dépend de la tension de surface du liquide. Dans ces expériences, la tension de surface du liquide γ_{LV} est toujours moindre que la tension de surface des plaquettes. Conséquemment ΔF^{adh} diminue quant la tension de surface du biomatériau augmente. La diminution de ΔF^{adh} favorise l'adhésion, donc l'adhésion des plaquettes aux biomatériaux est favorisée en présence d'une tension de surface

élevée, c'est-à-dire par une surface hydrophile. C'est ce que les mesures expérimentales nous indiquent.

Dans une autre série d'expériences, nous avons étudié en détail l'adhésion des leucocytes. Le modèle est le même que celui employé pour les plaquettes, mais les leucocytes peuvent être suspendus dans un liquide dont la tension de surface est plus ou moins grande que celle des cellules. Par conséquent, on peut observer l'une et l'autre des courbes démontrant la relation entre l'adhésion des leucocytes et la tension de surface du biomatériau. La tension de surface des leucocytes est de 69 ergs/cm². Si les leucocytes sont suspendus dans un liquide dont la tension de surface est plus élevée, l'adhésion des cellules diminue quand la tension de surface du solide augmente - et vice versa. Si la tension de surface du liquide est abaissée progressivement, l'inclinaison change et est effectivement renversée. Évidemment il y a une valeur où la courbe est horizontale : l'adhésion des cellules est alors indépendante de la tension de surface du solide. La détermination de cette valeur est une des méthodes pour trouver la valeur de la tension de surface des cellules.

La tension de surface des protéines

La même méthode peut être employée pour mesurer la tension de surface des protéines. Il faut toutefois rappeler quelques notions théoriques. La tension de surface est une notion macroscopique : les observations associées aux forces de surface,

comme la capillarité, sont des observations macroscopiques. Mais le modèle thermodynamique n'est pas limité au domaine macroscopique et - nous l'avons déjà vu - il peut être vérifié avec des expériences analogues à celles effectuées avec les cellules.

On sait que les protéines en solution sont adsorbées à la surface d'un solide immergé dans le liquide. La prédiction du modèle est à l'effet que la quantité de protéines adsorbées dépend des tensions interfaciales entre les protéines et le solide, entre le solide et le liquide, et entre les protéines et le liquide. De plus, la tension de surface des protéines est indépendante de la tension de surface du solide quand la première est égale à la tension de surface du liquide. Les courbes expérimentales sont identiques à celles obtenues avec les cellules. Par conséquent, on peut attribuer une valeur de tension de surface aux protéines, et les protéines sont effectivement hydrophiles.

Mais après contact avec l'air, les protéines ne sont plus hydrophiles. Par exemple, l'albumine a une tension de surface de $70,3 \text{ erg/cm}^2$. Quant on la dissout dans l'eau, la tension de surface de la solution est à peu près de 50 ergs/cm^2 tandis que celle de l'eau est de $72,5 \text{ erg/cm}^2$. Pour expliquer cette observation, il faut introduire une notion nouvelle. Après le contact avec l'air, l'albumine devient hydrophobe par une réorientation moléculaire qui aboutit à une configuration tertiaire hydrophobe. Le contact du spécimen avec l'air est inclus dans les procédés de mesure, comme le plat de Wilhelmi, ce qui résulte dans un changement immédiat des molécules d'albumine qui

deviennent hydrophobes. Par conséquent, la mesure est fautive parce que le procédé ne mesure pas une propriété de la solution d'albumine originale, mais celle d'une solution modifiée par le contact avec l'air. C'est un exemple où la méthode de mesure influence le résultat. Dans le domaine des tensions de surface et des tensions interfaciales, je vous conseille de toujours regarder avec soin les méthodes qui sont employées.

Pour terminer la première partie de cette présentation, je veux résumer le concept. Pour comprendre les processus d'adhésion des cellules et d'adsorption des protéines, on peut calculer l'énergie libre de Helmholtz. Plus cette valeur est négative, plus la probabilité que ce processus se produise, augmente. Pour calculer l'énergie libre de Helmholtz, il faut connaître les tensions de surface pertinentes. Parce que certaines méthodes de mesure peuvent donner des résultats suspects, il est préférable d'utiliser plusieurs méthodes indépendantes pour arriver à la valeur exacte. Pour l'adhésion et l'adsorption, on a pu vérifier le concept par des mesures expérimentales.

La phagocytose

Dans la deuxième partie, je veux considérer la phagocytose comme un phénomène semblable. Dans les deux cas, une cellule rencontre une substance solide. Si le corpuscule solide est plus petit que la cellule, celui-ci est englouti par elle. Si la particule solide est plus grande, évidemment la cellule ne peut pas l'engloutir, mais elle s'étale à sa surface comme si elle

tentait de le faire. Vous voyez la ressemblance, et on peut supposer que les énergies de surface jouent le même rôle. Les plaquettes du sang contribuent à la thrombose, mais elles sont aussi des phagocytes.

L'engloutissement aura lieu si le changement de l'énergie libre est négatif. Négligeant les interactions spécifiques, on peut écrire l'équation suivante:

$$\Delta F^{\text{eng}} = \gamma_{\text{PB}} - \gamma_{\text{BL}}, \quad (2)$$

où ΔF^{eng} est l'énergie libre de Helmholtz de l'engloutissement, γ_{PB} la tension interfaciale entre plaquette et bactérie, et γ_{BL} la tension interfaciale entre bactérie et liquide.

Vous vous souvenez de l'équation (1) pour l'adhésion: $\Delta F^{\text{adh}} = \gamma_{\text{PS}} - \gamma_{\text{PL}} - \gamma_{\text{SL}}$. Comparée à l'équation (2) on voit que la plaquette se comporte comme la particule, que la bactérie est l'équivalent d'un corps solide pouvant être englouti par la plaquette et que le deuxième facteur de (1) n'est pas inclus dans (2) puisque la tension interfaciale entre la plaquette et le liquide ne change pas pendant l'engloutissement.

Quantitativement, l'engloutissement est exprimé par le pourcentage de bactéries englouties en comparaison avec la quantité de bactéries suspendues dans le liquide. Encore une fois les résultats sont conformes aux prédictions du modèle : quand la tension de surface du liquide est moindre que la tension de surface des plaquettes, l'engloutissement augmente si la tension de surface des bactéries augmente - et vice versa.

Ces expériences permettent de déterminer la tension de surface des plaquettes et des bactéries par des méthodes indépendantes de la mesure des angles de contact, laquelle est la méthode de mesure traditionnelle. Les courbes expérimentales (engloutissement/ γ_{LV}) de plusieurs bactéries ont une intersection commune qui correspond à la tension de surface des plaquettes, et les minima correspondent à la tension de surface des bactéries. La déviation du zéro des courbes expérimentales (engloutissement/ γ_{SV}) donne aussi la tension de surface des plaquettes comme chez les expériences de l'adhésion.

La phagocytose dans un liquide biologique comme le sang comprend les facteurs suivants :

- le phagocyte,
- les bactéries,
- le liquide (l'eau), et
- les protéines (dissoutes dans l'eau).

Nous connaissons la tension de surface de chacun des facteurs, et les tensions interfaciales des paires de ces facteurs. En conséquence, nous pouvons faire des calculs et prédire quelles bactéries seront englouties. D'abord les protéines s'attachent partout aux bactéries et aux phagocytes. On peut aussi prédire quelles protéines s'attacheront aux cellules - mais une cellule couverte de protéines a une tension de surface différente, et dans le sang, il faut utiliser ces valeurs pour les calculs. Puis, les bactéries (couvertes de protéines) s'attachent aux phagocytes (couverts de protéines); on peut calculer le changement de l'énergie libre d'adhésion. Ensuite, les bactéries pénètrent à

travers la membrane des phagocytes et elles sont englouties. Encore une fois, on peut calculer le changement de l'énergie libre de cette deuxième étape de l'engloutissement. Après avoir fait tous ces calculs, est-ce que toutes les prédictions du modèle thermodynamique sont confirmées? Naturellement pas! Mais on a établi les points suivants:

L'adsorption des protéines à la surface des bactéries, particulièrement l'immunoglobuline G, l'opsonisation, est bien connue des biologistes. L'opsonisation favorise la phagocytose - à cause de l'adsorption des protéines, la surface des bactéries est plus hydrophobe et, en conséquence, la phagocytose est augmentée - est-ce que l'opsonisation peut être expliquée comme ça? Pas tout à fait. Par exemple, il y a des bactéries qui ont une surface très hydrophobe; l'adsorption des IgG ne les rend pas plus hydrophobes, mais elle augmente quand même la phagocytose.

Une autre observation, les leucocytes des malades souffrant d'infections chroniques ont une activité phagocytaire diminuée - ce qui explique peut-être la maladie chronique. Ces leucocytes sont beaucoup plus hydrophobes - et on peut prédire la diminution de la phagocytose par le modèle. D'autres calculs ont démontré que le défaut n'est pas au stade d'adhésion des bactéries, mais à la deuxième étape de l'engloutissement, et des expériences ont démontré que le défaut n'est pas au niveau des leucocytes mais au niveau des protéines plasmatiques de ces malades - ces protéines qui sont adsorbées à la surface des leucocytes.

En conclusion de cette section, la phagocytose suit le modèle thermodynamique si on ne considère que les interactions non-spécifiques. Le processus naturel est beaucoup plus compliqué et comprend des forces biochimiques et électrostatiques.

Conclusion

Que nous apprennent ces expériences? Vous êtes au courant des discussions concernant le vitalisme : est-ce qu'on peut expliquer les phénomènes naturels par les lois de la physique et de la chimie? Peut-être y a-t-il des forces dans la nature qui sont en dehors de la physique et de la chimie. Certes, le modèle thermodynamique ne couvre pas tous les aspects de l'adhésion cellulaire et de la phagocytose. Il y a d'autres forces qui jouent un rôle et qui sont en dehors du modèle.

Au cours de ces expériences, on a appris plusieurs choses. Les forces non-spécifiques, ces forces qu'on peut calculer avec le modèle thermodynamique, sont très importantes et en effet prépondérantes dans l'adhésion des cellules et dans la phagocytose. Dans les deux processus, il faut considérer pour le calcul de l'énergie libre non seulement la tension de surface des cellules et celle de la matière solide, ou des phagocytes et des bactéries, mais de plus la tension de surface du liquide - l'eau en biologie. De plus, il faut considérer les protéines qui jouent toujours un rôle et qui sont toujours présentes, et qui influencent les tensions de surface de chaque composant.

Parce qu'il y a plusieurs variables, on a besoin d'un modèle pour mieux comprendre en détail chaque étape de l'adhésion cellulaire et de la phagocytose.

Finalement, il est possible à l'avenir d'envisager de manipuler les forces. Par exemple, la connaissance des forces d'adhésion cellulaire peut être employée dans les procédés de séparation des cellules : on peut provoquer l'adhésion des cellules, et plus tard provoquer le décollement en changeant la tension de surface du liquide dans lequel les cellules sont suspendues. Peut-être sera-t-il possible de prévenir l'adhésion des plaquettes et autres cellules du sang dans les circulations extracorporelles comme le coeur-poumon artificiel. Si nous apprenons à manipuler les forces de la phagocytose, peut-être à l'avenir pourra-t-on influencer des maladies infectieuses en augmentant la phagocytose.

Au point de vue théorique, il est nécessaire de modifier l'interprétation des forces de Van der Waal qui sont les forces principales non-spécifiques. On sait, depuis 1922, que ce sont les forces de tension de surface qui sont responsables pour l'adhésion des cellules, quand W.O. Fenn a publié une étude intitulée "The adhesiveness of leucocytes to solid surfaces". Ceci veut dire qu'il y a des forces d'attraction de Van der Waal entre le solide et la cellule. Presque toutes les entités biologiques, comme les protéines, les polysaccharides, les organelles, les cellules, ont une tension de surface plus basse que celle de l'eau. Par conséquent - comme nous l'avons vu - elles sont attirées par

des surfaces hydrophobes à cause des forces d'attraction de Van der Waal. Au laboratoire, on peut ajouter des liquides comme le diméthylsulfoxyde (DMSO) qui diminuent la tension de surface du liquide, et quand la tension de surface de la solution est plus basse que celle des cellules, mais plus haute que celle de la surface hydrophobe, les forces de Van der Waal ne sont plus attractives, mais plutôt répulsives. On dit, dans ces circonstances, que les forces de Van der Waal sont négatives. Les cellules auparavant adsorbées sont maintenant désorbées.

Enfin, il faut discuter de la valeur du modèle thermodynamique. Est-ce seulement un jouet scientifique? Nous croyons que le modèle nous a aidé à mieux comprendre un groupe de phénomènes biologiques assez compliqués. Nous espérons que plus tard on trouvera d'autres applications utiles. Mais il faut dire que la théorie sur laquelle les équations sont basées, est discutable. Il y a d'autres scientifiques qui n'acceptent pas nos propositions. A l'avenir peut-être faudra-t-il modifier ces idées. Pour le moment, la valeur principale du modèle est sa contribution à la discussion générale des lois biologiques.

Le modèle explique le renversement de la dépendance de l'adhésion quand la tension de surface du liquide change en relation avec la tension de surface des cellules, une observation qui autrement est difficile à expliquer. Mais naturellement, il y a des exceptions, comme la phagocytose des bactéries opsonée qui est gouvernée par des interactions spécifiques entre anticorps et récepteurs au niveau de la membrane cellulaire. Evidemment,

il y a d'autres forces! Ce qu'il faut maintenant, c'est de définir les points faibles du modèle par des observations expérimentales. Je vous invite à participer à cet effort.

Références

- Neumann, A.W., C.J. Hope, C.A. Ward, M.A. Hebert, G.W. Dunn, et W. Zingg (1975) : The role of surface thermodynamics in thromboresistance of Biomaterials, **J. Biomed. Mater. Res.**, **9**, 127-142.
- Van Oss, C.J., D.R. Absolom, A.W. Neumann et W. Zingg (1981) Determination of the surface tension of proteins. 1. Surface tension of native serum proteins in aqueous media, **Biochim. Biophys. Acta**, **670**, 64-73.
- Neumann, A.W., D.R. Absolom, D.W. Francis, S.N. Omenyi, J.K. Spelt, Z. Policova, C. Thomson, W. Zingg et C.J. Van Oss (1983) : Measurement of surface tensions of blood cells and proteins, **Annals NY Acad. Sciences**, **416**, 276-298.
- Van Oss, C.J., D.R. Absolom et A.W. Neumann (1984) : Surface forces in Phagocytosis. Dans: **The reticuloendothelial system**, vol. 7A, SM Reichard and JP Filkins, Eds. Plenum Publishing Corporation, 3-35.
- Absolom, D.R., C.J. Van Oss, R.J. Genco, D.W. Francis, W. Zingg et A.W. Neumann (1980) : Surface thermodynamics of normal and pathological human granulocytes. **Cell Biophys.**, **2**, 113-118.
- Neumann, A.W., D.R. Absolom, W. Zingg, C.J. Van Oss et D.W. Francis (1983) : Surface thermodynamics of protein adsorption, cell adhesion and cell engulfment. Dans: **Biocompatible Polymers, Metals and Composites**, M. Syzcher, Ed. Technomic Publishing Co., Lancaster, Pennsylvania, pp. 55-80.

Mardi, le 21 mai

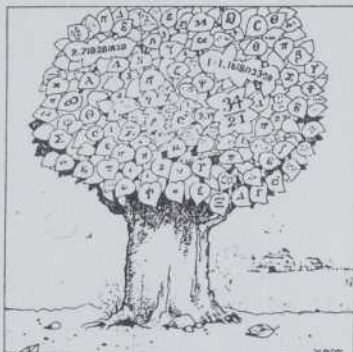
3e Colloque de

BIOMATHÉMATIQUES

Responsable: Roger V. Jean, UQAR

Objectifs:

Réunir tous les chercheurs intéressés par quelque aspect que ce soit de la biologie théorique et de la biomathématique d'une façon générale, ou au niveau de problèmes concrets en physiologie, en sciences biologiques, en agronomie,.... La toile de fond est la modélisation mathématique: couplée de plus en plus à des méthodes informatiques, elle est devenue un outil puissant pour résoudre des problèmes biologiques complexes. Le colloque s'adresse aussi aux éducateurs désireux de discuter des problèmes engendrés au niveau des curricula scolaires par l'émergence rapide de la biomathématique et de l'informatique.



- 9h00 Conférencier invité Dr Raymond LEBLANC, mathématiques-informatique, Université du Québec à Trois-Rivières. *Un Modèle Stochastique pour la Germination des Spores.*
- 10h00 Jean BERNIER¹, Jacques ROULEAU, Hubert LAFORGE², Centre de Recherches¹, Hôpital Laval, Décanat Sciences Sociales², Université Laval. *La Recherche Scientifique par Approche Inférentielle; un Jeu de Hasard où le Hasard est souvent l'Objet de Pressions.*
- 10h20 Roger V. JEAN mathématiques, Université du Québec à Rimouski. *Théorème Central et Développements Récents dans l'Etude des Patterns Observés chez les Plantes.*
- 10h40 Norbert H.J. LACROIX mathématiques, Université Laval. *Formes de Bourgeons Floraux et Géométrie Projective.*
- 11h10 Jacques BELANGER foresterie, Université Laval. *Applications de Méthodes Mathématiques et Statistiques au Domaine de la Foresterie.*
- 11h30 Jean-Marc GIRARD phytologie, Université Laval. *La Simulation des Cultures.*

- 14h00 Conférencier invité Dr Walter ZINGG génie biomédical, Université de Toronto, département of Surgical Research, Hospital for Sick Children. *Un Modèle Thermodynamique pour Etudes Biologiques en Collaboration avec Darryl R. ABSOLOM et A. Wilhelm NEUMANN.*
- 15h00 Christian BOULAY, Jean-Marc DROUHARD génie biomédical, Ecole Polytechnique et Université de Montréal. *Etude par Simulation Numérique de l'Effet d'une Perturbation sur la Rythmicité de la Fibre de Purkinje.*
- 15h20 Jean-Marc GRANDBOIS biologie, Université du Québec à Rimouski. *Traitement de l'Electromyogramme Global par Micro-Ordinateur.*
- 15h50 Bernard CANDAS, Josée LALONDE, Maurice NORMAND, physiologie, Université Laval. *Modélisation Mathématique de la Distribution et du Métabolisme de l'Hormone CRF chez le Rat.*
- 16h10 Edwin BOURGET biologie, Université Laval. *Les Changements de Forme de Balanu balanoides au Cours de la Croissance: une Modélisation est-elle Imposable?*

Troisième colloque de biomathématiques

Le 53e congrès de l'ACFAS, du 20 au 24 mai 1985

Le Devoir, vendredi 3 mai 1985 ■ V

Page covered by [unclear] 80 [unclear]

CHAPITRE III

BIOMASSE FORESTIERE : PREDICTION LINEAIRE SIMULTANEE

Jacques Bélanger

Faculté de Foresterie et de Géodésie

Université Laval

Introduction

L'utilisation du pétrole comme source d'énergie est maintenant conditionnée par des contraintes de coût et de rareté. Aussi, dans le monde industrialisé on se tourne aujourd'hui vers des substituts. Celui qui pour l'instant semble être le plus accessible est, toute proportion gardée, le méthanol tiré de la ressource forêt. Depuis quelques années, quelques chercheurs ont commencé à évaluer le potentiel énergétique que représente cette ressource renouvelable. Divers auteurs (Doucet, Berglund et Farnsworth 1976, Ker 1980, Thomas 1981) ont utilisé les modèles statistiques de régression classique linéaires et non-linéaires pour exprimer le poids des diverses composantes de l'arbre en fonction de variables contrôlables, telles le diamètre à hauteur de poitrine et la hauteur totale ou marchande. Cependant, l'utilisation d'équations individuelles comme expression de chaque composante peut être assez ardue sans l'aide d'équipement de support au calcul.

Dans la présente étude, on démontre qu'il est avantageux, pour des raisons de simplicité, d'utiliser la régression linéaire simultanée en lieu et place de la régression linéaire classique, tout en obtenant une précision équivalente. Ainsi, à partir d'une série d'observations faites sur une essence donnée, on calculera une seule équation de régression, à un facteur-échelle près, pour prédire l'ensemble des composantes de l'arbre.

La première section présente un résumé de la théorie de la prédiction linéaire simultanée. La deuxième section est l'illustration de l'application de la théorie à un problème relié à l'évaluation de la biomasse.

La théorie de la prédiction linéaire simultanée

Soit Y_1, Y_2, \dots, Y_m un ensemble de variables aléatoires indépendantes individuellement reliées linéairement par le modèle $f(X, B)$ à un ensemble de variables contrôlables X_1, X_2, \dots, X_p . Soit un ensemble de K observations indépendantes prises pour chaque variable Y_i . On peut alors trouver les valeurs de B pour les m régressions en résolvant pour chaque Y_i , le système de dérivées partielles de f par rapport aux paramètres B . Cette résolution peut s'effectuer à l'aide du calcul matriciel de la façon suivante:

$$B_i = (XX')^{-1} XY_i' \quad (1)$$

où Y_i est la $i^{\text{ème}}$ rangée de la matrice Y de dimensions $m \times k$. Ainsi nous obtenons par la méthode des moindres carrés m prédicteurs linéaires.

Cependant, il est possible de trouver une seule fonction linéaire $f(X, B)$, qui doit être multipliée par des facteurs échelles, pour prédire l'ensemble des m variables Y_i . Cette fonction est dite "meilleur prédicteur linéaire simultané (MPLS)".

Le prédicteur linéaire simultané est par définition une fonction des variables $X^{(j)}$, donc $C'X$, et il sera le meilleur à la condition qu'en le multipliant par des facteurs échelles (b_1, b_2, \dots, b_m), il minimise la somme des carrés des erreurs de prédiction,

$$S = \sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^k (Y_{ij} - b_i C'X^{(j)})^2 \quad (2)$$

où $X^{(j)}$ est le $j^{\text{ième}}$ colonne de la matrice X .

Tel que démontré par Bélanger et Cléroux (1973), le meilleur prédicteur simultané de Y_i à partir des variables contrôlables X_j est $\hat{c}'X$, où \hat{c} est un vecteur propre correspondant à la plus grande valeur propre λ_i de la matrice symétrique

$$(XX')^{-1} XY'YX' \quad (3)$$

De plus, l'estimation des meilleurs facteurs-échelles s'obtient à l'aide de la formule suivante:

$$b_i = Y_i X'\hat{c}/\hat{c}'XX'\hat{c} \quad (4)$$

En effet, la double sommation des carrés des erreurs S peut s'écrire:

$$S = \sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^k (Y_{ij} - b_i X_j)^2 \quad (5)$$

où $\hat{x}_j = C'X^{(j)}$. L'Expression (5) peut se réécrire:

$$S = \sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^k (Y_{ij}^2 - 2 b_i Y_{ij} \hat{x}_j + b_i^2 \hat{x}_j^2)$$

$$= \sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^k Y_{ij}^2 - 2 b_i \sum_{j=1}^k Y_{ij} \hat{x}_j + b_i^2 \sum_{j=1}^k \hat{x}_j^2 \quad (6)$$

La dérivée partielle de l'Expression (6) par rapport à b_i permet de trouver la valeur de ce coefficient de manière à minimiser la somme des carrés des erreurs de prédiction:

$$\frac{\partial S}{\partial b_i} = - 2 \sum_{j=1}^k Y_{ij} \hat{x}_j + 2 b_i \sum_{j=1}^k \hat{x}_j^2$$

En égalant cette dérivée partielle à zéro (0), on trouve:

$$b_i = \frac{\sum_{j=1}^k Y_{ij} \hat{x}_j}{\sum_{j=1}^k \hat{x}_j^2} \quad (7)$$

De plus, en remplaçant dans l'Expression (6) b_i par l'Expression (7), S devient:

$$S = \sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^k Y_{ij}^2 - \frac{(\sum_{j=1}^k Y_{ij} \hat{x}_j)^2}{\sum_{j=1}^k \hat{x}_j^2} \quad (8)$$

et est minimal lorsque le terme de droite entre les crochets est maximal.

Le développement de l'Expression (8) en fonction des éléments du modèle permet de tirer les relations suivantes:

$$\begin{aligned} s_j &= c'X^{(j)} , \\ Y_{ij}s_j &= c'X^{(j)} Y_{ij} , \\ \sum_{j=1}^k Y_{ij}s_j &= c'XY'_{(i)} , \end{aligned} \quad (9)$$

où $Y_{(i)}$ est le $i^{\text{ième}}$ vecteur rangée de la matrice Y ,

$$\sum_{i=1}^m \left(\sum_{j=1}^k Y_{ij} s_j \right)^2 = c'XY'YX'c , \quad (10)$$

et
$$\sum_{j=1}^k s_j^2 = c'XX'c . \quad (11)$$

A partir de ces relations, on trouve:

$$S = \sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^k Y_{ij}^2 - \frac{c'XY'YX'c}{c'XX'c} .$$

Cette expression est minimale lorsque le deuxième terme à droite de l'égalité atteint son maximum. Cette condition se réalise lorsque c est un vecteur propre correspondant à la plus grande valeur propre λ_1 de $\frac{c'XY'YX'c}{c'XX'c}$.

La prédiction simultanée dans une étude de biomasse

Dans cette deuxième section, on retrouve une application de la théorie du meilleur prédicteur linéaire simultané (MPLS). Les données de base proviennent d'un inventaire de biomasse fait par Thomas (1981) pour les feuillus tolérants du parc Algoma en Ontario dans le cadre d'Enfor. L'échantillon est composé de 19 érables à sucre (*Acer sacharum* Marsh) dont

diverses variables ont été mesurées. Dans le cadre de cette étude, on a sélectionné les suivantes:

$$X : \begin{cases} X_1 : \text{Diamètre à hauteur de poitrine avec écorce D.H.P.a.e.,} \\ X_2 : \text{D.H.P.a.e.}^2, \end{cases}$$

$$Y : \begin{cases} Y_1 : \text{Poids humide de la tige,} \\ Y_2 : \text{Poids humide de la cime,} \\ Y_3 : \text{Poids humide de la section aérienne de l'arbre,} \\ Y_4 : \text{Poids humide de la section souterraine de l'arbre,} \\ Y_5 : \text{Poids humide total de l'arbre.} \end{cases}$$

Le diamètre est mesuré au dixième de centimètre près et les composantes sont pesées au centième de kilogramme près.

Le modèle de régression, la parabole passant par l'origine, a été retenu parce qu'il s'ajustait de façon statistiquement significative aux données. Il ne se veut donc pas nécessairement le meilleur modèle pour prédire les éléments de la biomasse de l'arbre, ce qui n'était pas le but de cette étude, mais un parmi tant d'autres:

$$Y_i = \hat{B}_1 X_1 + \hat{B}_2 X_2$$

où \hat{Y}_i est l'estimé de la $i^{\text{ème}}$ ligne de la matrice Y , \hat{B}_1 et \hat{B}_2 les estimés non-biaisés des paramètres de la régression, et où $X_1 = \text{D.H.P.a.e.}$, $X_2 = \text{D.H.P.a.e.}^2$.

Si on utilise la régression classique dont l'estimé des coefficients est obtenu par la méthode des moindres carrés, on trouve:

$$\hat{B} = (XX')^{-1} XY' = \begin{bmatrix} -0,698 & -0,52 & -1,218 & 0,23 & -0,894 \\ 0,697 & 0,295 & 0,992 & 0,150 & 1,142 \end{bmatrix},$$

et les régressions suivantes servent à évaluer le poids des composantes de l'arbre:

	R ²	SCE
Y ₁ = - 0,698 X ₁ + 0,697 X ₂ ,	0,946	372247,47
Y ₂ = - 0,520 X ₁ + 0,295 X ₂ ,	0,910	116078,75
Y ₃ = - 1,218 X ₁ + 0,992 X ₂ ,	0,953	578849,93
Y ₄ = - 0,323 X ₁ + 0,150 X ₂ ,	0,942	18585,03
Y ₅ = - 0,894 X ₁ + 1,142 X ₂ ,	0,954	735474,27

où SCE est la somme des carrés des erreurs.

Dans le cas de la prédiction linéaire simultanée, les valeurs propres de $(XX')^{-1} XY'YX'$ sont:

$$\lambda_1 = 105208884,9 \quad \text{et} \quad \lambda_2 = 531,8 ,$$

et le vecteur propre correspondant à λ_1 est $c = \begin{bmatrix} 0,7160 \\ 0,6981 \end{bmatrix}$, On a donc $\hat{c}'X = 0,7160 X_1 + 0,6981 X_2$.

Les cinq facteurs-échelles obtenus par la formule:

$$b = \frac{YX'c}{c'XX'c} \quad \text{sont} \quad \begin{bmatrix} 0,9557 \\ 0,3967 \\ 1,3524 \\ 0,2204 \\ 1,5728 \end{bmatrix} .$$

Si on multiplie $\hat{c}'X$ par le plus grand facteur-échelle tout en divisant b par ce facteur, on obtient sous une forme avantageuse l'équation de prédiction, soit

$$\hat{Y}_i = \begin{bmatrix} 0,6076 \\ 0,2522 \\ 0,8599 \\ 0,1401 \\ 1 \end{bmatrix} [1,1261 X_1 + 1,0979 X_2] .$$

Les résultats obtenus à l'aide de la prédiction linéaire simultanée sont dans ce cas équivalents à ceux tirés de la régression classique. De plus, l'usage d'une seule équation à un facteur-échelle près pour prédire le poids des composantes simplifie beaucoup le travail.

Conclusion

La prédiction linéaire simultanée réduit au minimum le nombre d'équations tout en étant presque aussi précise que la régression classique. De plus, les estimateurs "meilleur prédicteur linéaire simultané" sont tous positifs tandis que les estimateurs "moindres carrés" du coefficient (B) de la variable diamètre (X_1) sont parfois négatifs, parfois positifs. Une utilisation extensive de cette théorie devrait être faite dans le cas de l'évaluation de la biomasse.

Références

- Bélanger, J. et E. Cléroux (1973) : Simultaneous Linear Prediction and Construction of Volume Tables, *Can. J. For. Res.*, 3, 418-423.
- Doucet, R., J.V. Berglund et C.E. Farnsworth (1976) : Dry Matter Production in 40 - year - old *Pinus banksiana* stands in Quebec, *Can. J. For. Res.*, 6, 357-367.
- Ker, M.F. (1980) : Tree Biomass Equations for Seven Species in Southwestern New Brunswick, *Can. For. Res. Cent. Inf. Rep.*, M-X-114.
- Thomas, J.B. (1981) : Biomass Inventory of Tolerant-Hardwoods in Algoma, Ontario, *Enfor Project*, p. 21.

CHAPITRE IV

LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE PAR APPROCHE INFÉRENTIELLE : UN JEU DU HASARD OU LE HASARD EST SOUVENT L'OBJET DE PRESSIONS

Jean Bernier^a, Jacques Rouleau^a et Hubert Laforge^b

a : Centre de Recherches, Hôpital Laval, Québec

b : Décanat des Sciences Sociales, Université Laval

Introduction

L'avènement d'ordinateurs dotés de logiciels de tout genre s'avère d'une grande utilité dans tous les domaines, y compris dans la recherche scientifique.

Dans le cas qui nous intéresse, soit la recherche clinique ou expérimentale par approche inférentielle, le nombre d'utilisateurs de logiciels statistiques atteint des proportions gigantesques. Les fournisseurs s'efforcent donc de simplifier de plus en plus la programmation donnant accès aux sous-routines, qui permettent d'effectuer la plupart des tests statistiques élaborés jusqu'à ce jour par les mathématiciens. On se rend compte maintenant du fait que ces logiciels, conçus pour être accessibles au moins avertis, exigent paradoxalement une compréhension parfaite des tests utilisés, afin de ne pas tomber dans des "pièges"

qui risqueraient de conduire à des interprétations erronées des résultats. La meilleure garantie contre des erreurs de traitement d'analyses et d'interprétations est encore une planification rigoureuse; donc tout repose sur la façon dont seront recueillis les résultats, et sur les tests statistiques qui seront employés pour vérifier les hypothèses. Ceci devrait être déterminé avant le début des expériences.

De façon à démontrer les dangers générés par l'utilisation de ces logiciels et en même temps pour faire en quelque sorte une certaine mise au point sur l'approche inférentielle, nous avons répertorié quelques exemples dans le domaine de la recherche en physiologie cardiaque.

Il n'est pas de notre intention de passer en revue tous les tests statistiques, mais nous nous attarderons presque exclusivement aux tests de comparaison des moyennes et plus précisément à l'analyse de variance, car elle possède une grande souplesse et recoupe presque tous les autres tests du genre.

Rappels sur l'analyse de variance à un, deux et trois facteurs

On retrouve au Tableau I, un bref rappel sur l'analyse de variance. Dans cet exemple, trois groupes de trois sujets (X_{Cj} , X_{1j} et X_{2j}) sont soumis chacun à un des trois niveaux d'un traitement "A" quelconque (niveau "C" (contrôle), 1 et 2). Pour chaque groupe, il est donc possible de calculer une moyenne des scores (\bar{X}_C , \bar{X}_1 et \bar{X}_2) et une somme des carrés

des écarts à cette moyenne (SS_c , SS_1 et SS_2). On peut calculer aussi une moyenne générale (\bar{X}) et une somme des carrés générales (SS Totale).

Tableau I. Rappel sur l'analyse de variance

FACTEUR A (FIXE)		
AC	A ₁	A ₂
SUJET X _C .	SUJET X ₁ .	SUJET X ₂ .
1 X _{C,1}	4 X _{1,4}	7 X _{2,7}
2 X _{C,2}	5 X _{1,5}	8 X _{2,8}
3 X _{C,3}	6 X _{1,6}	9 X _{2,9}
$\bar{X}_c = \sum X_{ci}/3$	$\bar{X}_1 = \sum X_{1i}/3$	$\bar{X}_2 = \sum X_{2i}/3$
$SS_c = \sum (X_{ci} - \bar{X}_c)^2$	$SS_1 = \sum (X_{1i} - \bar{X}_1)^2$	$SS_2 = \sum (X_{2i} - \bar{X}_2)^2$

$$\bar{X} = \sum X_{.i}/9$$

$$SS \text{ TOTALE} = \sum (X_{.i} - \bar{X})^2$$

$$SS \text{ INTER} = 3 \sum (X_{.j} - \bar{X})^2$$

$$\text{RÉSIDUS} = SS \text{ INTRA} = \sum SS_i$$

$$\text{AUSSI} \quad SS \text{ INTRA} = SS \text{ TOTALE} - SS \text{ INTER}$$

E(Ho FAUSSE)
$\frac{\sigma^2}{2} \text{ TRAITEMENT} + \sigma^2 \epsilon$
$\sigma \epsilon$

Selon la théorie de l'analyse de variance, sous l'hypothèse où le traitement n'a aucun effet (Ho vraie), la variance des moyennes de groupe autour de la moyenne générale est comparable par un facteur n (groupes) près, à la variance des individus autour de la moyenne de leur groupe respectif. Ici les variance des moyennes et variance des individus (variance des scores), sont représentées respectivement par SS inter et SS intra qu'on appelle aussi variance résiduelle (résidus) ou erreur d'échantillonnage.

Sous l'hypothèse H_0 fautive, on devrait donc s'attendre à ce que la variance des moyennes soit plus grande que celle des scores. Le test de l'analyse de variance repose donc sur le rapport $(SS \text{ inter}/(k-1))/(SS \text{ intra}/(N-k))$ où k est le nombre de niveaux de A et N le nombre de sujets. On voit que la variance résiduelle peut aussi être obtenue par soustraction de la SS inter à la SS totale. En bas à droite on a représenté les espérances mathématiques sous H_0 fautive dans un tel modèle.

Rappelons que les conditions essentielles à l'analyse de variance sont des distributions intragroupe normales et l'homogénéité des variances d'un groupe à l'autre (d'un niveau du traitement à l'autre).

Au Tableau II, on retrouve un deuxième exemple ne comprenant cette fois-ci que trois sujets, soumis chacun successivement, au trois niveaux du facteur A (A_c , A_1 et A_2), ce que certains auteurs (Kirk, 1968) appellent plan à mesures répétées. Deux problèmes sont générés par ce type de modèle. Premièrement, la variance intertraitement (SS inter) en fait une variance intrasujet; alors que la variance intratraitement ou variance des scores est, elle, une variance intersujet-intra A; appelons-la SS intra (A). Le rapport SS inter / SS intra (A) risque donc d'être réduit et ainsi, la probabilité que ce rapport soit plus grand qu'une certaine valeur $F(\alpha, n \text{ et } k)$ théorique selon la table de Fisher, est réduite aussi. On voit que le problème réside dans le choix du terme d'erreur.

Tableau II. L'analyse de variance à plusieurs facteurs de traitement

		FACTEUR A (FIXE)			
		A _c	A ₁	A ₂	
FACTEUR SUJET (ALÉATOIRE)		X _{c.}	X _{1.}	X _{2.}	\bar{X}
	1	X _{c,1}	X _{1,1}	X _{2,1}	$\bar{X}_{.1}$
	2	X _{c,2}	X _{1,2}	X _{2,2}	$\bar{X}_{.2}$
	3	X _{c,3}	X _{1,3}	X _{2,3}	$\bar{X}_{.3}$
	$\bar{X}_{c.}$	$\bar{X}_{1.}$	$\bar{X}_{2.}$	$\bar{X}_{..}$	

SS (INTRA TRAITEMENT)
= SS (INTER SUJET)

$$SS (\text{INTER TRAITEMENT}) : K \sigma_A^2 + K \sigma_B^2 + \sigma_{\text{SUJET}}^2 + \sigma_{\epsilon}^2 ;$$

$$SS (\text{INTRA TRAITEMENT}) : K \sigma_B^2 + \sigma_{\text{SUJET}}^2 + \sigma_{\epsilon}^2 ;$$

$$P \left[\frac{SS (\text{INTER TRAITEMENT})}{SS (\text{INTRA TRAITEMENT})} > F(N, K) \right] \text{ EST RÉDUITE}$$

Afin de solutionner ce premier problème, il suffit de faire intervenir dans le plan d'analyse un deuxième facteur (facteur sujet). En effet, l'introduction du facteur sujet à effet aléatoire (car les individus sont habituellement tirés au hasard d'une population de N sujets), aura pour effet de soustraire des résidus (SS intra), la variance des moyennes de chaque individu (\bar{X}_1, \bar{X}_2 et \bar{X}_3) autour de la moyenne générale ($\bar{X}_{..}$). Appelons cette variance SS inter (S) (SS Inter sujet tout "A"). On a donc:

$$SS \text{ inter (A)} = 3 \sum (\bar{X}_A - \bar{X}_{..})^2, \quad (1)$$

$$SS \text{ inter (S)} = 3 \sum (\bar{X}_S - \bar{X}_{..})^2, \quad (2)$$

$$SS \text{ intra (A)} = \sum SS_A, \quad (3)$$

$$SS \text{ intra} = SS \text{ intra (A)} - SS \text{ inter (S)}, \quad (4)$$

où \bar{X}_A = moyenne par niveau de "A", \bar{X}_S = moyenne par sujet, $\bar{X}_{..}$ = moyenne générale, SS_A = somme des carrés par niveau de "A".

Deuxièmement, nous voyons au bas à droite qu'un terme ($\kappa_A \sigma^2$ Sujet) s'ajoute aux espérances mathématiques de l'évaluation de SS inter (A). Il provient de fait que le facteur sujet est un facteur aléatoire. Il est donc nécessaire de tenir compte de ce terme dans l'analyse. Nous verrons de quelle façon dans les prochains exemples.

On retrouve au Tableau III un troisième exemple, plus complexe, où deux groupes (B_1 et B_2) comprenant chacun trois sujets (X_i), sont soumis successivement à deux niveaux d'un facteur "A" quelconque (niveaux A_1 et A_2). Pour mieux illustrer l'exemple, supposons que deux groupes de sujets sont soumis sous l'effet (fixe) de deux anesthésiques différents à deux étapes successives d'une même chirurgie (fixe). Le point à retenir ici, est que le terme d'erreur pour "A" n'est pas le même que pour "B". En effet, pour le facteur "B" SS intra est bien la somme des SS intra cellule (c'est-à-dire SS intra (A*B)), alors que pour le facteur "A", à la manière de l'exemple précédent, SS intra est SS intra (A*B) à laquelle on soustrait la variance des sujets autour de la moyenne de leur groupe (B_1 ou B_2). Appelons cette dernière SS inter (S*B). Le facteur sujet (B) est aussi un terme à effet aléatoire, un terme ($\kappa_A \sigma^2$ sujet (B)) s'ajoutera donc aux espérances mathématiques de la SS de chacun des facteurs.

TABLEAU III. L'analyse de variance à plusieurs facteurs de traitement

		FACTEUR A (CHIRURGIE) (FIXE)			
		A ₁	A ₂		
FACTEUR B ANESTHÉSIEQUE (FIXE)	B ₁	SUJET (RANDOM) 1	(A ₁ B ₁) ₁	(A ₂ B ₁) ₁	\bar{x}_1
		2	(A ₁ B ₁) ₂	(A ₂ B ₁) ₂	\bar{x}_2
		3	(A ₁ B ₁) ₃	(A ₂ B ₁) ₃	\bar{x}_3
					$\bar{x}_{.B1}$
	B ₂	4	(A ₁ B ₂) ₄	(A ₂ B ₂) ₄	\bar{x}_4
		5	(A ₁ B ₂) ₅	(A ₂ B ₂) ₅	\bar{x}_5
6		(A ₁ B ₂) ₆	(A ₂ B ₂) ₆	\bar{x}_6	
				$\bar{x}_{.B2}$	
		$\bar{x}_{A1.}$	$\bar{x}_{A2.}$	$\bar{x}_{..}$	

$$SS \text{ INTER A} = 2\sum(\bar{x}_{A1.} - \bar{x}_{..})^2 + (\bar{x}_{A2.} - \bar{x}_{..})^2$$

$$SS \text{ INTER B} = 2\sum(\bar{x}_{.B1} - \bar{x}_{..})^2 + (\bar{x}_{.B2} - \bar{x}_{..})^2$$

$$\text{RÉSIDUS POUR B} = \sum SS \text{ INTRA CELLULE} = \sum SS \text{ INTER SUJETS (A-B)}$$

$$\text{RÉSIDUS POUR A} = \text{RÉSIDUS POUR B} - (\sum(\bar{x}_1 - \bar{x}_{.B1})^2 + \dots + (\bar{x}_3 - \bar{x}_{.B1})^2 + \sum(\bar{x}_4 - \bar{x}_{.B2})^2 + \dots + (\bar{x}_6 - \bar{x}_{.B2})^2)$$

SI Ho(B) FAUSSE

Application a la recherche en cardiologie expérimentale

Le quatrième exemple est tiré de nos récentes recherches en physiologie cardiaque, il permettra d'intégrer les notions précédentes, de voir l'utilité et la théorie de l'analyse de covariance, ainsi que d'introduire l'analyse des interactions entre deux ou plusieurs facteurs. Il constitue un cas type de l'étude de la relation pression coronarienne-débit myocardique (RPD) fréquemment utilisé en laboratoire.

Ici, nous avons étudié la RPD chez huit sujets soumis successivement et de façon aléatoire (ne pas confondre avec facteur à effet aléatoire) à deux niveaux (fixes) de pression

ventriculaire gauche (Press. V.G.). Voir le Tableau IV. L'hypothèse de travail était: l'abaissement de la pression ventriculaire modifie la RPD et favorise ainsi une meilleure perfusion (débit myocardique) dans le sousendocarde. Nous verrons pourquoi c'est la pression coronarienne (P. Cor.) qui fut considérée comme covariable (nuisible).

TABLEAU IV. L'analyse de covariance,
(exemple concret)

CLASSES	NOMBRE DE NIVEAUX	VALEURS	EFFETS
SUJETS	8	1 à 8	ALÉATOIRE
TRAITEMENT (PRESS.V.G.)	2	BASSE ET HAUTE	FIXE
VARIABLE DÉPENDANTE: DÉBIT MYOCARDIQUE SUBENDOCARDE			
COVARIABLE (NUISIBLE): P-COR. (SUJET)			

Le Tableau V représente schématiquement le tableau des données chez nos sujets. On voit que chaque animal fut soumis aléatoirement à la séquence Press. V.G. basse suivie de haute ou bien Press. V.G. haute suivie de basse. Afin d'étudier la RPD, les mesures ont été répétées quatre fois pour chaque niveau de Press. V.G. en modifiant la P. Cor. à chaque fois. Les RPD sont représentées à droite du tableau où on retrouve aussi la valeur de la pente et le degré de signification de la relation. Le test d'analyse de covariance portait donc sur les valeurs moyennes de débit sousendocardique à Press. V.G. basse et haute, en tenant compte de la variance intersujet.

TABLEAU V. Tableau des données

ANIMAL	OBS	PRESS.V.G.	P.COR.	DEBIT MYOCARD.	NUMERO SEQUENTIEL	SEQUENCE	PENTE RELN. DEBIT= P.COR.
1	1	BASSE	60	505	1	A	10,7 (P < 0.004)
1	2	BASSE	46	385	1	A	
1	3	BASSE	36	215	1	A	
1	4	BASSE	30	107	1	A	
1	5	HAUTE	16,2 (P < 0.03)
1	6	HAUTE	68	831	2	A	
1	7	HAUTE	47	388	2	A	
1	8	HAUTE	36	165	2	A	
.	
.	
.	
8	1	HAUTE	112	882	1	B	15,4 (P < 0.05)
8	2	HAUTE	94	342	1	B	
8	3	HAUTE	68	167	1	B	
8	4	HAUTE	62	98	1	B	
8	5	BASSE	80	748	2	B	12,0 (P < 0.03)
8	6	BASSE	60	304	2	B	
8	7	BASSE	48	172	2	B	
8	8	BASSE	36	80	2	B	

. VALEUR MANQUANTE

Notez premièrement que les valeurs de débit à l'intérieur d'un même niveau Press. V.G. sont grandement variables. Ceci est dû à la modification de la P. Cor. par l'intermédiaire de la R.P.D., ce qui a pour effet de camoufler d'éventuelles différences entre les débits moyens à Press. V.G. basse et haute; cela constitue le premier biais du modèle expérimental.

Les valeurs moyennes (pentes et ordonnées à l'origine) à Press. V.G. basse ont été comparées à celles obtenues à Press. V.G. haute. Les pentes étaient égales alors que les ordonnées à l'origine (pressions à zéro débit) étaient différentes ($P < 0,05$).

On note aussi que les valeurs de P. Cor. étaient en moyenne plus élevées pour les Press. V.G. hautes que pour les basses, ce qui constitue le deuxième biais du modèle.

Si on étudie l'équation générale de régression entre deux variables x et y,

$$Y'_i = (B(X_i - \bar{X}) + \bar{Y}) \quad (5)$$

où Y'_i = Y prédit pour une valeur de X_i ,
 \bar{X} et \bar{Y} = les moyennes pour X et Y,
 B = la pente de la relation,
 $\bar{Y} - B\bar{X}$ = l'ordonnée à l'origine,

on peut tirer que:

$$Y_i \text{ corrigé} = Y_i - Y'_i - \bar{Y}, \quad (6)$$

et enfin que:

$$Y_i \text{ corrigé} = Y_i - B(X_i - \bar{X}). \quad (7)$$

On note que seule la pente est impliquée dans l'analyse de covariance. Pour ces raisons, nous avons utilisé comme facteur de correction une seule RPD globale pour chaque sujet (P. Cor. (sujet)). Ceci permet en effet de ramener toutes les valeurs de débit autour d'une P. Cor. moyenne pour chaque sujet, donc de corriger les deux biais à la fois. Certains logiciels fournissent différents calculs de "SS" qui permettent de soustraire les effets dus aux facteurs aléatoires (2). Le Tableau VI présente les espérances mathématiques de deux types de somme de carrés pour le modèle précédent sous (H_0 fausse). Pour les SS de type I, le facteur "traitement" (Press. V.G.) comprend une partie de la "SS" de la covariable P. Cor. (sujet) provenant des effets aléatoires, alors que les "SS" de type III sont "raffinées" et ne comportent plus que les effets simples. La solution, pour les logiciels ne permettant pas le calcul de différente "SS", consiste à intervenir l'ordre d'inclusion des différents facteurs. Au

TABLEAU VI. Espérances mathématiques des sommes des carrés

DE TYPE I

SOURCE	
SUJET (RANDOM)	$\frac{\text{RÉSIDUS}}{\text{VAR}(\text{ERREUR}) + 7\text{VAR}(\text{SUJET}) + \text{Q}(\text{PRESS-V.G.}), \text{P-COR.}(\text{SUJET}))$
TRAITEMENT	$\text{VAR}(\text{ERREUR}) + \text{Q}(\text{PRESS-V.G.}), \text{P-COR.}(\text{SUJET}))$
COVARIABLE	$\text{VAR}(\text{ERREUR}) + \text{Q}(\text{P-COR.}(\text{SUJET}))$

DE TYPE III

SUJET	$\text{VAR}(\text{ERREUR}) + 0.5 \text{VAR}(\text{SUJET})$
TRAITEMENT	$\text{VAR}(\text{ERREUR}) + \text{Q}(\text{PRESS-V.G.})$
COVARIABLE	$\text{VAR}(\text{ERREUR}) + (\text{P-COR.}(\text{SUJET}))$

Tableau VII, on voit que la "SS" de type I égale celle de type III pour le facteur qui a été inclus en dernier dans l'analyse, dans ce cas-ci, le traitement.

Le Tableau VIII présente les résultats de l'analyse lorsque la covariable P. Cor. (sujet) n'est pas incluse dans le modèle. On note que le modèle n'est pas significatif ($p > F = 0,3$), pas plus que les effets du traitement ($p > F = 0,15$), le terme d'erreur SS intra étant trop important. Les résultats de l'analyse avec inclusion de la covariable P. Cor. (sujet) sont présentés au Tableau IX. On voit que le modèle est significatif ($p > F = 0,001$), que l'effet du traitement (Press. V.G.) modifie le débit tel que représenté par Type III SS pour le traitement ($p > F = 0,016$) et qu'il était justifié de soustraire la variance introduite par la modification de la P. Cor. (type III SS

TABLEAU VII. Solution pour logiciels ne permettant pas de calcul de différentes SC

* ORDRE D'INCLUSION DES FACTEURS:

ESPÉRANCES MATHÉMATIQUES DES SOMMES DE CARRÉS:

DE TYPE I

SOURCE

SUJET(RANDOM) VAR(ERREUR) + 7 VAR(SUJET) + 0(P.COR.(SUJET), PRESS.V.G.)
/RÉSIDUS

COVARIABLE VAR(ERREUR) + 0(P.COR.(SUJET), PRESS.V.G.)

TRAITEMENT VAR(ERREUR) + 0(PRESS.V.G.)

DE TYPE III

SUJET(RANDOM) VAR(ERREUR) + 0.5 VAR(SUJET)

COVARIABLE VAR(ERREUR) + 0(P.COR.(SUJET))

TRAITEMENT VAR(ERREUR) + 0(PRESS.V.G.)

TABLEAU VIII. Résultats sans l'inclusion de la covariable pression coronarienne

SOURCE	DDL	SOMME DES CARRÉS (SS)	MS	F	P > F
MODEL	8	340951	42619	1.24	0.3
ERREUR	47	1619391	34455		
TOTAL (CORRIGÉ)	55	1960342			

SOURCE	TYPE III SS	P > F
SUJET(RANDOM)	245545	0.43
TRAITEMENT	73424	0.15

TABLEAU IX. Résultats avec l'inclusion de la covariable pression coronarienne

SOURCE	DDL	SOMME DES CARRÉS (SS)	MS	F	P > F
MODEL	16	1645347	102834	12.73	0.001
ERREUR	39	314995	8077		
TOTAL (CORRIGÉ)	55	1960342			

SOURCE		TYPE I SS	P > F	TYPE III SS	P > F
SUJET	7	267526	0.0006	94936	0.143
TRAITEMENT	1	73425	0.0045	51298	0.016
COVARIABLE	8	1304397	0.0001	1304396	0.0001

DÉBITS (MOYENNE (DS))

TRAITEMENT	AVANT COVARIANCE	APRÈS COVARIANCE	
BASSE	267 (153)	339 (54)	P < 0.016
HAUTE	349 (220)	269 (61)	

pour covariable) aux résidus SS intra ($p > F = 0,0001$). De plus, il est à noter que, comme prévu, la "SS" de type I du terme traitement est plus importante que celle de type III car elle comprend une partie de la SS du terme suivant (covariable).

Enfin, le tableau montre les valeurs de débit moyen et déviation standard (DS) pour chaque niveau de Press. V.G. avant et après ajustement par covariance. La proportion de débit à basse sur débit à haute Press. V.G. est inversée après ajustement. Cela s'explique par la correction du deuxième biais, induit par l'élévation de la pression moyenne de perfusion (P. Cor.) suite à l'élévation de la Press V.G.. De plus, on note que DS après ajustement est

réduite de plus de 80%. Cette proportion de variance correspond à celle introduite par la RPD, le premier biais.

Par ailleurs, comme les deux niveaux du traitement Press. V.G. étaient administrés successivement aux mêmes sujets, il était permis de soupçonner que l'ordre dans lequel ces niveaux apparaissaient pouvait avoir une influence sur les résultats. De façon à pouvoir détecter une influence potentielle, les niveaux de Press. V.G. ont été attribués au hasard à chaque individu. Au Tableau V, on peut remarquer que le sujet 1 a reçu la séquence basse suivie de haute alors que le sujet 8 a reçu la séquence contraire. Le même tableau présente aussi deux façons d'interpréter la séquence d'attribution des niveaux de traitement: 1) de niveau "1" ou "2" a été attribué au facteur "Numéro Séquentiel" selon que le niveau de Press. V.G. (haute ou basse) a été effectué en premier ou en second lieu au cours de l'expérience. Nous verrons que cette façon d'évaluer l'interaction est erronée; 2) dans la seconde façon, le niveau "A" pour le facteur "Séquence" représente la séquence "basse" suivie de "haute" et le niveau "B" la séquence contraire. Ces deux interprétations sont reportées graphiquement à l'aide de moyennes des scores fictives qui permettent une meilleure visualisation du problème que ne le font les moyennes réelles. La Figure 1 représente la première interprétation. En abscisse, on retrouve le numéro séquentiel, en ordonnée les moyennes fictives, et les droites relient les moyennes provenant des mêmes niveaux du traitement Press. V.G. Le non-parallélisme des droites nous laisse soupçonner une

interaction positive qui pourrait être confirmée par l'analyse de variance; alors qu'en réalité, la divergence vient du fait que les données pour les moyennes reliées par les droites proviennent d'individus différents. On se rappellera que les comparaisons devaient nécessairement être pairées.

La Figure 2 montre la représentation de la deuxième interprétation pour les mêmes moyennes (fictives). En abscisse, on retrouve les niveaux du traitement et les deux droites représentent les deux séquences d'attribution possibles (A ou B)

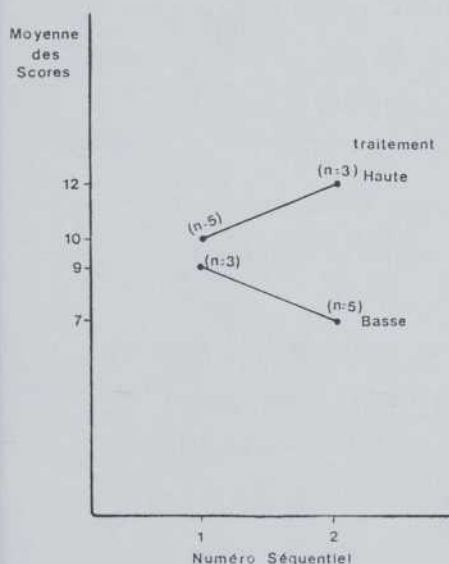


FIGURE 1. Evaluation erronée de l'interaction entre un traitement et l'ordre dans lequel il a été administré

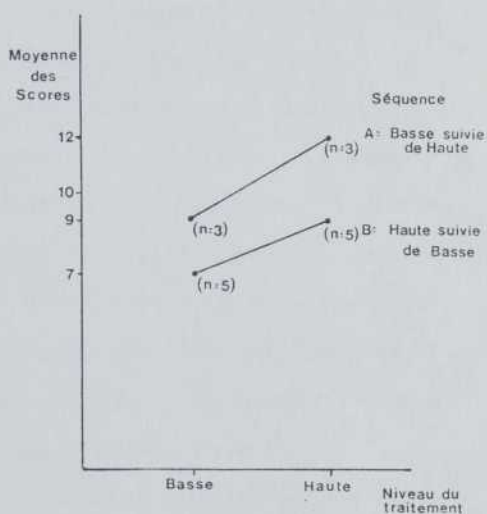


FIGURE 2. Evaluation juste

des niveaux de Press. V.G. On remarque que le non-parallélisme est disparu alors que les droites relient les moyennes provenant des mêmes individus (paireés). On peut voir que trois sujets ont reçu la séquence A alors que les cinq autres ont reçu la séquence B.

L'analyse des interactions

Enfin, voici quatre points à retenir au sujet des interactions.

1. L'interaction avec un facteur aléatoire ajoute à chaque terme un facteur supplémentaire. Dans l'Exemple 1 le terme Q (sujet * traitement) apparaît partout et les SS de type I sont égales à celles de type III.

Exemple 1 : Espérances mathématiques des sommes de carrés.

Modèle : Débit = Sujet + traitement + (sujet * traitement),

Source : de type I SS = de Type III,

Sujet : VAR (erreur) + 2 VAR (Sujet) + Q (Sujet * traitement)

Traitement: VAR (erreur) + Q (traitement, sujet * traitement),

Sujet * traitement: VAR (erreur) + Q (sujet * traitement).

La seule démarche possible afin de pouvoir tester les effets simples est la suivante:

- A) : faire intervenir le(s) terme(s) "interaction" en dernier dans l'analyse afin de pouvoir en vérifier les effets simples. Lorsque plusieurs interactions sont à tester, recommencer l'analyse en les incluant à tour de rôle en dernier;

- B) : par la suite, suivant que les interactions sont déclarées significatives ou non, les conserver ou les retirer de l'analyse;
- C) : si une ou plusieurs interaction(s) est(sont) significative(s), reprendre l'analyse et tester les facteurs d'intérêt (ex.: traitement) en présence de celle(s)-ci, mais en les incluant en dernier dans l'analyse.
2. Toute addition de facteur soustrait sa SS au terme SS intra (ERREUR) car $SS_{\text{intra}} = SS_{\text{totale}} - SS_A - SS_B - SS(A * B)...$

Dans un exemple simplifié tiré des données du Tableau V où une moyenne fut calculée pour chaque niveau de Press. V.G. pour chaque sujet, on peut voir dans l'Exemple 2 qu'à la limite, si on ajoute des termes interactions jusqu'à recouper tous les niveaux possibles, le modèle "attrapera" toute la variance disponible alors que les résidus (ERREUR) seront nuls. En fait, le calcul d'une variance intra est impossible puisque les cellules (groupes) ne sont plus constituées que d'une donnée.

Exemple 2 : A la limite les résidus sont nuls.

Modèle : Débit = Sujet + traitement + sujet * traitement,

Source :	DDL	Somme des carrés SS	MS	F	P > S,
Modèle :	15	121406	8094	9999,99	0,0000,
Erreur :	0	0,000	0,000	-	- .

Bien qu'il soit absurde, on voit que le modèle est hautement significatif.

3. L'interaction d'un bloc d'échantillonnage (ex.: sujet) avec un traitement est impensable.

En effet, comment peut-on imaginer que des sujets (ou blocs) différents puissent répondre différemment à un même traitement, sans admettre que ces sujets (ou blocs) aient été tirés de populations différentes? Si tel est le cas alors les variances d'un niveau de traitement à l'autre, d'un sujet à l'autre ou d'un bloc à l'autre devraient ne pas être homogènes.

4. Pour détecter une interaction, il est nécessaire que le facteur soupçonné d'interagir sur les résultats ne soit pas confondu (superposé) avec les traitements.

Dans l'Exemple 2, l'ordre d'administration du traitement Press. V.G. fut préalablement choisi au hasard, afin de voir s'il pouvait interagir sur les résultats. Si la même séquence (ex.: Basse suivie de Haute) avait été administrée à chaque individu, il aurait été impossible de tester l'interaction.

Conclusion

Même si la plupart des logiciels statistiques sont relativement faciles à utiliser et permettent l'emploi de tests complexes, ils ne constituent qu'un outil de calcul. On ne doit donc les utiliser qu'à la condition de connaître exactement la démarche qu'ils préconisent et de savoir si celle-ci correspond bien à nos attentes. Contrairement aux désirs des fournisseurs, nous croyons que les logiciels les plus évolués sont pour les gens les plus expérimentés.

Références

- Kirk, R.E. (1968) : **Experimental Design : procedures for the behavioral sciences**. Wadsworth Publishing, California.
- SAS User's Guide, (1982) : **Statistics**, SAS Institute Inc., Cary, North Carolina, Fifth Edition.



CHAPITRE V

ETUDE PAR SIMULATION NUMERIQUE DE L'EFFET D'UNE PERTURBATION SUR LA RYTHMICITE DE LA FIBRE DE PURKINJE

Christian Boulay et Jean-Pierre Drouhard

Institut de Génie Biomédical, Ecole Polytechnique
et Université de Montréal

Introduction

Dans le muscle cardiaque, les fibres de Purkinje servent en général à la propagation de l'activation provenant du noeud sinusal pour synchroniser la contraction ventriculaire. Cependant, lorsque l'on isole une de ces fibres, celle-ci présente une activité rythmique spontanée moins rapide qui nous permet de la considérer comme un oscillateur biologique autonome. Cette activité spontanée a été reconstruite en utilisant le modèle de McAllister, Noble et Tsien (1975), à partir duquel nous avons déterminé les caractéristiques de cet oscillateur en établissant, d'une part, les courbes de réponse à différents types de stimuli dépolarisants et hyperpolarisants et, d'autre part, les courbes d'intensité et de durée liminaires qui permettent la synchronisation de l'activité automatique.

Cette dernière étude nous a montré que la synchronisation de l'activité spontanée était essentiellement due à une quantité de charges liminaire dont la valeur dépendait de la position du stimulus

perturbateur dans le cycle d'oscillation libre. De plus, cette étude a permis de préciser les périodes absolue et relative mais, surtout, de montrer que le modèle reproduisait également la période de surexcitabilité qui est généralement observée sur les préparations biologiques.

Méthode

McAllister, Noble et Tsien (1975) ont proposé un modèle mathématique pour reconstruire l'activité électrique de la fibre de Purkinje. Celui-ci est constitué d'une capacité membranaire avec, en parallèle, sept branches représentatives des courants ioniques sous-jacents au potentiel d'action de Purkinje soit: le courant sodium, le courant entrant lent (calcium), le courant chlore, le courant potassium d'arrière plan, le courant potassium de l'activité automatique et les courants potassium de repolarisation rapide et lent. Le comportement dynamique de chacun de ces courants est décrit par des expressions de type Hodgkin-Huxley qui utilisent des variables régies par des équations différentielles non linéaires du premier ordre. Le potentiel d'action membranaire est obtenu en résolvant numériquement cet ensemble d'équations avec une technique d'intégration hybride déjà décrite (Drouhard et Roberge, 1982).

Une stimulation en courant a été utilisée pour induire ce que l'on appelle un décalage de phase dP défini comme étant la différence entre la période de base T_c et la période T_r résultant de la stimulation ($dP = T_c - T_r$). Trois paramètres caractérisent la stimulation en courant: son intensité I_{stim} (en μA), sa durée D_{stim} (en ms) et sa position dans le cycle d'oscillation libre T_{stim} (en ms) mesurée à partir de l'activation du potentiel

d'action. Les courbes de réponse de l'oscillateur ont été obtenues en traçant la courbe du décalage de phase dP en fonction de l'un des paramètres de la stimulation. La procédure a été la suivante: pour une position de stimulation T_{stim} donnée et pour une durée de stimulation D_{stim} fixe de 4 ms, on exécutait plusieurs simulations pour diverses intensités de stimulation I_{stim} . Puis, pour ce même T_{stim} , on maintenait I_{stim} constant à 2 μA et cette fois, on faisait varier D_{stim} .

A partir d'une certaine valeur de l'intensité ou de la durée de la stimulation, l'activité de la fibre de Purkinje se synchronise sur celle-ci. Ceci nous a conduit à la définition du courant ou de la durée liminaire (I_{lim} ou D_{lim}) qui est la valeur de l'intensité ou de la durée tout juste nécessaire pour amener le potentiel membranaire au seuil d'activation d'un nouveau potentiel d'action.

Résultats

Stimuli dépolarisants

La Figure 1 montre les courbes de réponse obtenues, d'une part, en fonction de l'intensité du stimulus (Fig. 1A) et, d'autre part, en fonction de la durée du stimulus (Fig. 1B) pour différents instants de stimulation. Lorsque la stimulation est située dans la période réfractaire absolue ($T_{stim}=230$ ms), il n'y a pas de différence notable dans l'activité automatique de la fibre ($dP=0$). C'est dans la période réfractaire relative ($T_{stim}>370$ ms) que l'on commence à avoir une réponse active pour des valeurs relativement élevées du courant de stimulation.

La Figure 1A montre également que la réponse à des stimulations situées dans la fenêtre de surexcitabilité ($T_{stim}=385$ ms) demande un courant liminaire de valeur relativement moins élevée. Enfin, pour des stimulations appliquées assez tardivement dans la phase de dépolarisation lente ($T_{stim}=1130$ ms), la réponse est toujours

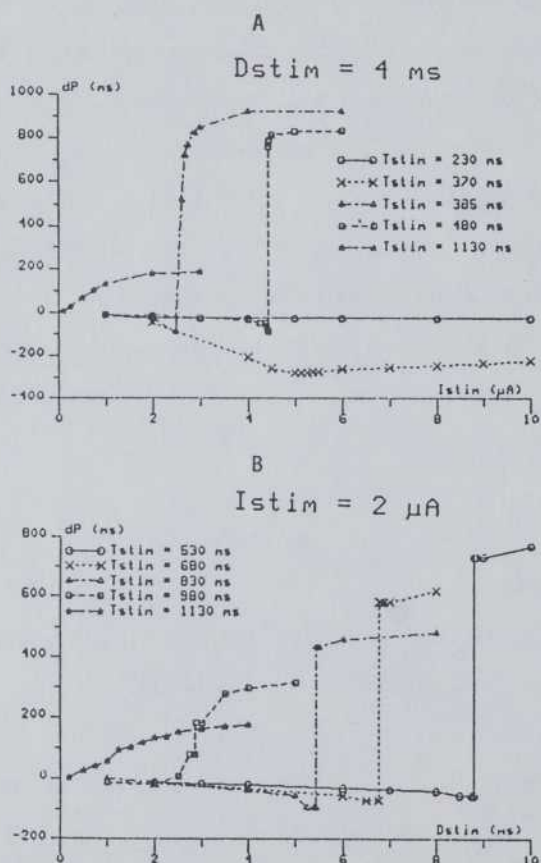


FIG. 1. Courbes de réponse obtenues en fonction de l'intensité (A) ou de la durée (B) d'un stimulus dépolarisant pour différents instants de stimulation.

active quelle que soit l'intensité de la stimulation et ce, à cause du fait qu'à ce moment, le potentiel membranaire est relativement proche de la valeur du seuil d'activation du potentiel d'action. Le même genre de résultat est obtenu avec les courbes de réponse en fonction de la durée de stimulation (Fig. 1B).

Ceci nous a amené à examiner la réponse de la fibre en fonction de la quantité de charges induite par la stimulation qui est égale au produit de l'intensité de la stimulation par sa durée. Les courbes de réponse ainsi obtenues pour des stimuli d'intensité ou de durée constante appliqués au même moment au cours du cycle d'oscillation libre se superposent, indiquant ainsi qu'il est possible de prédire uniquement la réponse qu'en termes de charges induites.

Courant liminaire

A partir des courbes de réponse en fonction de l'intensité du stimulus obtenues à différents instants de stimulation (e.g., Fig. 1A), nous pouvons établir la courbe du courant liminaire en fonction de l'instant d'application du stimulus et la situer par rapport au potentiel d'action, tel qu'illustré à la Figure 2A. Cette représentation permet de mieux préciser les périodes réfractaires absolue et relative, mais surtout de bien mettre en évidence la fenêtre de surexcitabilité qui se situe autour de 400 ms après le déclenchement du potentiel d'action.

Dans le but de bien illustrer l'effet des stimuli dépolarisants appliqués à différents moments de l'activité de la fibre de Purkinje, nous pouvons superposer la courbe du potentiel d'action aux courbes de réponse correspondant à des stimuli dont

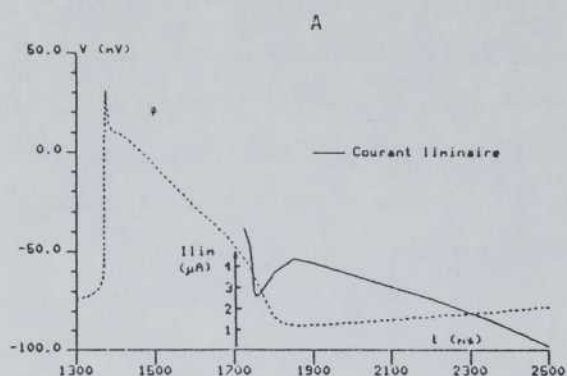


FIG. 2. A) Superposition de la courbe du courant linéaire sur celle du potentiel d'action;
 B) Superposition de quelques courbes de réponse sur celle du potentiel d'action.

les intensités sont les plus représentatives (Fig. 2B). On remarque qu'un stimulus de $2 \mu\text{A}$ ne provoque aucune réponse active jusqu'à un stade passablement avancé de la dépolarisation lente. L'effet d'un stimulus de $3 \mu\text{A}$ est beaucoup plus intéressant puisque, vers la fin de la repolarisation finale, la réponse

devient brusquement active et, environ 30 ms plus tard, redevient aussi brusquement inactive. Ce comportement est représentatif de la fenêtre de surexcitabilité comme le montre la correspondance temporelle entre les figures 2A et 2B. Quant à un stimulus de 5 μ A, il donne toujours une réponse active dès le début de la fenêtre de surexcitabilité.

Stimuli hyperpolarisants

La Figure 3 montre les courbes de réponse obtenues avec des stimuli hyperpolarisants qui tendent à rendre le potentiel membranaire plus négatif que la normale. Dans ce cas, on

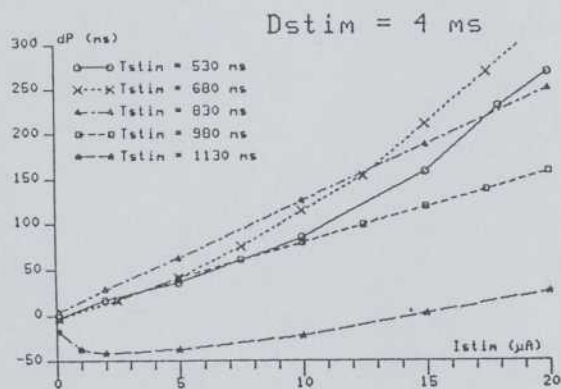


FIG. 3. Courbes de réponse obtenues en fonction de l'intensité d'un stimulus hyperpolarisant pour différents instants de stimulation.

remarque principalement un comportement tout-à-fait linéaire lorsque les stimuli sont appliqués à mi-chemin de la phase de dépolarisation lente ($680 \text{ ms} < T_{\text{stim}} < 1130 \text{ ms}$). Cependant, à un stade très avancé de cette phase ($T_{\text{stim}} = 1130 \text{ ms}$), on voit que la courbe passe par un extrémum et que le décalage de phase est négatif,

indiquant ainsi un allongement de la période relative contrairement à ce qui était observé au préalable. Cette différence de comportement peut s'expliquer par le fait que, dans cette partie de la phase de dépolarisation lente, il y a un changement de dominance dans le type de courant impliqué dans le mécanisme de dépolarisation (activation d'un courant entrant au lieu de la désactivation d'un courant sortant).

Conclusion

Cette étude par simulation numérique des effets d'une perturbation sur la rythmicité de la fibre de Purkinje a permis de faire ressortir le fait qu'un stimulus de courant dépolarisant peut occasionner deux types de perturbation. Ainsi, une stimulation infra-liminaire ne produira qu'une perturbation passive illustrée uniquement par un allongement de la période de base, tandis qu'une stimulation supra-liminaire aura pour effet de synchroniser l'oscillateur en déclenchant un nouveau potentiel d'action.

De plus, les simulations portant sur l'intensité et la durée de la stimulation ont montré qu'il était possible de qualifier et de prédire la réponse à un stimulus uniquement en termes de quantité de charges induite et ainsi d'utiliser la notion de quantité de charges liminaire pour décrire la synchronisation de l'oscillateur.

Nous pouvons conclure en indiquant que la simulation numérique sur un modèle mathématique est une méthode d'analyse avantageuse à bien des points de vue. Tout d'abord,

l'interaction est beaucoup plus rapide et les programmes permettent de visualiser l'évolution de plusieurs paramètres qui sont difficilement examinables directement sur des préparations. Toutefois, il faut bien garder à l'esprit que, dans ce cas, nous travaillons sur un modèle qu'il faut continuellement confronter aux expériences physiologiques pour s'assurer de sa fiabilité, comme cela a été fait ici pour la fenêtre de surexcitabilité.

Références

- McAllister, R.E., D. Noble et R.W. Tsien, (1975) : Reconstruction of the Electrical Activity of Cardiac Purkinje Fibres, *J. Physiol.*, **251**, 1-59.
- Drouhard, J.-P. et F.A. Roberge, (1982) : The Simulation of Repolarization Events of the Cardiac Purkinje Fiber Action Potential, *I.E.E.E. Trans. Biomed. Eng.*, **29**, 481-493.



CHAPITRE VI

TRAITEMENT DE L'ÉLECTROMYOGRAMME GLOBAL PAR MICRO-ORDINATEUR

Jean-Marc Grandbois

Professeur de physiologie

Université du Québec à Rimouski

Introduction

L'utilisation de l'informatique s'avère très efficace dans le cadre d'expériences nécessitant la prise automatique de données de nature biologiques ou autres. Il devient facile d'accumuler et de traiter très rapidement une somme importante d'informations et d'obtenir une représentation visuelle instantanée, à l'échelle humaine, de la capture même de ces informations. Ces possibilités ouvrent de nombreuses perspectives dans les domaines d'application les plus variés et c'est le cas, par exemple, des expériences de rétroaction biologique, lesquelles peuvent entre autres utiliser l'électromyogramme comme signal de rétroaction.

L'activité électrique élémentaire ou potentiel d'action des motoneurones médullaires (motoneurones alpha) est directement responsable, avec la participation d'événements ioniques

complexes, de l'activité électrique des fibres musculaires, et par conséquent de leur niveau de tension mécanique. L'électromyographie globale consiste à capter, par l'intermédiaire d'électrodes externes, cette activité électrique musculaire et à la transmettre sur enregistrements permanents (papier) ou temporaires (écran cathodique) après amplification.

La connaissance de l'électromyogramme s'avère utile lors d'entraînements visant, entre autres, la relaxation musculaire ou la réadaptation neuromusculaire. Lorsque ce tracé peut être disponible instantanément, il peut servir de signal de conditionnement ou de rétroaction biologique (biofeedback), ce qui augmente considérablement l'efficacité d'un entraînement au contrôle neuromusculaire.

L'électromyogramme brut, voir Figure 1a, se présente comme un train d'ondes sinusoïdales modulées en amplitude et en fréquence. Ce tracé peut difficilement convenir comme signal de rétroaction puisque le faible niveau de signification de celui-ci détourne l'attention du sujet entraîné vers l'interprétation du tracé plutôt que vers le contrôle musculaire proprement dit.

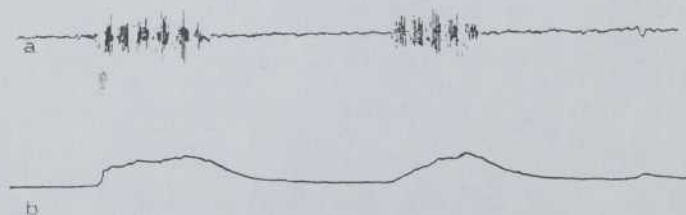


FIG. 1. a) Electromyogramme,
b) Electromyogramme intégré.

Pour devenir hautement significatif, le signal doit passer par un processus d'intégration et de filtration. Il se présente alors, voir Figure 1b, comme un tracé relativement simple et facile d'interprétation. La transformation du signal brut peut être réalisée par un système électronique (tiroir intégrateur) ou par un système informatique. L'objet de notre exposé portera sur ce dernier système.

Il est important de préciser que le but du logiciel présenté n'est pas d'arriver à la formulation mathématique d'un phénomène biologique complexe et imprévisible dans le temps, mais d'arriver à donner une image fiable, instantanée et hautement significative de l'état d'activité d'une fonction biologique, soit l'activité musculaire. Cette image nous apparaît indispensable dans un processus d'apprentissage assisté par rétroaction biologique.

Matériel électronique

A partir d'électrodes cutanées de 1 centimètre carré de surface, le signal est transmis à l'amplificateur bioélectrique modèle AM-601G de Nihon Kohden puis vers le micro-ordinateur par l'intermédiaire d'un convertisseur A/D (8 bits +- 5 volts). Le micro-ordinateur TRS-80, modèle couleur, de Radio Shack est utilisé en raison de son faible coût et de l'excellente performance de son microprocesseur 6809 de Motorola.

La mise au point du matériel informatique est faite par confrontation des tracés sur écran cathodique avec ceux obtenus par traitement de l'électromyogramme au moyen d'un

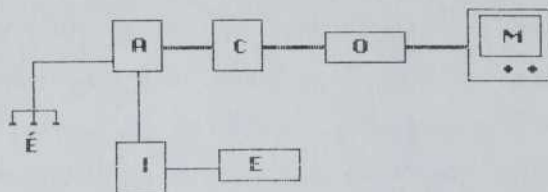


FIG. 2. E : électrodes, A : amplificateur, C : convertisseur a/d, O : ordinateur, M : moniteur, I : intégrateur, E : enregistreur/papier.

tiroir intégrateur de type EI 601G de Nihon Kohden et d'un enregistreur sur papier. Ces deux éléments sont remplacés ici par l'ordinateur, comme le montre la Figure 2.

Logiciel (software) et algorithme

Le logiciel se divise en deux parties principales.

- Une sous-routine écrite en langage machine contient les différentes opérations permettant d'obtenir la moyenne des données redressées et l'accumulation de ces données en mémoire interne.

La capture des données brutes s'étale sur une période de 128 msec au rythme de une lecture toutes les 2 msec. On obtient un tracé comme celui de la Figure 3a. Les valeurs absolues des données sont accumulées jusqu'à la fin de la période d'échantillonnage puis la moyenne, de celles-ci est emmagasinée en mémoire interne. Le contrôle est ensuite retourné au programme basic.

- Le corps principal écrit en langage basic assure la gestion générale du logiciel et permet, avant l'affichage final à l'écran, de simuler l'application d'une constante de temps aux données partiellement traitées.

L'affichage des données, voir Figure 3b, telles que fournies par la sous-routine machine n'est pas encore suffisamment significatif pour servir de signal de rétroaction. Le traitement final consiste à donner une certaine inertie aux valeurs affichées, par la formule suivante:

$$V(n) = (V(n-2) * 3 + V(n-1) * 2 + N) / 6 ,$$

où $V(n)$ est la valeur affichée sur écran et N la dernière valeur fournie par la sous-routine machine.

Ce dernier traitement permet l'obtention d'un tracé relativement stable, comme celui de la Figure 3c, et hautement significatif pour la personne désireuse d'apprendre à contrôler sa tension musculaire.

L'utilisation des deux langages résidents (basic et machine) assure une très grande souplesse au logiciel qui peut facilement s'adapter aux besoins spécifiques de l'utilisateur par modification de la section écrite en langage basic. D'autre part, la routine machine assure une très grande fiabilité d'échantillonnage.

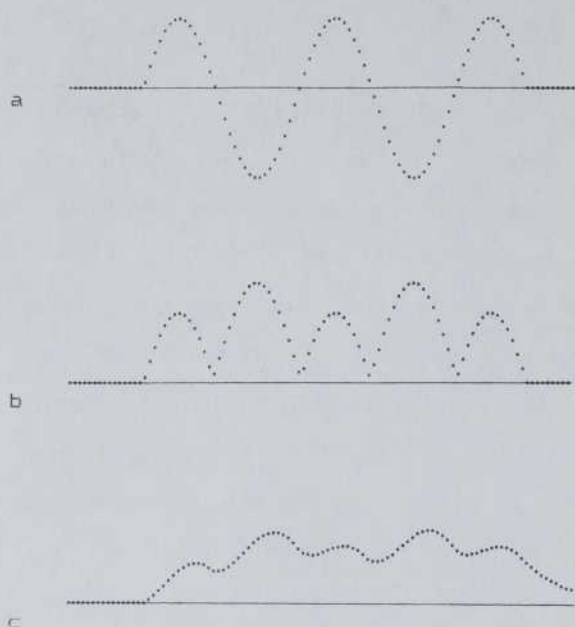


FIG. 3. a) Signal sinusoïdal, b) signal redressé, c) Signal moyenné.

L'ensemble est prévu pour une séance d'entraînement d'une durée maximale de 30 minutes.

L'affichage sur écran cathodique

Deux modes d'affichage sont prévus. Le premier mode consiste à représenter le niveau d'activité musculaire par une courbe disposée sur un système de coordonnées cartésiennes (un point par 0,5 seconde). Ce type de représentation demande généralement très peu d'efforts d'interprétation de la part du sujet entraîné. Cependant certaines personnes peu habituées à lire des graphiques, et c'est le cas des enfants, doivent fournir un certain effort d'interprétation. Afin de contrer cet inconvénient majeur en rétroaction biologique, l'expérimentateur peut choisir

le deuxième mode d'affichage, qui se présente sous la forme d'un jeu, illustré par la Figure 4. Une pointe s'élève en fonction de l'intensité de l'électromyogramme et par le contrôle de sa tension musculaire, l'individu doit tenter de crever un ballon placé au-dessus de celle-ci à une hauteur déterminée par l'expérimentateur. Ce deuxième mode d'affichage permet aussi d'accumuler et de conserver les données numériques et de les présenter sous une forme graphique plus conventionnelle.

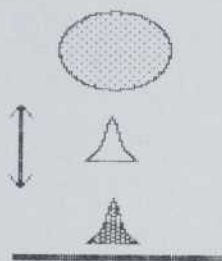


FIG. 4. La pointe s'élève en fonction de l'intensité de l'EMG.

Conclusion

Après calibration du système en fonction des exigences propres à un protocole expérimental particulier, le logiciel permet l'obtention d'une représentation visuelle très significative et linéaire de l'activité musculaire. D'après notre expérience d'un peu plus de trois années en application de la rétroaction biologique nous sommes assuré de l'intérêt que représente ce logiciel comme outil permettant la réalisation d'expériences en rétroaction biologique basées sur l'activité électromyographique. En plus d'éliminer certains appareils relativement coûteux

(tiroir intégrateur et enregistreur sur papier), l'ordinateur permet de conserver les données pour traitement ultérieur, ce qui, en plus de faire économiser un temps précieux, facilite l'analyse de l'évolution des performances d'un individu entraîné.

Références

- Fridlund, A.J. (1982) : Low-noise, optically isolated electromyographic preamplifier, **Psychophysiology**, **19** (6) : 701-705.
- Middaugh, S.J. (1981) : EMG feedback in neuromuscular re-education : effects on voluntary relaxation of spastic muscles, **Proc. 12th Ann. Meet. Biof. Soc. Am.**, 13-17.
- Middaugh, S.J. (1982) : Electromyographic feedback : effects on voluntary muscle contractions in normal subjects, **Arch. of Phys. Med. and Rehabil.**, **63**, 254-260.

CHAPITRE VII

THEOREME CENTRAL ET DEVELOPPEMENT RECENTS DANS L'ETUDE DES PATTERNS OBSERVES CHEZ LES PLANTES

Roger V. Jean

Professeur de Mathématiques

Université du Québec à Rimouski

Introduction

J'ai présenté brièvement au Colloque de mai 1984 à Québec (Jean, 1985a) un certain tour d'horizon du domaine de la morphogénèse des patterns observés chez les plantes. Le théorème suivant y est mentionné: $(m, n) = (S_{t,k}, S_{t,k-1})$ est une paire de familles de spirales opposées visible si et seulement si l'angle de divergence du système est dans l'intervalle fermé dont les extrémités sont $F(k)/S_{t,k}$ et $F(k-1)/S_{t,k-1}$, où $F(k)$ est le k ième terme de la suite $1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, \dots$ et $S_{t,k} = F(k)t + F(k-1)$ pour $t \geq 2$. On trouvera dans Jean (1986b) un développement complet de ce théorème et de ses implications. J'en ai donné plusieurs applications, concernant par exemple la structure des protéines (Jean, 1985b). Parmi les développements récents mentionnés dans le titre du chapitre, j'ai choisi de présenter certains points de l'un de mes derniers articles (Jean, 1986a) où les prédictions d'un modèle sont confrontées aux observations. On verra que le théorème y joue encore un rôle.

J'ai été incité à développer ledit article par un manuscrit reçu d'une botaniste de Harvard (Zagorska-Marek, 1984). Ce manuscrit présente essentiellement l'ensemble des patterns qu'elle dit avoir observé chez le sapin baumier. J'ai compilé ces données et établi la fréquence relative des patterns. Or un modèle récemment publié (Jean, 1980) prévoit ce que seraient les patterns observés et leurs fréquences relatives d'apparition pour l'ensemble des espèces existantes. J'ai donc été amené à comparer les observations de la botaniste à mes prédictions, puis à recenser l'ensemble des observations quantifiées pour l'ensemble des espèces. C'est essentiellement du résultat de cette comparaison qu'il sera question ici. Auparavant, je vais donner une idée de ce qu'est un pattern phyllotaxique et suggérer la relation entre les spirales qu'on y observe et le théorème central en question.

La notion de pattern

La Figure 1 montre une vue un peu stylisée d'un pattern phyllotaxique que l'on peut observer par exemple dans une section transversale de bourgeon de pin. Les sections quadrangulaires sont les primordia, soit, dans l'exemple, les futures épines. Ces sections déterminent les parastiques (spirales) dites de contacts, 3 dans un sens et 5 dans l'autre. La figure montre aussi une paire de spirales très visibles (terme technique), 5 dans un sens et 8 dans l'autre. Chez une plante, il y a généralement une ou deux paires de parastiques de contacts, une ou deux paires de parastiques très visibles et une quantité de

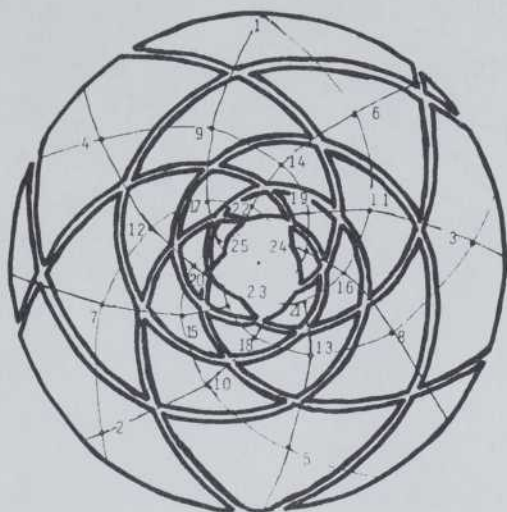


FIG. 1. Paires de familles de spirales opposées pour le type de pattern correspondant à la suite 1,2,3,5,8,13,....

paires de familles de spirales opposées visibles, où il y a un primordium à l'intersection de toute paire de spirales opposées. L'un des paramètres les plus importants pour décrire le système est l'angle dit de divergence, soit l'angle au centre entre deux primordia consécutifs n et $n+1$; cet angle vaut ici $137,5^{\circ}$ environ. Par une transformation de type logarithmique, par exemple, ces spirales deviennent des droites dans un treillis régulier, comme celui de la Figure 2. Cette figure montre 7 spirales dans un sens et 11 dans l'autre. Tous les primordia sont compris dans une bande verticale de base égale à 1 (la distance entre deux représentations du même primordium, e.g. entre 0 et 0). L'angle de divergence est la distance horizontale entre n et $n+1$ et l'ordonnée du primordium n est nr . Par la décroissance de r les nombres le long des deux lignes polygonales deviennent

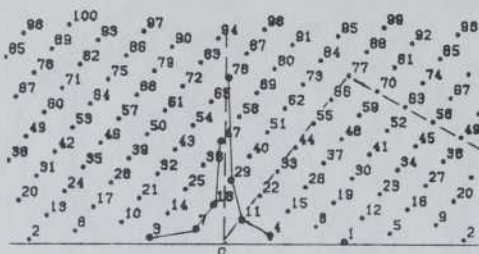


FIG. 2. Le treillis cylindrique correspondant au pattern spiralé décrit par la suite 1,3,4,7,11,18,...

successivement voisins de 0. Ces nombres, ici 1,3,4,7,11,18,29, 47,..., sont les dénominateurs des convergents principaux de la fraction continue de la divergence exprimée comme une partie de l'unité soit $(3 + \phi^{-1})^{-1}$ où $\phi = (\sqrt{5} + 1)/2$, correspondant à $99,5^\circ$. Le Tableau 1 montre les suites couramment observées dans la nature avec les angles de divergence correspondants, correspondance établie en vertu du théorème central mentionné plus haut.

TABLEAU 1. Les suites et leurs angles de divergence pour quelques patterns spiralés.

Suites	Angles de divergence
$\langle 1,1,2,3,5,\dots \rangle$	$137,51^\circ$
$\langle 1,3,4,7,11,\dots \rangle$	$99,5^\circ$
$\langle 1,4,5,9,14,\dots \rangle$	$77,96^\circ$
$\langle 1,5,6,11,17,\dots \rangle$	$64,08^\circ$
$2 \langle 1,2,3,5,8,\dots \rangle$	$68,75^\circ$
$3 \langle 1,2,3,5,8,\dots \rangle$	$45,84^\circ$
$2 \langle 3,4,7,11,\dots \rangle$	$49,75^\circ$
$\langle 2,5,7,12,\dots \rangle$	$151,14^\circ$
$\langle 2,7,9,16,\dots \rangle$	$158,14^\circ$

**Fréquences relatives des patterns observés
et prédictions du modèle**

Le Tableau 2 montre le résultat de ma compilation de quelques 12 750 observations sur plus de 650 espèces. Mon

TABLEAU 2. Les huit patterns les plus fréquemment observés dans la nature (extrait de Jean, 1986a).

Suite	Fréquence	%
<1,2,3,5,8,...>	11641	91,3
2<1,2,3,5,8,...>	666	5,2
<1,3,4,7,...>	190	1,5
<1,4,5,9,...>	17	
<1,5,6,11,...>	38	
<2,5,7,12,...>	22	
<1,6,7,13,...>	32	
<1,7,8,15,...>	25	

modèle prévoit que la suite 1,2,3,5,8,... (dite suite principale) serait significativement plus fréquemment observée que la deuxième qui elle-même serait plus fréquemment observée que la troisième, etc. Or on entend généralement dire que la suite principale surviendrait dans 95% de toutes les observations. Compte tenu de ce que le tableau (91,3%) ne pouvait contenir un grand nombre d'observations (sur les cônes, les palmiers, les ananas, etc.) où les nombres de la suite principale surviennent quasiment exclusivement, le pourcentage de 95% est tout à fait réaliste. Concernant la deuxième et la troisième suites du tableau, compte tenu du fait que certaines observations favorisant la deuxième suite ne pouvaient être incluses dans le tableau, il est raisonnable de dire que l'une survient dans la nature quatre fois plus fréquemment que l'autre. Le tableau confirme l'assertion souvent

entendue que les suites 1,4,5,9,... et 2,5,7,12,... sont significativement moins fréquentes que les trois premières, mais il manque de données pour pouvoir analyser plus loin les prédictions du modèle. Ce que l'on peut dire c'est que les prévisions du modèle sont conformes aux observations actuelles et qu'il faudra beaucoup d'autres observations pour pouvoir confirmer ou infirmer les autres prédictions de ce type. Avis aux botanistes.

Les patterns qui peuvent exister et ceux qui ne le peuvent pas

Selon le modèle, seuls peuvent exister les patterns représentés par les suites suivantes:

$$J < 1, 2, 3, 5, 8, 13, \dots \rangle, J \geq 1;$$

$$J < 1, t, t+1, 2t+1, 3t+2, \dots \rangle, J=1 \text{ ou } 2, t \geq 3;$$

$$\langle 2, 2t+1, 2t+3, 4t+4, 6t+7, \dots \rangle, t \geq 2.$$

Comme l'affirme le célèbre épistémologiste K. Popper, toute bonne théorie scientifique est une prohibition, elle empêche certaines choses d'arriver. J'ai donc été amené à recenser les écrits pour vérifier si on n'y rapporterait pas des suites supposément observées dans la nature et qui selon le modèle ne devraient pas exister. Le Tableau 3 est le résultat de cette recherche.

TABLEAU 3. Les patterns embarrassants rapportés dans les écrits depuis plus de 150 ans (extrait de Jean, 1986a).

Pattern	Espèces	Auteur
$2 < 6, 13, 19, 32, \dots \rangle$	<i>Dipsacus spec</i>	Schwendener (1878)
$\langle 3, 14, 17, 31, \dots \rangle$	<i>Monstera deliciosa</i>	Hofmeister (1868)
$\langle 3, 8, 11, 19, 30, \dots \rangle$	<i>Grimmia leucophaea</i> (7/19)	Braun (1831)
	<i>Plantago media</i> (11/30)	Braun (1831)
$\langle 3, 7, 10, 17, \dots \rangle$	<i>Pothos spec</i>	Schwendener (1878)

La première suite correspond à la figure 91 de Schwendener, reconstruction d'un spécimen de quelques millimètres de *Dipsacus*. On y observe 26 (2x13) spirales dans un sens mais on n'arrive pas à dénombrer les 38 (2x19) spirales dans l'autre sens rapportées par Schwendener. Mes propres observations m'ont livré les 26 spirales mais je ne suis pas arrivé à dénombrer d'autres familles. C'est sans doute pour une raison de ce type que Schwendener propose aussi la suite 11,26,37,63,... qu'il dit avoir observé à un autre niveau de la plante. De la numérotation des primordia dans la figure, on observe plutôt la suite $2\langle 1,5,6,11,17,\dots \rangle$ représentant une forme de développement bijugué. Or selon Vieth (1964) la capitule de *Dipsacus* ne serait pas bijugué. Il ressort de cela qu'une analyse plus approfondie de cette plante est requise.

Les deux autres suites du tableau précédent ont été induites *grosso modo* à partir d'une fraction dite phyllotaxique soit d'une approximation de l'angle de divergence. Or la théorie nous enseigne aujourd'hui que la donnée d'une seule fraction ne permet pas d'induire une suite, mais deux. De plus la donnée d'une *approximation* signifie une infinité non dénombrable de suites possibles. Enfin, on devraient pouvoir retrouver à nouveau les suites proposées par les observateurs, à partir de l'analyse de spécimens de ces espèces. Or j'ai trouvé des études, dont celle de Fujita (1942) sur *Monstera*, et plusieurs suites, admissibles selon le modèle, sont rapportées par ce botaniste pour cette plante, mais jamais $\langle 3,14,17,31,\dots \rangle$, mentionné dans le Tableau 3, ne l'est.

La dernière suite du tableau, correspond à la figure 41 de Schwendener. Ce cas est le seul à mon avis qui soit problématique. Il montre que la paire (3,7) vient de cesser d'être très visible (décroissance de r), que la paire (7,10) est très visible, que la paire (10,17) est sur le point de devenir très visible et que la paire (17,27) deviendra vraisemblablement très visible par la décroissance de r . A chaque paire de nombres correspond un intervalle fermé pour l'angle de divergence du système. Que cet intervalle soit donné par le théorème central mentionné au début, ou qu'il soit donné par la figure de Schwendener, c'est le même intervalle. La figure est donc théoriquement cohérente sauf pour quelques petites irrégularités sur lesquelles je ne m'étendrai pas ici.

En conclusion, il est surprenant que des suites rapportées il y a si longtemps ne soient pas périodiquement observées, comme pour tout autre pattern. Pour en avoir le coeur net, je propose qu'une analyse approfondie de ces cas aberrants soit effectuée.

Quelques problèmes ouverts

Voici trois des directions dont l'exploration semble des plus prometteuses pour le développement de la morphogénèse végétale.

- a) Développer une approche stochastique du problème de la phyllotaxie. Il est assez étonnant que rien n'ait encore été fait en ce sens. Les références de Heyde (1980, 1981) seraient susceptibles de faire progresser le sujet.

- b) Relier quantitativement le phénomène de la phyllotaxie aux patterns de croissance différentielle et allométrique dans l'apex végétal. Quelques pas seulement dans cette direction ont été faits (Jean, 1983a, b).
- c) Faire un modèle complet des patterns cellulaires desquels les patterns phyllotaxiques surgissent. Une équipe de chercheur autour du biologiste P.B. Green (1985a, b) de Stanford a fait des progrès dans cette direction. Leur modèle reproduit des patterns élémentaires comme la décussation et la distichie et semblerait pouvoir reproduire les patterns spiralés.

Références

- Fujita, T. (1942) : Zur Kenntnis der Organstellungen in Pflanzenreich, *Jap. J. Bot.*, **12**, 1-55.
- Green, P.B. (1985a) : Surface of the Shoot Apex : A Reinforcement-Field Theory for Phyllotaxis, *J. Cell. Sci.*, (à paraître).
- Green, P.B. (1985b) : A Biophysical Basis for Modelling Phyllotaxis (Leaf Placement Patterns) (à paraître), *Proc. Berk. Symp. on Morphogenesis of the Patterns on Plants*.
- Heyde, C.C. (1980) : On a Probabilistic Analogue of the Fibonacci Sequence, *J. Appl. Prob.*, **17**, 1079-1082.
- Heyde, C.C. (1981) : On Fibonacci (or Lagged Bienaymé-Galton-Watson) Branching Processes, *J. Appl. Prob.*, **18**, 583-591.
- Jean, R.V. (1980) : A Systemic Model of Growth in Botanometry, *J. Theor. Biol.*, **87**, 569-584.
- Jean, R.V. (1983a) : Allometric Relations in Plant Growth, *J. Math. Biol.*, **18**, 189-200.
- Jean, R.V. (1983b) : A Fundamental Problem on Plant Morphogenesis, from the Standpoint of Differential Growth, dans *Mathematical Modelling in Science and Technology*, Avula-Kalman-Liapis-Rodin, eds., Pergamon Press, New York, 774-777.
- Jean, R.V. (1985a) : Modèles Descriptifs et Explicatifs des Patterns Observés chez les Plantes, dans *Quelques Recherches en Biomathématiques*. R.V. Jean, éd., Cahier de l'ACFAS #26, Montréal, 35-43.
- Jean, R.V. (1985b) : A Geometric Representation of α -Polypeptide Chains Revisited, *J. Theor. Biol.*, **112**, 819-825.
- Jean, R.V. (1986a) : Predictions Confronted to Observations in Phyllotaxis, *J. Inf. & Deduct. Biol.*, (à paraître).

- Jean, R.V. (1986b) : A Basic Theorem on, and a Fundamental Approach to Pattern Formation on Plants, **Math. Biosci.**, (à paraître).
- Vieth, J. (1964) : Le Capitule de *Dipsacus* Représente-t-il un Systême Bijugué? **Mem. Bull. Soc. Bot. France**, 38-47.
- Zagorska-Marek, B. (1984) : Phyllotactic Patterns, Transitions, and the Direction of the Ontogenetic Helix in *Abies balsamea*, (communication personnelle).

CHAPITRE VIII

FORMES DE BOURGEONS FLORAUX
ET GEOMETRIE PROJECTIVE

Norbert H.J. Lacroix

Département de Mathématiques, Statistique et Actuariat
Université Laval

Introduction

Ce bref exposé se compose de quatre parties. On rappelle tout d'abord ce que sont les *observations de base* concernant les formes des bourgeons floraux tels que trouvés dans la nature. Dans un deuxième temps, on décrit des *courbes particulières* rencontrées en *géométrie* ou en *géométrie projective* et ressemblant aux formes observées. On montre ensuite que le phénomène dépasse la simple ressemblance, puisque l'analyse numérique vient établir une *concordance étonnamment précise*. La quatrième étape se situe dans la véritable démarche biomathématique: à partir de la description d'une situation, on en *cherche l'explication*. Il s'agit de formuler mathématiquement des principes générateurs (des bourgeons floraux) qui mèneront aux courbes géométriques ci-dessus, ce qui pourrait devenir l'expression d'une loi de croissance en botanique.

Les formes des bourgeons floraux

Le mot forme s'applique ici à l'apparence extérieure des bourgeons floraux, vus de profil. La photographie est le moyen le plus pratique de reproduire leur contour sur papier. La Figure 1 illustre quelques-unes des formes très diverses que l'on observe, soit chez des bourgeons distincts, soit chez un même bourgeon à des stades différents de son développement. On doit imaginer ici que chaque photographie a été agrandie ou réduite pour ramener la courbe à une hauteur standardisée. Et pour des raisons de symétrie, il nous a suffi de ne dessiner que la moitié du contour dans chaque cas.

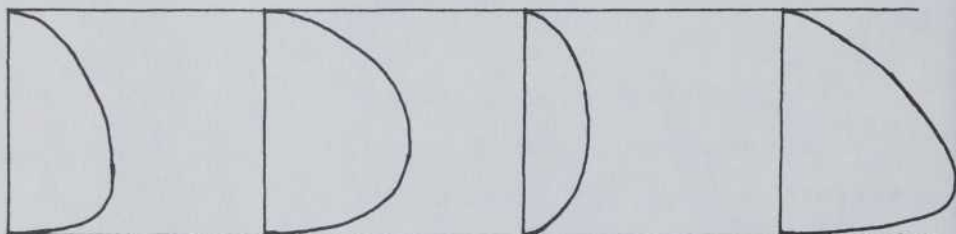


FIG. 1. Quelques-unes des formes que prennent les bourgeons floraux

Les courbes géométriques

Considérons maintenant, comme schéma géométrique de base suggéré par la Figure 1, deux demi-droites horizontales, la distance entre elles étant représentée par le segment vertical OV de la Figure 2. Sur la demi-droite du bas, on choisit un point A d'abscisse a (par exemple 5 cm) et avec un facteur $\mu > 1$ (par

exemple $3/2$) comme raison (multiplicative), on construit la suite géométrique $a_1 = \mu a$, $a_2 = \mu^2 a$, $a_3 = \mu^3 a$, ..., ce qui détermine les points correspondants A_1 , A_2 , A_3 , ... sur la demi-droite. Sur l'autre demi-droite, on part du point B d'abscisse

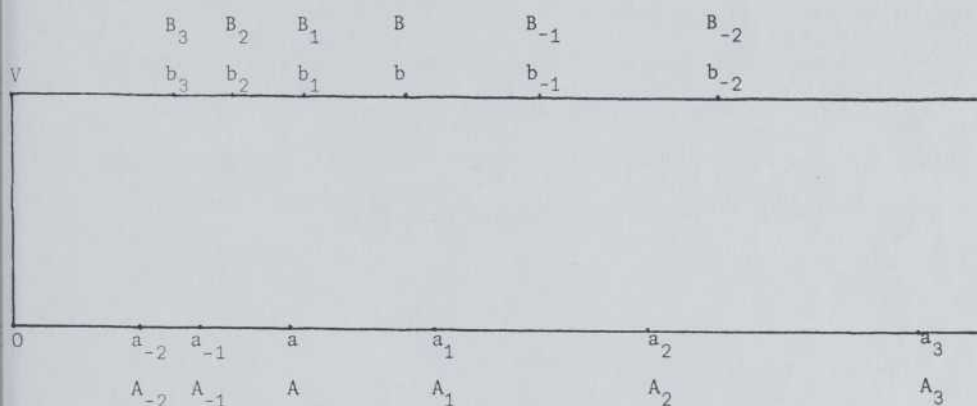


FIG. 2. Première étape d'une approche géométrique pour étudier la forme des bourgeons.

b (par exemple 7 cm) et on construit les points B_1 , B_2 , B_3 , ... dont les abscisses b_1 , b_2 , b_3 , ... sont les termes de la suite géométrique de terme initial b et de raison $v < 1$ (par exemple $v = 3/4$).

Avec $\mu^{-1} < 1$ on peut engendrer la suite géométrique a , $a_{-1} = \mu^{-1} a$, $a_{-2} = \mu^{-2} a$, ..., et les points correspondants A_1 , A_{-2} , ..., se rapprochent alors de 0. De même, avec $v^{-1} > 1$,

la suite b, b_{-1}, b_{-2}, \dots , donne des nouveaux points B_{-1}, B_{-2}, \dots , qui s'éloignent vers l'infini.

Maintenant, selon la Figure 3, on joint O à B et V à A et on nomme M_0 le point d'intersection de ces deux segments. De même, pour i positif ou négatif, M_i désigne le point d'intersection de OB_i et VA_i . On constate que les points M_i suggèrent une forme de courbe semblable à celles illustrées à la Figure 1. Au besoin, il est facile d'écrire les coordonnées de M_i et d'obtenir ensuite la courbe continue passant par les points M_i . Le schéma peut être étudié en géométrie projective, en transformant en triangle le ruban infini des Figures 2 et 3.

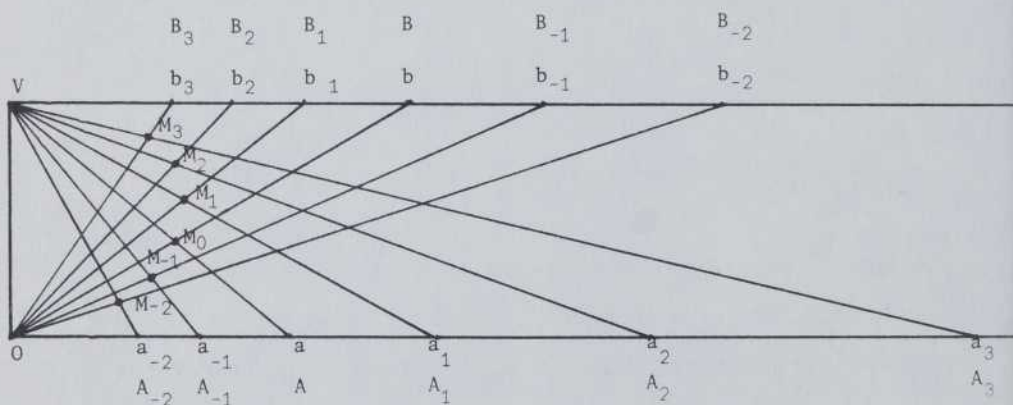


FIG. 3. Les points M_i suggèrent une forme de bougeon.

Etablissement des comparaisons

Une ressemblance est apparue entre les courbes créées par la nature et celles construites géométriquement. Pour établir des liens beaucoup plus étroits, la démarche est essentiellement celle-ci, illustrée par la Figure 4:

- on choisit un point M_0 sur une courbe obtenue avec la photo d'un bourgeon;
- on prolonge les segments VM_0 et OM_0 , ce qui détermine a et b respectivement;
- on choisit de même M_1 pour arriver à a_1 et b_1 , ce qui détermine μ et ν (qui sont a_1/a et b_1/b);
- on vérifie si la courbe construite avec a , b , μ et ν selon la deuxième étape coïncide effectivement avec le contour dans la photo du bourgeon.

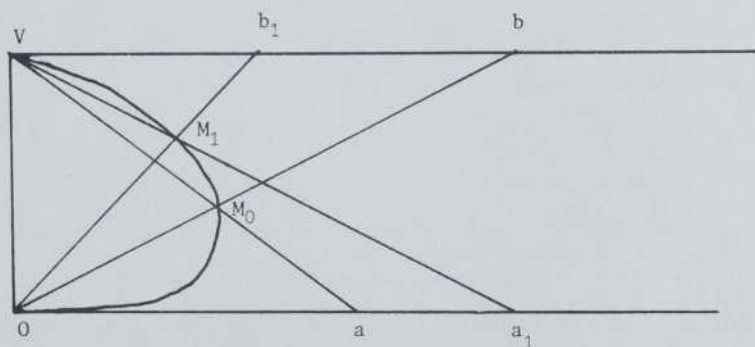


FIG. 4. Illustration d'une démarche pour établir une corrélation fine entre les formes naturelles et les courbes géométriques.

Bien sûr, pour mieux contrôler les vérifications, les calculs doivent être refaits avec des choix différents de M_0 et M_1 . C'est ainsi que Lawrence Edwards (Ecosse) et C. Almon (E.-U.) ont montré par des méthodes d'analyse numérique que de très nombreux bourgeons floraux exhibent avec une précision étonnante le profil des courbes géométriques de la section précédente.

Recherche de principes générateurs

En ayant remarqué (et ensuite quantifié avec précision) la ressemblance entre les formes des bourgeons floraux et les courbes géométriques présentées ci-dessus, L. Edwards a fait une contribution d'une grande valeur: une vision unifiée se dégage de la très grande diversité des formes des bourgeons de fleurs; c'est la formulation d'une "loi" distillée à partir de données empiriques, ce qui s'apparente à la démarche de Kepler qui formula ses trois lois à partir d'une masse de données d'observations astronomiques.

Le biologiste Brian C. Goodwin (Angleterre) et moi-même désirons identifier des principes générateurs des formes des bourgeons floraux, à la manière de Newton qui identifia la force d'attraction (gravitation) comme principe fondamental qui donne lieu aux lois de Kepler. On en est à la phase d'exploration des propriétés mathématiques de nos courbes géométriques, à être suivie d'une phase de raccordements possibles avec des observations ou des hypothèses botaniques.

Références

- Almon, C. (1979) : **Path Curves and Plant Buds, an Introduction to the Work of Lawrence Edwards** (article inédit).
- Brocard, H. et T. Lemoine (1967) : **Courbes géométriques remarquables**, Albert Blanchard, Paris (pp. 401-409).
- Edwards, L. (1982) : **The Field of Form**, Floris Books, Edinburgh.
- Edwards, L. **Projective Geometry**, Rudolf Steiner Institute, Phoenixville, PA (à paraître).
- Klein, F. (1926) : **Vorlesungen über höhere Geometrie**, 3, Aufl., Springer, Berlin (§41, p. 166).
- Simmons, G.F. (1972) : **Differential Equations with Applications and Historical Notes**, McGraw-Hill, (pp. 100-107 : comment la loi de la gravitation de Newton donne lieu aux lois de Képler).



ANNEXE I

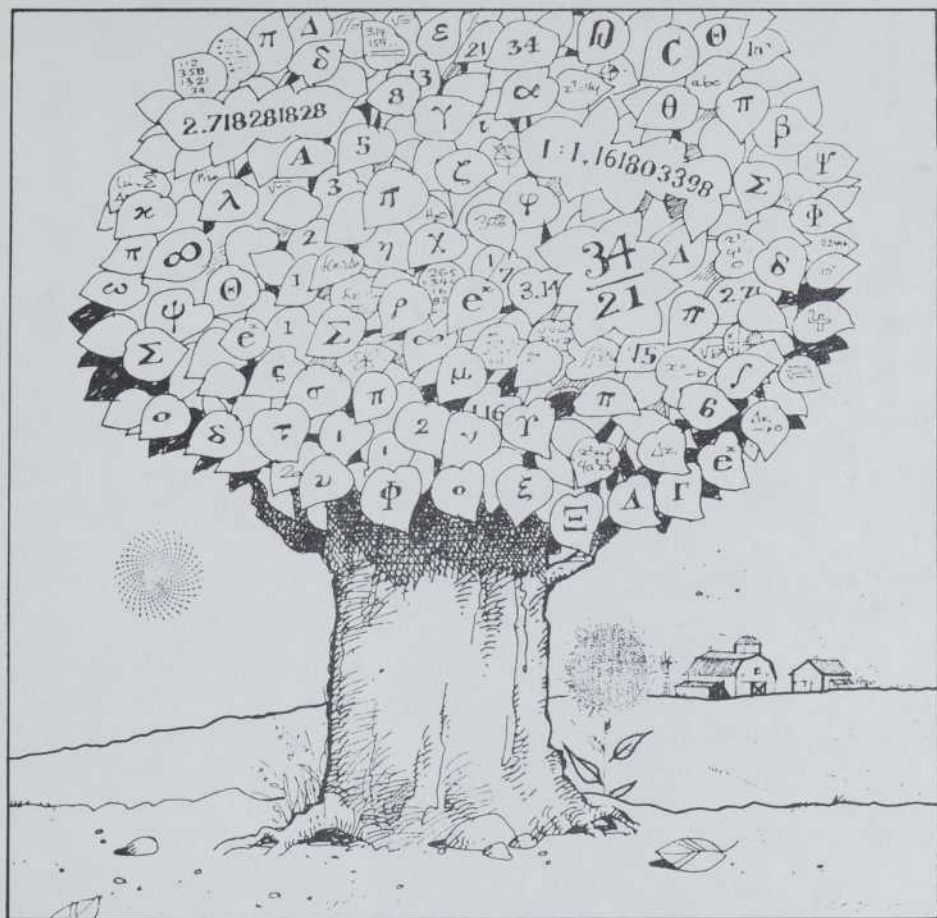
Résumés des Communications au Troisième
Colloque de Biomathématiques dans le cadre
du 53e Congrès de l'ACFAS

TROISIEME COLLOQUE DE BIOMATHEMATIQUE

21 mai 1985

PROGRAMME

dans le cadre du
53e Congrès de l'ACFAS
Chicoutimi



VOUS ÊTES CORDIALEMENT INVITÉS AU

TROISIÈME COLLOQUE DE BIOMATHÉMATIQUES

Échanges interdisciplinaires sur la biologie théorique, l'application des mathématiques à la biologie, la modélisation de problèmes concrets rencontrés en sciences biologiques et la didactique de la biomathématique

LE MARDI 21 MAI 1985

À L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À CHICOUTIMI

DANS LE CADRE DU 53^e CONGRÈS DE L'ACFAS

(Association canadienne-française pour l'avancement des sciences)

CONFÉRENCIERS INVITÉS : **Dr. Walter Zingg**, Directeur de l'Institute of Bio-Medical Engineering de l'Université de Toronto;
Dr. Raymond Leblanc, dép. de Mathématiques — Informatique, Université du Québec à Trois-Rivières

Pour de plus amples informations :

M. Roger Y. JEAN
Responsable du colloque
Dép. des sciences pures
Université du Québec à Rimouski
310, rue des Ursulines
Rimouski, Qué. G5L 3A1
(418) 724-1595

matinée du 21 mai

Président de session: Roger V. JEAN
mathématiques, Université du Québec à Rimouski

- 9.00-9.45 Conférencier invité
Dr Raymond LEBLANC
mathématiques-informatique, Université du Québec à Trois-Rivières
Titre de la conférence: **Un Modèle Stochastique pour la Germination des Spores.**
- 10.00-10.20 Jean BERNIER^a, Jacques ROULEAU^a, Hubert LAFORGE^b
a- Centre de Recherches, Hôpital Laval,
b. Décanat Sciences Sociales, Université Laval
La Recherche Scientifique par Approche Inférentielle; un Jeu du Hasard où le Hasard est souvent l'Objet de Pressions.
- 10.20-10.40 Roger V. JEAN
mathématiques, Université du Québec à Rimouski
Théorème Central et Développements Récents dans l'Etude des Patterns Observés chez les Plantes.
- 10.40-11.00 Norbert H.J. LACROIX
mathématiques, Université Laval
Formes de Bourgeons Floraux et Géométrie Projective.
- 11.10-11.30 Jacques BELANGER
foresterie, Université Laval
Applications de Méthodes Mathématiques et Statistiques au Domaine de la Foresterie.
- 11.30-11.42 Jean-Marc GIRARD
phytologie, Université Laval
La Simulation des Cultures



après-midi du 21 mai

Président de session: Fernand A. ROBERGE
génie biomédical, Université de Montréal

- 14.00-14.45 Conférencier invité
Dr Walter Zingg
génie biomédical, Université de Toronto
department Surgical Research, Hospital for Sick Children
Titre de la conférence: **Un Modèle Thermodynamique pour
Etudes Biologiques.**
en collaboration avec Darryl R. ABSOLOM et A. Wilhelm NEUMANN
- 15.00-15.20 Christian BOULAY, Jean-Marc DROUHARD
génie biomédical, Ecole Polytechnique et Université de Montréal
Etude par Simulation Numérique de l'Effet d'une Perturbation
sur la Rythmicité de la Fibre de Purkinje.
- 15.20-15.40 Jean-Marc GRANDBOIS
biologie, Université du Québec à Rimouski
Traitement de l'Electromyogramme Global par Micro-Ordinateur
- 15.50-16.10 Bernard CANDAS, Josée LALONDE, Maurice NORMAND
physiologie, Université Laval
Modélisation Mathématique de la Distribution et du Métabolisme
de l'Hormone CRF chez le Rat.
- 16.10-16.30 Edwin BOURGET
biologie, Université Laval
Les Changements de Forme de *Balanus balanoides* au Cours
de la Croissance: une Modélisation est-elle Impossible?

CONFERENCE DU MATIN

Raymond LEBLANC, Université du Québec à Trois-Rivières. Un modèle stochastique pour la germination des spores.

Nous utilisons une approche probabiliste pour développer une équation capable de décrire le processus temporel de la germination d'une population de spores bactériennes. Le temps nécessaire à la germination complète d'une spore est constitué d'un intervalle initial où il n'y a pas de changement apparent suivi immédiatement par une période de modification effective. Le modèle repose sur des observations expérimentales où ces deux intervalles de temps ont une distribution de valeurs possibles pour une population. A l'aide de variables aléatoires, nous obtenons un modèle mixte qui aboutit à la courbe moyenne de germination pour une spore, ce qui, à une autre échelle décrit l'évolution de l'échantillon dans le temps.

Département de mathématiques et d'informatique,
Université du Québec à Trois-Rivières, C.P. 500
Trois-Rivières (Québec) G9A 5H7

CONFERENCE DE L'APRES-MIDI

Walter ZINGG, Darryl R. ABSOLOM et A. Wilhelm NEUMANN. Université de Toronto.
Un modèle thermodynamique pour études biologiques.

Selon la théorie thermodynamique un processus naturel avance dans la direction qui est associée avec une diminution de l'énergie libre. Nous avons vérifié par des expériences cette hypothèse de travail dans les cas suivants: adhésion des cellules de sang et adsorption des protéines aux biomatériaux, ingestion des particules par des phagocytes, et adhésion des bactéries. Le calcul de la différence en énergie libre de l'adhésion (ΔF_{adh}) permet la prédiction des événements expérimentaux et cliniques. Ce simple modèle contribue à la compréhension des forces impliquées dans ces processus naturels.

Institut de génie biomédical, Université de Toronto, Toronto, Ontario M5S 1A4
Institut de recherches, Hospital for Sick Children, Toronto, Ontario M5G 1X8

Projet supporté par le Conseil de recherches médicales du Canada.

Jacques BELANGER, Université Laval, Faculté de Foresterie. Applications de méthodes mathématiques et statistiques au domaine de la foresterie

La superficie boisée au Québec représente 46% de tout le territoire. Les gouvernements et les industries forestières, les centres de recherche et la Faculté de foresterie possèdent un très grand nombre de données des plus variées portant sur la végétation, la croissance, le volume, l'épaisseur de l'écorce, le défilement, la tordeuse, etc. La cueillette de l'information est généralement coûteuse et fait l'objet d'une attention particulière. À partir d'une fonction incluant la variance et les coûts, les multiplicateurs de Lagrange permettent de déterminer une allocation optimum pour une précision désirée ou un coût fixé à l'avance. Plusieurs techniques sont utilisées dans l'analyse de l'information. Nous discuterons d'ANALYSE MULTIVARIÉE: - analyse en composantes principales; - ordination en espace réduit; - analyse de regroupement; - analyse discriminante; - analyse de variance multidimensionnelle; DE RÉGRESSION: - régression non-linéaire et estimation des coefficients par la méthode des moindres carrés non-linéaires, Gauss-Newton ou Ralston Jenrich ET DE SIMULATION: - application des matrices de transition de Leslie à la simulation des peuplements forestiers.

Jean BERNIER^a, Jacques ROULEAU^a et Hubert LAFORGE^b, Hôpital Laval^a, Université Laval^b
La recherche scientifique par approche inférentielle; un jeu du hasard où le hasard est souvent l'objet de pressions.

La recherche scientifique doit faire appel plus que régulièrement l'inférence statistique, c'est-à-dire à l'extrapolation de résultats obtenus lors d'échantillonnages de taille finie, tirés au hasard d'une population à la limite infinie. Quoique nous ayons fait un bond de géant depuis le dernier quart de siècle, en ce qui a trait à la vitesse de calcul et donc en rapport avec l'étendue du choix et la complexité des analyses statistiques possibles (en un temps limité), une planification rigoureuse de la démarche inférentielle demeure encore la meilleure garantie contre un emploi abusif de tests statistiques. A l'image du brasseur de cartes, on doit connaître parfaitement les règles du jeu, que le jeu soit simple ou complexe. Non seulement ces règles doivent-elles être connues et respectées, mais aussi les résultats ne pourront s'appuyer que sur les règles du jeu pour lequel ils ont été tirés (i.e. il n'est pas permis de changer de jeu après la brasse). En s'appuyant sur des exemples montrant des erreurs de planification se traduisant en erreurs d'analyse et d'interprétation, nous tenterons de faire une certaine mise au point sur l'emploi souvent erroné de méthodes statistiques inférentielles.

- a) Centre de Recherches, Hôpital Laval, Québec, G1V 4G5, 656-4760
b) Décanat des Sciences Sociales, Université Laval, G1K 7P4

Christian BOULAY et Jean-Pierre DROUHARD
Institut de génie biomédical, Ecole
Polytechnique et Université de Montréal.
Etude par simulation numérique de l'ef-
fet d'une perturbation sur la rythmicité
de la fibre de Purkinje

L'activité électrique de la fibre de Purkinje est reconstruite par simulation numérique du modèle de McAllister et al. Cette préparation a une activité automatique intrinsèque qui nous permet de la considérer comme un oscillateur biologique. Nous avons examiné comment celui-ci était modifié par les caractéristiques d'une stimulation perturbatrice telles que son intensité, sa durée et sa position dans le cycle d'oscillation libre. En plus des courbes de réponse, des courbes d'intensité et de durée liminaires ont été tracées en fonction de la position du stimulus perturbateur. Il a été montré que ces courbes pouvaient être remplacées uniquement par une courbe de quantité de charges liminaire. Cette étude a permis de préciser les périodes réfractaires absolue et relative et de mettre en évidence une période supra-normale. Celle-ci montre que la fibre de Purkinje peut jouer un rôle dans les phénomènes de réentrée responsables des arythmies cardiaques. (subventionné par la FMCQ et le CRSNG)
Institut de génie biomédical, Ecole Polytechnique, CP 6079 Succ. A
Montréal, H3C 3A7

BOURGET, Edwin, Département de
biologie, Université Laval. Les
changements de forme de Balanus
balanoides au cours de la croissance: une
modélisation est-elle impossible?

Balanus balanoides, un crustacé sessile de forme conique, subit des changements de forme remarquables au cours du premier mois suivant son installation sur substrat dur. Entre autres, la base, initialement elliptique, devient circulaire et l'angle des plaques de la muraille avec le substrat passe de 70° chez le jeune à 40° chez l'adulte. Ces changements morphologiques sont interprétés comme le résultat d'une évolution pour maximiser l'adhésion et minimiser les forces de traînée sur l'animal, tout en maximisant la récolte de nourriture. Dans cette optique, une modélisation appropriée des changements de forme, compte tenu de la taille, de la surface d'adhésion et des forces agissant à différentes hauteurs sur l'animal, devrait permettre de tester l'hypothèse de l'optimisation de la forme face à la nécessité de croître en hauteur pour une collecte plus efficace de la nourriture et d'accroître la surface de la base et l'adhésion pour contrebalancer l'accroissement des forces sur l'animal. Quelques approches à ce problème seront présentées.

Bernard CANDAS, Josée LALONDE et Maurice NORMAND.
Département de Physiologie, Faculté de Médecine,
Université Laval, Québec.

Modélisation mathématique de la distribution et
du métabolisme de l'hormone CRF chez le rat.

La dynamique du CRF plasmatique est évaluée par des mesures de la concentration de CRF chez des rats, suite à des injections de 24 ou de 424 ng, et durant des perfusions à des taux de 0.28 à 0.73 ng/min de CRF. La comparaison des sommes des carrés des résidus, provenant de l'ajustement de modèles à un, deux ou trois compartiments aux données recueillies sur chaque rat, montre que la structure du deuxième ordre est la plus appropriée pour représenter la distribution et le métabolisme du CRF. Les taux de transfert entre les compartiments, les taux d'élimination, ainsi que les temps moyens de résidence du CRF dans chaque compartiment sont évalués à partir de ce modèle optimal. Les valeurs moyennes de ces paramètres permettent de simuler une situation de sécrétion basale de 1 pg CRF/min, où les niveaux correspondants de CRF plasmatique sont trop faibles pour être mesurés *in vivo*. En régime permanent, la concentration de CRF atteint 2.2 pg/mL plasma, et les masses de CRF présentes dans les premier et second compartiments sont respectivement de 34 et 107-139 pg. Une molécule de CRF reste, en moyenne, entre 2h20 et 3h00 dans tout l'organisme avant d'être éliminée; elle passe de 3 à 4 fois plus de temps dans le second compartiment que dans le premier. Seulement 3% de la masse de CRF du premier compartiment est éliminé chaque minute.

(Subventionné par le CRM)

Jean-Marc GIRARD, Université Laval
La simulation des cultures

Les nombreuses normes établies tant pour les cultures que les sols, les animaux et la machinerie permettent de recourir à la programmation linéaire pour établir les plans de culture souples qui caractérisent la production végétale de nos jours. Toutefois les variations importantes dans la quantité et la qualité des plantes fourragères tout au cours de la saison débordent les possibilités de la programmation linéaire. Il faut alors recourir aux simulations dynamiques pour apprécier les plans de culture tout autant que les modes de conservation. Cette démarche oblige à un emploi accru des régressions et surfaces de réponse dans l'élaboration et l'analyse des recherches expérimentales.

Département de Phytologie
Université Laval, Québec, G1K 7P4
656-5305

Jean-Marc GRANDBOIS, Université du Québec à Rimouski, Traitement de l'électromyogramme global par micro-ordinateur.

L'électromyogramme global se présente comme un train d'ondes sinusoïdales modulées en amplitude et en fréquence. A cause de sa relative complexité le tracé brut peut difficilement convenir comme signal de rétroaction dans les expériences où le biofeedback électromyographique s'impose (rééducation neuromusculaire, biofeedback en général). Par le biais du micro-ordinateur nous présentons une méthode permettant, à la fois, la capture automatique de l'électromyogramme, le traitement du signal brut et l'affichage sur écran cathodique des données hautement significatives. Le logiciel présenté peut s'adapter facilement sur la plupart des micro-ordinateurs et permet l'implantation rapide d'un système de rétroaction électromyographique.

Département des Sciences Pures, Université du Québec à Rimouski, 300 des Ursulines, Rimouski, G5L 3A1

Roger V. JEAN

Université du Québec à Rimouski, CRSNG
Théorème central et développements récents dans l'étude des patterns observés chez les plantes.

Après avoir fait une présentation intuitive d'un théorème central et proposé notre récente preuve (1985), nous signalerons ses applications. L'absence d'un tel théorème a été une source importante de confusion dans les approches mathématiques aussi bien que dans les interprétations biologiques du phénomène de la phylotaxie des plantes. Nous illustrerons ce théorème au moyen de la théorie des lignes d'induction bifurquées et simples de Bolle, théorie qui jette une lumière nouvelle sur la représentation hiérarchique des primordia des plantes que nous avons introduite il y a quelques années. Nous serons ainsi amenés à dire quelques mots des modèles et théories mécanistes et interprétatifs ainsi que des développements récents tels que le modèle épidermique de Green (1984), le modèle de Williams et Brittain (1984) de la théorie du premier espace disponible de Snow et Snow, le modèle de Ridley (1985) de paquetage optimal des primordia sur des surfaces de révolution, les résultats de l'étude de la spirauté foliaire selon la latitude d'après Davis (1985),...

Norbert H.J. LACROIX, Université Laval. Formes de bourgeons floraux et géométrie projective.

De nombreux bourgeons floraux dessinent par leur contour extérieur de gracieuses courbes que Lawrence Edwards, dans ses travaux de pionnier, identifie à certaines trajectoires rencontrées en géométrie projective; ce sont les "Wegspuren" de F. Flein et S. Lie, appelées "path curves" en anglais. Les vérifications d'Edwards, de même que l'analyse subséquente de C. Almon, à l'aide de l'ordinateur en particulier, ont fait ressortir qu'il existe un accord très satisfaisant entre les courbes théoriques et les mesures et données expérimentales. De ces constatations mathématiques découle une question naturelle: est-il possible de formuler mathématiquement des principes générateurs (biologiques, physiques, etc.) de ces formes? Toute hypothèse en ce sens doit donner lieu à une modélisation mathématique et à des calculs, équations et solutions menant à des prévisions théoriques qui doivent en retour être comparée aux trajectoires proposées par Edwards. On résumera où en est rendue l'étude de ce problème biomathématique encore jeune.

Département de Mathématiques, Université Laval,
Québec (Québec) G1K 7P4.

COMMUNICATIONS:

Les auteurs sont invités à soumettre une communication dans l'une des deux catégories suivantes:

- 1.- communication de 20 minutes,
- 2.- communication de 12 minutes.

Le français est la langue du colloque.

DATE LIMITE

pour faire parvenir un résumé de communication:

31 janvier

PUBLICATION DES RESUMES

Dans le livre des Résumés de Communications de l'ACFAS et dans le livret-programme du colloque.

Préparé et mis en page par Roger V. JEAN
Publié en 175 exemplaires

TROISIEME COLLOQUE

DE

BIOMATHEMATIQUES

---21 mai 1985---

Echanges interdisciplinaires sur la biologie théorique, l'application des mathématiques à la biologie, la modélisation de problèmes concrets rencontrés en sciences biologiques et la didactique de la biomathématique.

APPEL DE COMMUNICATIONS

dans le cadre du
53e Congrès
ACFAS

Université du Québec
Chicoutimi
20-24 mai 1985

CONFERENCIERS INVITES

Dr. Walter Zingg
Directeur de l'Institute of Bio-
medical Engineering de l'Univer-
sité de Toronto,
Président de la Société Canadien-
ne de Génie Biomédical.

Prof. ... (à confirmer)

OBJECTIFS:

Réunir tous les chercheurs inté-
ressés par quelqu'aspect que ce
soit de la biologie théorique
et de la biomathématique d'une
façon générale, ou au niveau de
problèmes concrets en physiolo-
gie, en sciences biologiques,
en agronomie,.... La toile de
fond est la modélisation mathéma-
tique: couplée de plus en plus
à des méthodes informatiques,
elle est devenue un outil puis-
sant pour résoudre des problèmes
biologiques complexes. Le collo-
que s'adresse aussi aux éduca-
teurs désireux de discuter des
problèmes engendrés au niveau
des curricula scolaires par l'é-
mergence rapide de la biomathé-
matique et de l'informatique.

PRESENTATION D'UNE COMMUNICATION

-dactylographier votre résumé
sur le formulaire officiel ci-
inclus.

-préciser s'il s'agit d'une pré-
sentation de 12 ou de 20 minutes,
-soumettre l'original de la for-
mule et trois photocopies à

Roger V. JEAN

Département des Sciences Pures
Université du Québec à Rimouski
300 avenue des Ursulines
Rimouski, QC, G5L 3A1

PRE-INSCRIPTION, HEBERGEMENT, TRANSPORT

Envoyer \$50 (\$25 étudiant) pour
la pré-inscription avant le 31
mars à ACFAS, C.P. 6060, Mon-
tréal, QC, H3C 9Z9. Des informa-
tions vous seront alors envoyées
concernant le transport et l'hé-
bergement à des prix spéciaux.

Organisation du colloque:

Roger V. Jean
Département des Sciences Pures
Université du Québec à Rimouski

Comité d'organisation:

Jean-Robert Derome
Département de Physique
Université de Montréal

Norbert H.J. Lacroix
Département de Mathématiques
Université Laval

Maurice Normand
Département de Physiologie
Université Laval

Fernand A. Roberge
Institut de Génie Biomédical
Université de Montréal

Présidents de sessions:

Roger V. Jean
Fernand A. Roberge

ANNEXE II

Publications en Biomathématiques

à paraître en 1986

UNE APPROCHE MATHÉMATIQUE DE LA BIOLOGIE

ouvrage collectif
publié sous la direction de
Roger V. JEAN

pour le premier cycle universitaire en biologie

Gaëtan Morin Editeur
C.P. 965, Chicoutimi, Québec, G7H 5E8
1-418-545-3333

distribué en Europe et en Afrique par les
Editions Eska S.A.R.L.
30 rue Domrémy, 75013 Paris, France
583.62.02

Extrait de la Préface (par Pierre Delattre)

A notre époque où la biologie mathématique cherche à affirmer sa juste place dans le concert des disciplines, nos collègues québécois nous montrent qu'ils sont à la pointe du progrès en matière d'enseignement scientifique moderne. Puissent leurs étudiants prendre conscience du privilège dont ils bénéficient.

Extrait de l'Avant-propos

Notre but ultime est d'appivoiser l'étudiant en biologie aux mathématiques. S'il maîtrisait les mathématiques il est clair qu'il serait capable de faire les applications à la biologie. Cette vérité toute simple constitue précisément le piège dans lequel les éducateurs tombent trop souvent et qui consiste à mettre de l'avant l'un de ces cours de "mathématiques pour biologistes". Cette optique s'avère être une juxtaposition à la biologie de développements mathématiques, grandement responsable à nos yeux du peu d'intérêt généralement observé chez les biologistes envers les mathématiques. La démarche adoptée dans l'ouvrage **Une Approche Mathématique de la Biologie** consiste à aborder l'étudiant par le biais de son point fort, soit son attrait pour la biologie.

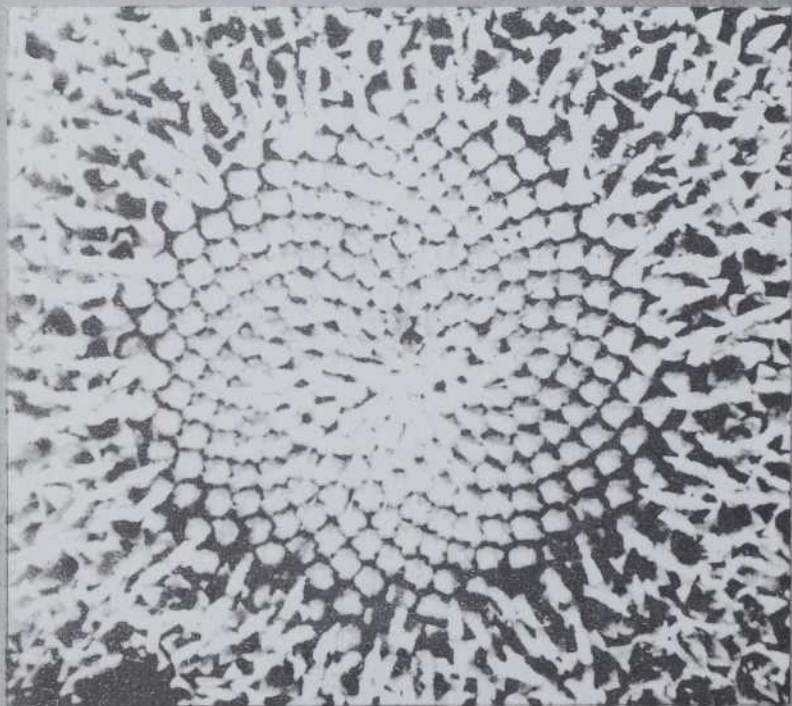
Les deux caractéristiques principales de notre démarche pédagogique sont: l'enseignement des mathématiques par le biais de la biologie et l'insertion des exercices à l'intérieur du texte. Nous illustrons le fait qu'un peu de symbolisme mathématique permet d'améliorer la compréhension de situations biologiques. Nous mettons en valeur le cheminement concret du processus de modélisation, bien intégré aux situations biologiques, et développons les mathématiques indispensables à l'intelligence des modèles élaborés. Il ne s'agit pas tant d'explorer les mathématiques qui imprègnent les cours de biologie que de dégager et de développer la signification des données biologiques. L'autre trait pédagogique essentiel de l'ouvrage est l'incitation constante faite à l'étudiant de participer au déroulement de la matière, étant donné l'insertion des exercices à l'intérieur du texte.



Quelques recherches
en biomathématiques

26

Cahiers
de l'ACFAS
1985



COMPTE-RENDU DU COLLOQUE
TENU AU 52^e CONGRÈS DE L'ACFAS
À QUÉBEC LE 10 MAI 1984
PAR ROGER V. JEAN
UNIVERSITÉ DU QUÉBEC
À RIMOUSKI

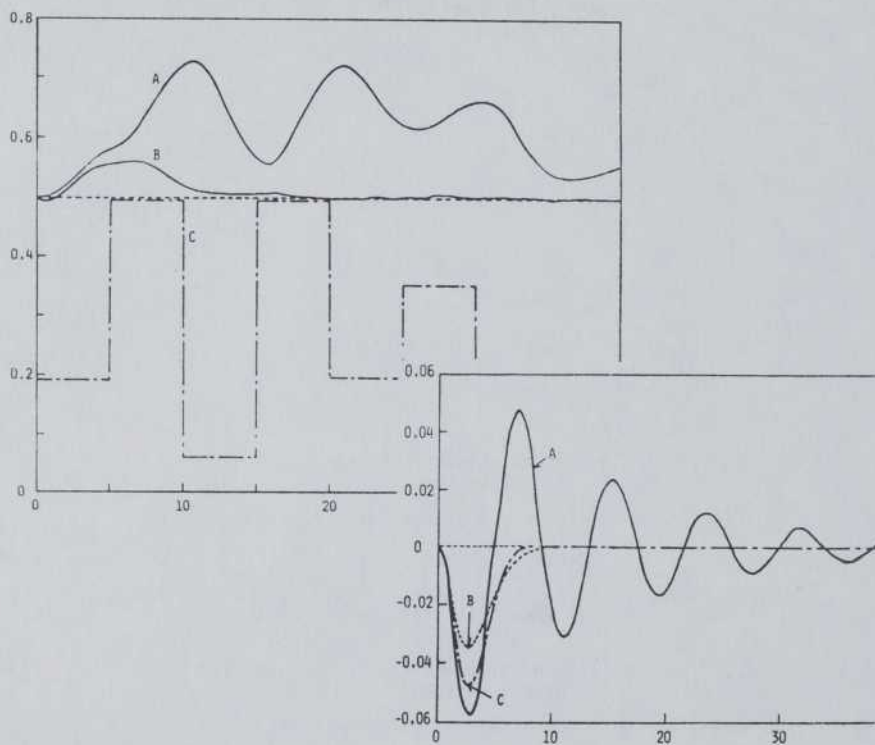
C O N T E N U

Affiliation des auteurs.....	6
Introduction.....	7
Remerciements.....	11
CHAPITRE PREMIER: Les Biomathématiques: Méthodes et Difficultés, Yves Cherruault.....	13
CHAPITRE II: Théorie des Groupes en Biomathématique et en Intelligence Artificielle, Jean-Robert Derome	25
CHAPITRE III: Modèles Descriptifs et Explicatifs des Pat- terns observés chez les Plantes, Roger V. Jean	35
CHAPITRE IV: Deux Modèles Mathématiques Basés sur des Principes Générateurs, Norbert H.J. Lacroix..	45
CHAPITRE V: Modélisation en Endocrinologie, Maurice Normand	55
CHAPITRE VI: Application des Mathématiques à l'Analyse et à la Simulation en Electrophysiologie, Fernand A. Roberge	65
Annexe I: Programme du Colloque de Biomathématiques	75
Annexe II: Ouvrage de Didactique de la Biomathématique	76

On peut se procurer un exemplaire du Cahier #26 auprès de l'éditeur
R.V. Jean, de l'ACFAS ou des PUQ.

journal

of inferential and deductive biology



Volume 1 Number 1
1985

DANIELLI ASSOCIATES

WORCESTER, MA USA



THE JOURNAL OF INFERENTIAL AND DEDUCTIVE BIOLOGY

Published By:
DANIELLI ASSOCIATES, INC.
185 Highland Street
Worcester, MA 01609, U.S.A.

JOHN M. REINER
ALEJANDRO B. ENGEL

CHIEF EDITORS
The Albany Medical College of Union University, (USA)
Universidade Estadual de Campinas, (BRAZIL)

CARLOS A. LEGUIZAMON

ASSOCIATE EDITOR
Comision Nacional de Energia Atomica, (ARGENTINA)

MANAGING EDITOR
Richard F. Danielli

EXECUTIVE EDITORS
Mariellyn Rice
Kathleen O'Donnell

EDITORIAL BOARD

RUTHERFORD ARIS
JAMES BONNER
STANLEY COHEN
CHARLES DELISI
NARENDRA GOEL
ROGER V. JEAN
MAREK KIMMEL
YONOSUKE KOBATAKE
J. LADIK
C. J. LUMSDEN
E. MARCHI
P. G. MEZEY
CHIKAYOSHI NAGATA
KENNETH H. NORWICH
GABRIEL G. PINTER
R. S. ROOT-BERNSTEIN
TOSHIHUMI TAKENAKA
MATTHEW WITTEN

University of Minnesota, (USA)
California Institute of Technology (USA)
University of Connecticut, (USA)
National Institutes of Health, (USA)
State University of New York, (USA)
Universite du Quebec a Rimouski, (CANADA)
Memorial Sloan-Kettering Cancer Ctr., (USA)
Hokkaido University, (JAPAN)
Universitat Erlangen-Nurnberg, (F.R. GERMANY)
University of Toronto, (CANADA)
Instituto de Matematica Aplicada, (ARGENTINA)
University of Saskatchewan, (CANADA)
National Cancer Center Research Institute, (JAPAN)
University of Toronto, (CANADA)
University of Maryland, (USA)
The Salk Institute for Biological Studies, (USA)
Yokohama City University, (JAPAN)
Illinois Institute of Technology, (USA)

ADVISORY BOARD

GEORGE P. GLADYSHEV
YUKIO HIRAMOTO
GEORGE PACK
RODERICK PARK
V. A. PARSEGAN
W. P. ROGERS
R. C. SRIVASTAVA
MAXIMO VALENTINUZZI

Academy of Sciences of the USSR, (USSR)
Tokyo Kogyo Daigaku, (JAPAN)
University of Illinois, (USA)
University of California (USA)
National Institutes of Health, (USA)
The University of Adelaide, (S. AUSTRALIA)
Birla Institute of Technology & Science, (INDIA)
Instituto de Cibernetica, (ARGENTINA)

INSTRUCTION TO AUTHORS

The *Journal of Inferential and Deductive Biology* was originated to be an appropriate forum for theoretical and experimental biology and as a solution to the 'multiple journal' syndrome (e.g. author moving an idea from theory to experimentation to industrial products all via different journals). This will allow the experiments which test a theory to be published with the theory, if experimental results can be produced.

APPROPRIATE SUBJECTS FOR ARTICLES:

1. Articles on theory and experimental tests.
2. Articles on artificial and natural intelligence, robotics, and bioengineering.
3. Articles on theories, experimental tests, and applications of specific processes or phenomena (e.g. learning, active transport, photosynthesis, carcinogenesis, chromosomal phenomena, enzyme action, morphogenesis).
4. Articles on theoretical discussion of specific projects (e.g. selective mutation, drug design, electronic models).
5. Articles on theoretical discussion of methods (e.g. cytochemical methods, amplification techniques, applications of instrumentation to biological problems).
6. Articles on large scale complex ecological systems as well as smaller systems.
7. Articles on molecular and physiological behavior of compounds for pharmacology and toxicology.

The *Journal of Inferential and Deductive Biology* will devote a section to articles, reviews, letters, and discussion papers on unsolved problems with reasoned speculation in biology.

If 'Reviews' include a substantial new theoretical discussion, they will be accepted for publication in this Journal. We advise that you consult our Chief Editor (via Danielli Associates, Inc.) before embarking upon a review article for the Journal.

If Letters to the Editor ('Brief Notes') are intended for direct attention to a particular theoretical point, they will be accepted for publication in the Journal.

Submission and Form of Manuscript

Manuscripts (an original and two copies) should be submitted in English using only one side of white paper, 8 1/2 x 11", double spaced, with 1 1/2" margins on top, bottom, and sides. Footnotes, tables and legends for illustrations should be typed separately at the end of the manuscript.

Manuscripts should be submitted to the *Journal of Inferential and Deductive Biology*, 185 Highland Street, Worcester, MA 01609, U.S.A.; telephone (617) 791-4008.

A letter of submission is required naming the *Journal of Inferential and Deductive Biology*.

Manuscripts are reviewed by at least two referees within 3 to 6 months. If the referees reject the manuscript, the author is permitted to rebut the referees' reports. This rebuttal would be sent to the referees for their comments. If necessary, authors are also allowed to request a second panel of referees.

If the paper has been published elsewhere, or is to be published elsewhere, it will not be accepted for publication in this Journal.

Summary

Every paper (except a 'Letter to the Editor') must have a summary, which should not exceed 300 words. The summary must be intelligible to the general reader without reference to the main text. The summary should be at the beginning of the manuscript (after the title page). Abbreviations (other than well known standards) and references should not be used in the summary.

Running Headline

If the full title of your manuscript is more than 40 characters (including spaces), it is required that you send us a short running title (suitable for page headings).

References

References should be given at the end of the paper, arranged in alphabetical order and abbreviated according to the *World List of Scientific Periodicals*. Citations in the text should read: Smith, B. (1975). If there are more than two authors in the citation, all of their names should be given at the first citation (except for more than five authors) which should read: Smith, et al (1975). If more than one paper by the same author/s has appeared in one year, it should be read: Smith, B. (1975a), Smith, B. (1975b).



605 Third Avenue
New York, NY 10158
212-850-
Telex 12-7063
Cable JONWILE
New York, Chichester,
Brisbane, Toronto

John Wiley & Sons, Inc. Publishers

Professional Group

"... an important contribution to an entirely new approach to pattern and form in biological systems. I strongly recommend its careful reading to anyone interested in these questions. It is a monumental work in a key sector of morphogenesis."

--Robert Rosen
from the Foreword

**MATHEMATICAL
APPROACH TO
PATTERN AND FORM
IN PLANT GROWTH**

ROGER V. JEAN
University of Quebec at Rimouski

CONTENTS: Introduction. The Mathematical Foundations. The Cylindrical Lattice in Botany. The Centric Representation of Phyllotaxis. The Diffusion of Morphogens. The Origins of the Patterns: Theories and Mathematical Models. Epilogue: The State of the Art. Appendixes. References. Index.

This book deals with mathematical problems raised by the growth of plants, more precisely with the problems related to what is currently called the PHENOMENON OF PHYLLOTAXIS. This phenomenon is one of the most striking and puzzling characteristics of apical activity. In the past decade many mathematical models have been proposed on the theories dealing with the problem of the origin of the patterns displayed on the plant apex. By detailing comparisons of these models, the author suggests areas of research toward a better integration of the many facets of phyllotaxis.

Presenting recent mathematical developments as well as those that have appeared since 1830, Jean covers the material central to the study of plant development. An important contribution to an entirely new approach to pattern and form in biological systems, this is the first book in which the field of phyllotaxis becomes a deductive and articulated system of methods, concepts, and results proper to the perennality of a science now more accessible and open to exploration and development.

240 pp. (ISBN 0-471-88357-3) April, 1984 \$39.95 U.S. (higher in Canada)

Mail to: Wiley-Interscience, a division of John Wiley & Sons, Inc.
605 Third Avenue, New York, NY 10158 Att: Jules Kazimir, Dept. 092

Please send me a copy of MATHEMATICAL APPROACH TO PATTERN AND FORM IN PLANT GROWTH, by Roger V. Jean, at the price of \$39.95. 0-471-88357-3. Orders accompanied by payment will be sent postpaid. (Price subject to change without notice.)

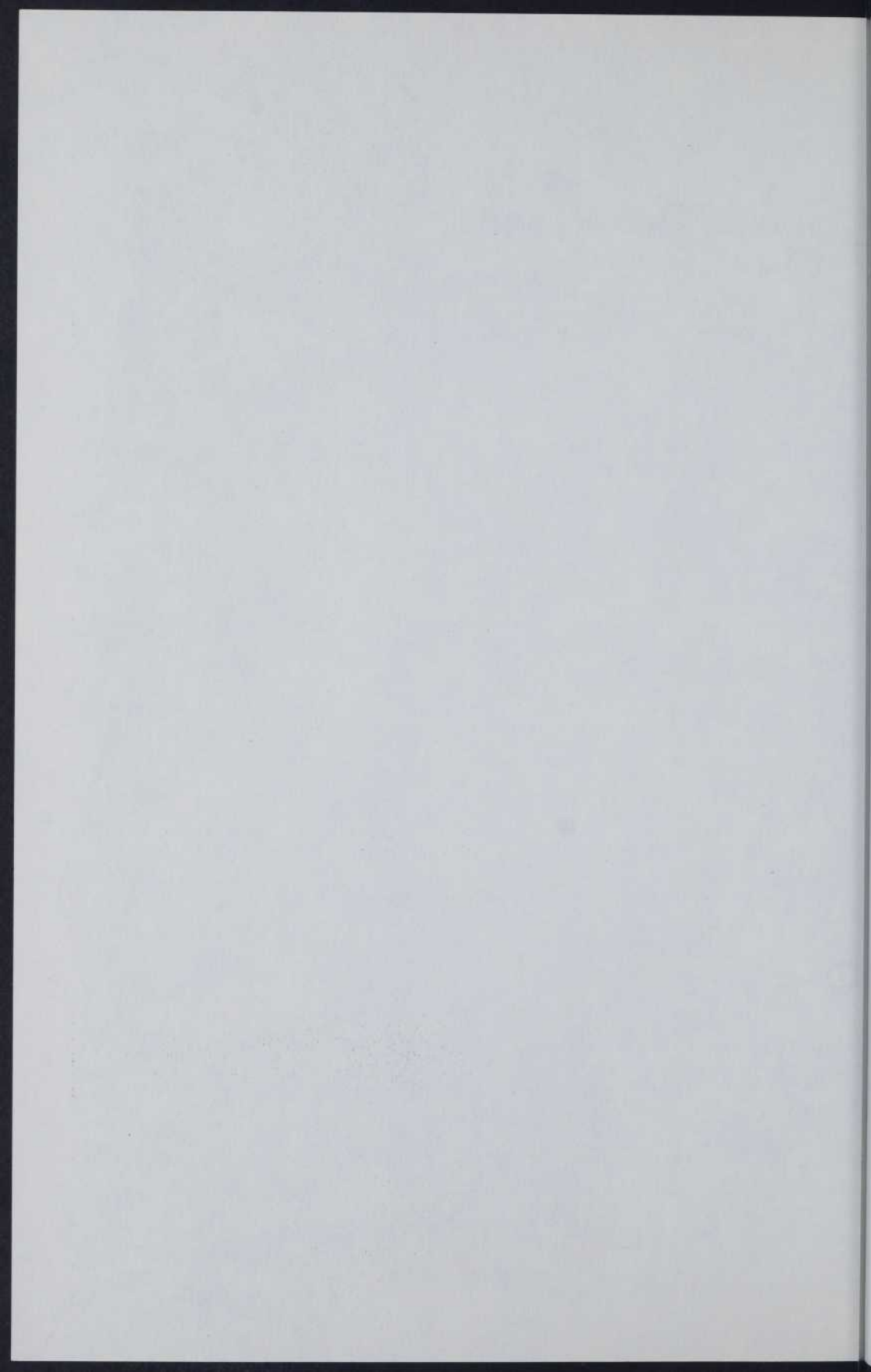
() Payment enclosed, plus sales tax. () Bill me. () Send for 15 days examination.

NAME _____

ADDRESS _____

CITY/STATE/ZIP _____

SIGNATURE _____



ANNEXE III

Programme du Colloque de Biomathématiques
de mai 1986 dans le cadre du 54e Congrès
de l'ACFAS à Montréal

COLLOQUE DE BIOMATHEMATIQUES

15 mai 1985

54^e CONGRES DE L'ACFAS

12-16 mai 1986

Université de Montréal

SUR LA MORPHOGENESE DES PATTERNS VEGETAUX

PROGRAMME

- 09h00 - 09h45 Roger V. Jean
Département de Mathématiques
Université du Québec à Rimouski
"Aspects mathématiques du problème des
patterns à la surface des plantes et dans
les bourgeons"
- 10h00 - 10h45 Paul B. Green
Department of Biological Sciences
Stanford University
"Biomathématique de la géométrie de la tige"
- 11h00 - 11h45 Irving Adler
Vermont Academy of Arts and Sciences
"Distinctions entre les aspects biologiques et
mathématiques du problème de la phyllotaxie"

BUT DU COLLOQUE

Discuter de quelques aspects biologiques et mathématiques du difficile problème de la disposition relative des parties semblables des plantes, et de quelques concepts techniques reliés à la croissance et à la morphogénèse végétales. Historiquement c'est le premier problème biologique que l'on ait tenté de résoudre par l'introduction du nombre, avant la génétique. On l'appelle communément le problème de la phyllotaxie des plantes, souvent considéré comme un test-case en biomathématiques et comme la bête noire de la botanique.

Irving ADLER, Vt Acad. Arts & Sci.
Séparant les aspects biologiques de la phyllo-
taxie des aspects mathématiques.

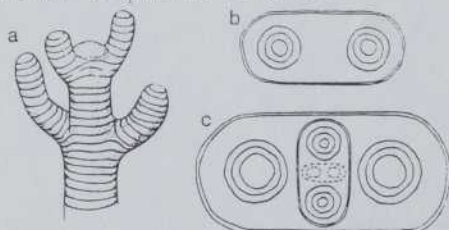
Le modèle des pressions de contacts de Adler est construit sur les thèses suivantes: 1) l'angle de divergence d et la montée r sont les mêmes pour toutes paires de feuilles consécutives, mais sont fonctions du temps T ; 2) la montée r est une fonction décroissante de T ; 3) la distance de chaque feuille à son voisin le plus près, dans la représentation cylindrique normalisée, est maximisée pour $T \geq T_c$. Il est démontré ensuite que pour $T > T_c$, le point (d, r) dans le plan (d, r) descend le long de l'un des nombreux chemins en zigzag qui forcent la convergence de d . Si $T_c = 5$ ou $r > \sqrt{5}/38$ à T_c , un seul chemin est possible, et d converge à τ^{-2} où τ est le Nombre d'Or, et la phyllotaxie croissante est toujours exprimée par des nombres de Fibonacci consécutifs. Parce que la phyllotaxie normale peut être expliquée comme une conséquence mathématique des pressions de contacts l'une sur l'autre, celles-ci commencent tôt, ce qui reste à être expliqué par les biologistes concerne les traits de la croissance d'une tige qui déterminent la distance minimale entre les feuilles et le moment où cette distance est susceptible d'être maximisée.

(North Bennington, VT 05257, U.S.A.)

Paul B. Green^a, Université de Stanford,
Biomathématique de la Géométrie de la Tige.

Les feuilles des plantes se trouvent
arrangées en motifs de géométrie spécifique
(Phyllotaxie). Ces organes se forment à l'ex-
trémité de la tige sur un dôme apical qui re-
çoit des influences physiques (et chimiques)
des feuilles récemment produites. Il y a trois
applications mathématiques à ce problème:

1- Caractériser les motifs eux-mêmes. Ici la
feuille n'est qu'une abstraction (un point ou
un cercle); 2- Découvrir la logique par la-
quelle les cellules du dôme forment les nou-
veaux appendages. Ici la feuille est vue comme
un organe cylindrique renforcé par des cercles
de cellulose. Ainsi un deuxième motif très
important est les lignes de renforcement à la
surface (figures ci-dessous). On cherche les
algorithmes cellulaires pour produire le motif
de renforcement; 3- Etudier les interactions
physiques entre le dôme et les jeunes feuilles
qui croissent rapidement. Ici on emploie
l'analyse des éléments finis. Pour expliquer
6', on doit comprendre #2 et #3.



a) l'épave des Sciences biologiques

Roger V. JEAN, Université du Québec à Rimouski,
Aspects mathématiques du problème des patterns
à la surface des plantes et dans les bourgeons.

Présentation de concepts fondamentaux en phyllotaxie descriptive (paire de parastiques de contact, de parastiques visible, très visible, angle de divergence). Présentation intuitive du théorème reliant ces concepts. Illustration du théorème par la théorie des lignes d'induction bifurquées et simples. Preuve du théorème faisant intervenir les suites de Farey. Applications à la structure des protéines, à l'étude de la spiromonostichie, aux diagrammes de fréquence de Fujita, pour l'obtention de la formule d'approximation de Bravais et à la détermination de toutes les paires visibles et opposées visibles d'un système. Nous verrons que ce théorème jette une lumière nouvelle sur l'histoire du développement de ce secteur de la recherche. Notre communication au Colloque de Biomathématiques de mai 1985 à Chicoutimi (55^e Congrès de l'ACFAS) a porté sur les prédictions d'un modèle mathématique (Chapitre VII du Cahier de l'ACFAS, 59), contrairement à ce que notre résumé à ce colloque annonçait et qui est considéré ici. (CRSNG A6240).

301 avenue des Ursulines, Rimouski, QC, G5L 5A1

Notes Biographiques

Le Dr. **Irving Adler** a reçu le B.S. degree du New York's City College en 1931, le M.A. degree du Columbia University en 1938, et le Ph.D. de cette même université en 1961. Il a enseigné les mathématiques dans les High Schools publics de New York, à l'Université Columbia et au Bennington College. Il est l'auteur de 55 livres portant sur les mathématiques, les sciences et l'éducation, et co-auteur d'environ 30 autres. Ses articles sur la phyllotaxie ont été publiés dans le *Journal of Theoretical Biology* en 1974, 1975 et 1977. En 1976, il fut invité comme conférencier par le Gordon Research Conference on Theoretical Biology and Biomathematics. Le Dr Adler est Fellow de l'American Association for the Advancement of Science, ainsi que Fellow et Past President du Vermont Academy of Arts and Sciences.

Né à Philadelphie, le Pr **Paul B. Green** a fait son B.A. à l'Université de Pennsylvanie (1952), fut Junior Fellow à Harvard (1955) et obtint le Ph.D. à l'Université de Princeton en 1957 après quoi il fit un Post-Doctorat à la Swiss Federal Technical Institute de Zurich. De 1958 à 1969, il fut tour à tour assistant professeur, professeur associé, professor et Acting Chairman au Département de Biologie de l'Université de Pennsylvanie. Depuis 1971, il est professeur de Sciences Biologiques à l'Université de Stanford. Il est membre de la Society for Developmental Biology dont il fut Secrétaire (1968-71) et Président (1980-81), membre de la Botanical Society of America, de l'AAAS et de l'American Society of Plant Physiologists. Il a contribué à plusieurs ouvrages collectifs et est l'auteur d'un grand nombre d'articles parus notamment dans *Science*, dans l'*American Journal of Botany*, dans le *Journal of Theoretical Biology*, dans *Plant Physiology*, dans *Planta*, dans le *Journal of Cell Biology* et dans le *Journal of Biophysical and Biochemical Cytology*. En 1964, il a reçu le prix Darbaker pour son travail sur les algues et en 1972 on lui attribua le Pelton Award pour son travail en morphogénèse végétale. Son principal intérêt de recherche est la biologie cellulaire et du développement, l'étude des mécanismes biophysiques de la morphogénèse végétale.

Détenteur d'un B.Sc. (1968) et d'un M.Sc. (1970) de l'Université de Montréal, d'un Doctorat 3e cycle (1977) et d'un Doctorat d'Etat (1984) à l'Université Pierre et Marie Curie - Paris 6 - dans les domaines des mathématiques et de la biomathématique, le principal intérêt de recherche du Pr **Roger V. Jean** est l'application des mathématiques à la biologie végétale, particulièrement en rapport avec le problème de la morphogénèse des patterns végétaux connue sous le nom de phyllotaxie. Ses autres intérêts de recherche se rapportent à la didactique de la biomathématique. Il est présentement professeur de mathématiques à l'Université du Québec à Rimouski, membre de la Société Française de Biologie Théorique, et auteur dans le cadre du projet américain COMAP, soit le Consortium for Mathematics and its Applications Project. Il est l'auteur de quelques livres, publiés aux Presses de l'Université du Québec, chez Masson et Cie (France) et chez Wiley-Interscience (New York) et co-auteur de quelques autres. Il a publié plusieurs articles par exemple dans le *Journal of Mathematical Biology*, le *Journal of Theoretical Biology*, le *Mathematical Biosciences*, les *Annals of Botany* et le *Bulletin of Mathematical Biology*. En juillet 1985, il a organisé, à l'Université de Berkeley en Californie, le Premier Symposium International sur son principal intérêt de recherche (voir Annexe IV) soit sur le sujet du présent colloque.

ANNEXE IV

Résumés des Communications au Premier Colloque
International sur la Phyllotaxie, à l'Université
de Berkeley, Californie, en juillet 1985, dans le
cadre du Vth International Conference on
Mathematical Modelling

Fifth International Conference on Mathematical Modelling

An Interdisciplinary Integrative Forum on
Mathematical Modelling in Engineering,
Biological, Medical, Environmental, Social
and Other Sciences

July 29-31, 1985

University of California
Berkeley, California, U.S.A.

Keynote Speakers

Mark Ardema
NASA Ames Research Center

Carl W. Hall
National Science Foundation

William F. Miller
SRI International, Palo Alto

I. Prigogine
Brussels, Belgium

Po Lung Yu
University of Kansas

Lotfi Zadeh
University of California - Berkeley

Conference Organization

Conference Co-Chairmen:

Xavier J.R. Avula
University of Missouri-Rolla

Ervin Y. Rodin
Washington University in St. Louis

Organizing Committee

George Leitmann - Chairman
University of California, Berkeley, U.S.A.

C.D. Mote, Jr. - Co-Chairman
University of California, Berkeley, U.S.A.

Peter Antonelli
University of Alberta, Canada

David Batten
CSIRO, Australia

Nicola Bellomo
Politecnico di Torino, Italy

Fabrizio Calentano
Universita di Milano, Italy

John Casti
IIASA, Laxenburg, Austria

Gautam Dasgupta
Columbia University, New York City

G. Feichtinger
Technische Universitat Wien, Austria

Ismael Herrera
Autonomous University of Mexico, Mexico City

Roger Jean
University of Quebec at Rimouski, Canada

Ints Kaleps
Wright-Patterson Air Force Base, Ohio, U.S.A.

C.T. Leondes
University of California, Los Angeles, U.S.A.

A.I. Liapis
University of Missouri-Rolla, U.S.A.

George D. Meier
Beckman Instruments Company

Henry A. Mitchell
University of Missouri-Kansas City

S. Ovchinnikov
San Francisco State University, U.S.A.

J.N. Reddy
Virginia Polytechnic Institute, U.S.A.

Gene D. Rohrer
IBM Corporation, U.S.A.

D.K. Sinha
Jadavpur University, India

Paul D. Stein
Henry Ford Hospital, Detroit, U.S.A.

M. Tomizuka
University of California, Berkeley, U.S.A.

V.M.R. Tummala
Eastern Michigan University, U.S.A.

R.N. Vaishnav
Catholic University of America, U.S.A.

Hans J. Zimmermann
Technische Hochschule-Aachen, West Germany

Institute for Applied Sciences, St. Louis, Missouri
University of California, Berkeley
SRI International, Palo Alto, California
International Association for Mathematical Modelling
Societa Italiana di Biofisica Pura e Applicata
International Association for Mathematics and Computers
in Simulation (IMACS)
Society for Computer Simulation
Washington University in St. Louis

SYMPOSIUM IN BIOMATHEMATICS
MORPHOGENESIS OF THE PATTERNS ON PLANTS

Specialized Session inside the
Fifth International Conference on Mathematical Modelling
University of California
Berkeley California USA
July 29-31, 1985

AIM OF THE SYMPOSIUM: bring together biologists, biomathematicians and mathematicians who have contributed to the study of problems in the heart of plant morphogenesis currently known as phyllotaxis, in order to discuss the latest developments.

INFORMATION ON THE SYMPOSIUM: Write to Roger V. JEAN, responsible for the organization of the symposium and member of the organizing committee of the Vth I.C.M.M., at the following address: Université du Québec à Rimouski, Rimouski, Québec, G5L 3A1.

CONTRIBUTORS

- I. Adler, North Bennington, Vermont
D.R. Baxter, Department of Biological Sciences, Stanford University, California
B.P. Davis, J.B.S Haldane Research Centre, Tamilnadu, South India
T.A. Davis, Director J.B.S. Haldane Research Centre, Tamilnadu, South India
C. Goodal, Department of Statistics, University of Princeton, New Jersey
P.B. Green, Department of Biological Sciences, Stanford University, California
R.V. Jean, Département des Sciences Pures, Université du Québec à Rimouski, Québec
C. Marzec, The Public Health Research Institute of the City of New York, New York
A.M. Mathai, Department of Mathematics & Statistics, McGill University, Quebec
R. Meicenheimer, Department of Botany, Miami University, Oxford, Ohio
R.E. Plant, Department of Mathematics, University of California at Davis, California
T. van Ravenstein, Department of Mathematics, The University of Wollongong, Australia
J.N. Ridley, Department of Mathematics, University of the Witwatersrand, Johannesburg, South Africa
K.P. Tognetti, Department of Mathematics, The University of Wollongong, Australia
D.A. Young, Lawrence Livermore National Laboratory, University of California, Livermore, California

TITLES OF THE LECTURES:

- Methodological Problems in Phyllotaxis, by I. Adler
Finite Element Simulation of a Growing Plant Apex by, D.R. Baxter and R.E. Plant
Association of Coconut Foliar Spirality with Latitude, by T.A. Davis and B.P. Davis
Rules of Cell Activity as Basis for a Model of Organogenesis in Plants, by C. Goodal
A Biophysical Basis for Modeling Phyllotaxis (Leaf Placement Patterns), by P.B. Green
Towards a More Universal Model of Phyllotaxis, by R.V. Jean
Entropy as a Measure of Leaf Spacing in a Simple Phyllotactic System, by C. Marzec
Mathematical Reconstruction of the Sunflower Head Revisited, by A.M. Mathai
Empirical Models of Stem Growth and Vasculature Differentiation Process, by R.D. Meicenheimer
Ideal Phyllotaxis on General Surfaces of Revolution, by J.N. Ridley
The Distribution of Points on a Circle and Phyllotaxis, by K. Tognetti and T. van Ravenstein
Some Thoughts on Phyllotaxis, by D.A. Young

INSCRIPTION AT THE CONFERENCE: Write to professor X.J.R. Avula, chairman of the Vth I.C.M.M., Institute for Applied Sciences-Branch office, P.O. Box 1488, Rolla, Missouri 65401, USA

Les Comptes Rendus de ce symposium paraîtront dans:

- **Mathematical Modelling in Science and Technology**, Proceedings of the Fifth ICM, July 29-31, 1985, University of California, Berkeley (eds. X.J.R. Avula, G. Leitmann, C.D. Mote, Jr. and E.Y. Rodin), Pergamon Press, New York, 1986;

et dans un numéro spécial du:

- **Journal of Inferencial and Deductive Biology**.

Le Congrès comprenait également, en particulier, quatre sessions sur Biomedical Systems, une session sur Resource Ecology, une session sur Developmental Biology et une session sur Population Dynamics and Genetics.

WM-7: MORPHOGENESIS OF THE PATTERNS ON PLANTS I
105 Stanley

Chairperson: Roger V. Jean
Univ. of Quebec at Rimouski Canada

- 10:00 Some Thoughts on Phyllotaxis
David A. Young
Lawrence Livermore Natl. Lab USA
- 10:20 Association of Coconut Foliar Spirality with Latitude
T. A. Davis and B. P. Davis
Haldane Research Center
Nagercoil India
- 10:40 Finite Element Simulation of a Growing Plant Apex
Donald R. Baxter
Stanford University USA
Richard E. Plant
University of California, Davis USA
- 11:00 Rules of Cell Activity as Basis for a Model of Organogenesis in Plant
Colin R. Goodall
Princeton University USA
- 11:20 A Biophysical Basis for Modelling Phyllotaxis (Leaf Placement Patterns)
Paul B. Green
Stanford University USA

WA-4: MORPHOGENESIS OF THE PATTERNS ON PLANTS II
105 Stanley

Chairperson: Roger V. Jean
Univ. of Quebec at Rimouski Canada

- 15:00 Towards a More Universal Model of Phyllotaxis
Roger V. Jean
Univ. du Quebec a Rimouski Canada
- 15:20 Entropy as a Measure of Leaf Spacing in a Simple Phyllotaxis System
Christopher Marzec
The Public Health Research Inst. USA
- 15:40 Empirical Models of Stem Growth and Vasculature Differentiation Process
Roger D. Meichenheimer
Miami University, Ohio USA
- 16:00 Ideal Phyllotaxis on General Surfaces of Revolution
J. N. Ridley
Univ. of Witwatersrand South Africa
- 16:20 Some Questions of Method in Phyllotaxis
Irving Adler
North Bennington, Vermont USA

Symposium on Morphogenesis of the Patterns on Plants

Vth ICMM

INTRODUCTORY WORD by Roger V. JEAN (Extrait)

Ladies and gentlemen

As the organizer of the symposium I take great pleasure in welcoming you to the first international meeting devoted to the problems of mathematical and biological phyllotaxis. The title I gave to the symposium is meant to reflect the fact that the problems we will be dealing with here reach the very core of plant morphogenesis and growth. Probably that the restrictive and even strange word "phyllotaxis", coined 150 years ago by Schimper, is due to be changed in order to fully describe the object and range of our research. Suggestions are welcome. More and more research workers are involved, the problems are tackled from a variety of azimuths, with a variety of tools, and time has come to decidedly enhance and underline the worldwide effort in order to deepen our understanding and enlarge our scope on what has been called by a botanist the bugbear of botany. Some of our speakers are among the most productive ever on the subject. Some of them already submitted an extended version of their contributed papers to the Mathematical Biosciences or to Mathematical Modelling, and some papers are in the process of being published.

PRESENTATION DES CONFERENCIERS

Session du matin

Our first speaker is Dr D.A. Young from the Laurence Livermore National Laboratory. His most important published contribution is a diffusion model in the cylindrical representation. He will speak to-day about "Some thoughts on phyllotaxis".

The next speaker is Dr T.A. Davis, Director of the Haldane Research Center at Nagercoil in Southern India. His co-worker, Dr B. Davis received his Ph.D. in Statistics from the University of California at Berkeley in 1979. He is at present computer system analyst at the Pacific Gas and Electric Company in San Francisco where his responsibilities include the mathematical modelling of large-scale computer networks. Dr T.A. Davis is known for his research on foliar spirality in palm trees. He will deliver to-day his latest findings concerning the "Association of coconut foliar spirality with latitude".

The next three speakers will deliver very closely knit lectures. Recently a promising original approach to phyllotaxis has been put forward. From the observation of cell files, of reinforcement patterns of cellulose microfibrils, of structural reorganization of the epidermis on the apical dome, Paul Green from Stanford University, stated in his 1984 article which appeared in the Journal of Cell Science, that the sites for future leaves can be recognized as epidermal angular discontinuities. He put forward a model which is able to reproduce decussation and distichy, and most probably spiral patterns. He will speak to-day about "A biophysical basis for modelling phyllotaxis".

Our next speaker, Donald Baxter from Stanford will deliver some mathematical aspects of the previous lecture. He will speak about a "Finite element simulation of a growing plant apex".

The paper by Colin Goodall from the Department of Statistics of Princeton University is a companion to the presentation proposed by Baxter and Green. The latter consider a finite-element model for deformation of the directionally-reinforced epidermis. Pr Goodall takes an additional step, to a simulation that includes specific rules of cell activity governing division and reinforcement directions. Candidate rules are inferred from

Green's biological observations and validated by the simulation. Our speaker uses some new concepts in computer science in designing the framework for testing the set of rules. The title of his lecture is "Rules of cell activity as basis for a model of organogenesis in plants".

Session de l'après midi

Our next speaker, Dr Marzec from the Public Health Research Institute of the City of New York published in 1983 an article with Kappraff in the Journal of Theoretical Biology which is a landmark in mathematical phyllotaxis. They showed in particular that the angles in the set ϕ_G , generalizing Coxeter's set of divergence angles for normal phyllotaxis, and my set of angles for spiral phyllotaxis in general, distributes the leaves around the stem of a plant more uniformly than the neighboring angles can do, and that the set ϕ_G is the locus of the minimal concentration of the morphogen in the diffusion theory. He recently introduced an entropy concept of the Boltzmann type in his work. This concept particularizes the formal entropy concept I introduced some time ago in phyllotaxis and which is at the basis of the model I have just spoken to you about. He will speak about "Entropy as a measure of leaf spacing in a simple phyllotaxis system".

Dr Mathai being absent, Dr Adler scheduled to speak at 15.25, will take his place. I thus have the pleasure to present to you my close friend Irving Adler. Everyone knows the importance of Dr Adler's work in phyllotaxis. His 1974 and 1977 papers in the Journal of Theoretical Biology constitute one of the most important landmarks in the history of the subject, in line with Bravais in 1837, van Iterson in 1907 and Richards in 1951. He extensively developed the mathematics in the cylindrical lattice and produced a rather satisfying model of the contact pressure theory. One aspect of his contribution is that he clarified former treatments and underlined sources of errors in former reasonings. In line with that his talk to-day draws the attention on some of the traps in which former workers have fallen. I want to underline that he is the past president of the Vermont Academy of Arts and Sciences and about to become fellow of this society.

Dr Meicenheimer from Miami University in Oxford Ohio will present some of the insights into the problem of phyllotaxis that he has obtained from past and current researches on a variety of plant stem systems. He considers his expertise to be in the area of botany rather than in mathematics, but he has had extensive occasions to use various mathematical models of phyllotaxis. His primary research goal is to bridge the gap that exists between theoretical models of phyllotaxis and the body of empirical data on plant stems. The title of his lecture is " Empirical models of stem growth and vasculature differentiation process".

Pr Ridley in his 1982 article in the Mathematical Biosciences reproduced the spiral patterns on the sunflower by using a genetic spiral of a special type called the cyclotron spiral, first introduced by Vogel. He showed that this spiral gives the optimal packing efficiency of the seeds, in the mathematical sense he defined, when the divergence is $d=\phi^{-2}$. His present work generalizes the mathematical model to one that applies to any surface, not only the plane, and with features growing at an arbitrary rate on the surface, not necessarily of constant size. The concept of packing efficiency has also been generalized, but the conclusion is essentially the same, namely that the Fibonacci arrangements are the most efficient. I know from different sources that an extensive version of his contributed paper will be published in the Mathematical Biosciences. The title he has given to his lecture is " Ideal phyllotaxis on general surfaces of revolution".

Symposium on Morphogenesis of the Patterns on Plants

Vth ICMM

CLOSURE WORD by Roger V. JEAN

A lot of interesting researches are going on in the field. The symposium underlined also that a lot of problems still await investigations, by biologists and mathematicians, such as the following. The links with biochemistry and physiology should be substantially made in coming researches. On the other hand, the physiological experience is forcibly incomplete given that plants live in an environment in which various factors interfere. It is surprising that a stochastic approach to the problems of phyllotaxis has not been put forward yet, though many references show possible paths of investigations in that direction. A complete mathematical model showing how the phyllotactic patterns proceed from cellular patterns is awaited. We should develop concrete applications of the theories of phyllotaxis, if these are substantial enough; a project with a French agronomist aimed at producing more productive crops is in the process of being defined. The allometric and differential growth patterns in the apex have been widely neglected. There are also the various problems concerning the verification of the contact pressure model and of the diffusion models. Explanatory theories and models should be built that take into account the exceptional cases of growth. Bolle's theory of induction lines should be closely looked into and extended. Most of the models to-day are, at various levels, descriptive, while the object of our research is not only to try to describe the patterns or to reproduce them. By emphasizing the experimental work, generalized theories will come to life. There is a need for bolder theories which will lead us off the beaten tracks and enable us to make unusual predictions and applications. Many of the researches that have been presented here bear a lot of promises in that direction.

I am sure that the symposium has and will triggered new ideas to explore, and that new collaborations, especially between mathematicians and biologists, will take place. I intend to invite once a year a colleague either at my university or as a speaker in my general symposium in biomathematics which takes place once a year at different locations in Quebec. The symposium has been much too short. Only a few facets of the speakers work in phyllotaxis have we been able to hear. I hope that we will be able to meet again soon for two or three days of discussion on the subject. Finally we look forward to read you in the Proceedings and in the special issue of JIDB. Thank you.

Extraits du

Book of Abstracts

Fifth International Conference on Mathematical Modelling

**An Interdisciplinary Integrative Forum for
Mathematical Modelling in Engineering, Biological,
Medical, Environmental, Social and Other Sciences**

**29-31 July, 1985
University of California
Berkeley, California**

**Institute for Applied Sciences
St. Louis, Missouri 63132 USA**

MORPHOGENESIS OF PATTERNS ON PLANTS

SOME THOUGHTS ON PHYLLOTAXIS

David A. Young
Lawrence Livermore National Laboratory
Livermore, CA 94550

Phyllotaxis-like patterns found in various organisms and the types of morphogenetic theories used to explain these patterns will be surveyed. These theoretical ideas will be related to current problems in phyllotaxis theory, including Fibonacci patterns, flower morphogenesis, variations, and malformations. The significance of morphogenetic models for evolutionary theory will be emphasized. Close cooperation between theoretical and experimental biologists will be required for continued progress in this field.

ASSOCIATION OF COCONUT FOLIAR SPIRALITY WITH LATITUDE
T.A. Davis and B.P. Davis
Haldane Research Centre, Nagercoil 4, Tamilnadu, India

The phyllotaxy of the coconut is alternate, and any two consecutive leaves subtend an angle which is approximately equal to the Fibonacci angle (137.5°). Such an arrangement results in the manifestation of 5 obviously visible spirals (orthostichies), all of which in a coconut crown veer either clockwise (left-handed) or counter-clockwise. This single spiral, formed by connecting successive leaves and termed genetic spiral, progresses opposite to the 5 spirals. But in the oil palm, both the genetic spiral and its 8 orthostichies move along the same direction. Moreover, 5 and 8 happen to be consecutive terms of Fibonacci Sequence. Such a property has been verified with palms having different numbers of foliar spirals, since the number of foliar spirals in any palm is always a Fibonacci Number. Starting from the single genetic spiral, it is possible to trace several other sets of spirals such as 2, 3, 5, 8, 13 and 21 in different species of palms. If the terms of Fibonacci Sequence are numbered serially, the sets of spirals representing the odd-numbered terms will move clockwise and the even-numbered terms will progress counter-clockwise. This property has been demonstrated by constructing the model of the palm crown. In any locality, the left- and right-spiralled coconuts are distributed randomly, and the foliar asymmetry is proved to be non-genetic. Surprisingly, the left-spiralled coconuts produced significantly more fruits than the right-spiralled palms in India. Published data on non-genetic leaf spirals suggested a possible geophysical influence. Hence voluminous data have been collected from wider regions to test such a possibility. Handedness of 71,640 palms was recorded. The 51,351 palms observed from 26 regions of northern hemisphere show an excess of lefts, and the left-right difference is statistically significant ($X^2_1 = 74.13$). In southern hemisphere, on the other hand, the rights are in excess of lefts. Here again, the difference between the two kinds of palms is significant. These results indicate a significant hemispherical difference in the distribution of left- and right-spiralled palms. The difference could be due to abnormal distribution of one type of palms in a few pockets, or due to a geographical effect. Hence the hypothesis that the distribution F of left-spiralled palms is the same as G , the distribution of right-spiralled trees, was tested. A simple and robust test for this problem is the Wilcoxon two-sample rank-sum test. The calculated values for the statistic is 7.50 which is significant. Hence, we conclude that the proportion of left-spiralled palms does decrease significantly as one proceeds southwards. This establishes an association between latitude and type of foliar spirality of the coconut. Scatter diagrams of latitude versus percentage lefts with regression lines further bring out the association spectacularly. F values of Regression Coefficient of percentage lefts for the N. hemisphere is 3666.21 while for the S. hemisphere is 2446.12, both being very highly significant. The data also show a slight influence by the earth's magnetic field inclination as pointed out by Astro-physicist, Grote Reber of Tasmania. Some examples are provided on how plants, animals and natural phenomena show enantiomorphism between hemispheres. Additionally, 2 experiments conducted at US Naval Arctic Research Laboratory, Point Barrow, Alaska with Eskimo children and a team of huskies demonstrate the preference for a particular directional locomotion on the Arctic ice-cap.

FINITE ELEMENT SIMULATION OF A GROWING PLANT APEX

Donald R. Baxter[†] and Richard E. Plant^{*}
[†]Department of Biological Sciences,
Stanford University, Stanford, CA 94305
^{*}Department of Mathematics,
University of California, Davis, CA 95616

To model rigorously the processes of leaf formation in a plant meristem, it is useful to have a method of simulating the growth of cells in the vicinity of the apex. A biophysical model of the apex should incorporate the turgor pressure of the cells and the directional reinforcement of their walls. In addition, these cells should continue to expand over an arbitrary length of time.

An initial model which fulfills these requirements can be constructed with four simplifying assumptions. First, only the epidermal surface is treated as biophysically important. Second, the speed at which two points on a cell surface move apart is proportional to the force acting to separate them. This is equivalent to assuming that the cell wall is perfectly viscous. Third, the magnitude of the viscosity is assumed to be related to both the alignment and quantity of cellulose in the wall. Finally, the force driving the separation is the product of the turgor pressure of the cell times the cell wall surface over which it acts.

This model is applied via a displacement based finite element analysis. The surface of each cell is divided into a number of triangular elements. For each cell, the viscosity component in two orthogonal directions is estimated from polarized light and interference microscopy. The estimated viscosities per unit length are projected onto each edge of the finite element mesh of the cell. Additionally, the force upon each node of an element is calculated from the turgor pressure and the area of the element divided by three nodes. This force is normal to the surface of the element.

If N is the number of nodes treated, this process results in $3N$ equations in $3N$ unknowns. Each equation represents a balance of forces corresponding to one of the degrees of translational freedom of a node. The constrained nodes are eliminated (velocity of these nodes equals zero) and the resulting system is solved for the velocity appropriate to each degree of freedom.

The resulting velocities are integrated to determine the position of the nodes at a later time. The equations are reassembled based upon recalculated forces and viscosities and the process is repeated for as long as desired. The outcome is a trace of the growth of the cells over time. Upon this framework rules for cell division and cellulose alignment may be added.

RULES OF CELL ACTIVITY AS BASIS FOR A MODEL OF ORGANOGENESIS IN PLANTS

Colin R. Goodall

Department of Statistics, Fine Hall, Princeton University, Princeton, NJ 08544.

The factors determining organogenesis, and phyllotactic pattern, in plants are sought in the interactions in groups of cells. Growth, *i.e.* dilation, driven by turgor pressure, is modulated by the mechanical properties of the cell walls. The epidermis contains the internal pressure, and is believed to have a controlling role in the differential growth during organogenesis. It is pertinent to observe, and model, the changes in the pattern of outer-epidermal cell wall structure and geometry.

Graptopetalum paraguayense is an *in vivo* model system for which periodic photographs of ink-stained epidermis provide a complete record of cell growth and division during early shoot development. The cell outlines in a patch of epidermis are digitized to give a temporal sequence of polygonal maps, *i.e.* a curved two-dimensional mesh. When viewed in polarized light, epidermal peels show cell polarity, or direction of wall reinforcement by parallel cellulose microfibrils. Cell activity is summarized in a set of rules for growth, polarity, and cell-division direction. For example, a cell's turgor pressure, its reinforcement, and forces exerted by neighbouring cells determine cell growth. Following cell division, the newly-forming cellulose microfibrils in the daughter cells are structurally predominant and may differ in orientation from the old reinforcement. Rules for cell division and the polarities of the daughter cells may depend on a complex combination of cell shape, cell growth, polarity of the parent cell, and a two-state variable encoding the overall level of meristematic activity in the region of tissue. The model of organogenesis seeks local cell-specific rules, consistent with observed cell activity, which, when applied to an aggregate of epidermal cells, produce the observed global growth and organogenesis, including phyllotactic pattern.

In a companion presentation, Baxter and Green use the rule for cell growth in a finite-element membrane simulation of epidermal growth. A refinement, discussed in detail in this paper, incorporates changes in the mosaic of reinforcement pattern driven by the rules of cell activity. The resulting finite element model has elaborate constitutive equations, controlling cell division and polarity as well as growth. Principles of rule-based programming are used to provide a flexible "expert system" within which sets of rules can be easily tested, modified and replaced. The predicates for the rules (*e.g.* geometrical measurements) are calculated as needed.

Further considerations include setting up the initial surface and cell pattern. An arbitrary surface is sketched with an interactive graphics editor. The initial arrangement of cell outlines and polarities is random, but constrained to conform to a pattern of intersecting cell files. Other issues are 1) to develop data structures for the cell graph, its history, and the dependent finite element mesh and 2) to integrate and choose among various characterizations of a cell, including growth direction, polygonal shape, longest axis, and the four corners of a containing rectangle.

A BIOPHYSICAL BASIS FOR MODELING PHYLLOTAXIS
(LEAF PLACEMENT PATTERNS)

Paul B. Green
Department of Biological Sciences
Stanford University
Stanford, CA 94305

The mechanism for the regular placement of leaves on a plant stem, phyllotaxis, has intrigued biologists for centuries. The systematic production of leaves in alternating, whorled, or spiral patterns has been nominally simulated by reaction-diffusion models which assume that a leaf arises at a site of activator maximum (or inhibitor minimum). These models make no explicit link between the spacing mechanism and the actual construction of leaves.

Biophysical examination of the growing tip of plants, using polarized light, shows that leaves arise in regions of physical discontinuity in the structure of the surface cells. A cell's outer surface contains parallel aligned cellulose microfibrils; a field comprised of several contiguous cells has a single alignment. Where these fields abut with their alignments forming a sharp angle, a new leaf appears.

The basic assumptions for modeling are that, a) a leaf arises at a structural discontinuity and, b) to perpetuate the system, each leaf must generate a new discontinuity for a subsequent leaf. The mechanism for making a leaf from the discontinuity involves cell divisions which ultimately smooth out the alignment discontinuity into a multi-cellular "hoop reinforced" region. This region grows out as a new axis. The axial growth in turn stretches the nearby tissue so as to produce, by orienting cell division and cellulose alignment, new fields of cellulose orientation and hence new discontinuities.

In this way a model of a causal loop, based on the expansion of a directionally reinforced surface, combines a physical scheme for spacing with the processes that produce the structures being spaced.

SOME QUESTIONS OF METHOD IN PHYLLOTAXIS

Irving Adler
North Bennington, VT 05257

Past failures to solve the riddle of phyllotaxis were due in part to faulty methods employed in the construction of theories or the assembling of observational data. The following examples of faulty methods are analysed to reveal hidden errors or unwanted consequences: 1) Tait argued that if the numbers of conspicuous left and right spirals are consecutive Fibonacci numbers, then the divergence angle must be between one-third and one-half of a turn. He then concluded that the converse was necessarily true. 2) Schwendener used a force diagram to show that equal and opposite forces were acting at the ends of a line segment AA' in the plane development of a cylindrical surface. He then concluded that the points A and A' were compelled to move apart. 3) Davies and others measured divergence angles on many plants with a given phyllotaxis, and then plotted a frequency distribution of the measured values to show that they cluster about an average value. 4) Richards and others worked exclusively with difficult transcendental equations derived from a disc model of phyllotaxis, although a simple transformation would have converted the transcendental equations into simple algebraic equations. 5) Some investigators overlook the fact that the girth of the stem is a natural unit of length for the study of phyllotaxis. Using other units tends to obscure an important functional relationship that is revealed when the natural unit is used.

The analysis of these faulty methods is followed by a discussion of a) the importance of using a phase-space diagram and b) how a mathematical model should be understood.

ENTROPY AS A MEASURE OF LEAF SPACING IN A
SIMPLE PHYLLOTAXIC SYSTEM

Christopher Marzec
The Public Health Research Institute
of the City of New York, Inc.
455 First Avenue, New York, NY 10016

In a previous study in which the azimuthal coordinate of a new stalk was assumed to be determined by the morphogen field created by the existing stalks, the divergence angles observed in natural helical phyllotaxic systems were shown asymptotically to cause maximal spacing of stalks. The measure of spacing was taken to be the standard deviation of the angular distance between neighboring leaves, after the leaves had been projected down the z-axis, so that all lay on a circle. Several other measures of spacing, which involve the morphogen field itself, also were maximized by the observed set of divergence angles¹.

The current study employs the entropy of the morphogen distribution itself as a less arbitrary measure of spacing. This Boltzmann entropy function is calculated under the assumption that the velocity distribution of morphogen molecules is independent of divergence angle, so that only the spatial distribution of morphogens contribute to the entropy.

It is found that the entropy is indeed a maximum when the divergence angle is near one of the naturally occurring divergence angles. This conclusion is proven in an asymptotic limit and is supported numerically.

By invoking a linear reaction-diffusion equation for the morphogen field, with leaves representing source terms as done by Thornley², the rate of change of entropy is calculated. The naturally occurring divergence angles produce local minima in both the rate of production of entropy due to morphogen diffusion and the rate at which entropy is lost due to morphogen degradation.

¹Marzec, C. and Kappraff, J. (1983). *J. Theor. Biol.* 103, 201.

²Thorney, J.H.M. (1975). *Ann. Bot.* 36, 491.

IDEAL PHYLLOTAXIS ON GENERAL SURFACES OF REVOLUTION

J. N. Ridley
University of the Witwatersrand
1 Jan Smuts Avenue, Johannesburg,
2001 South Africa

In [1] the concept of packing efficiency was defined for configurations of points in the plane for which the area associated with each point is asymptotically constant (so-called equal area arrangements in the plane). It was then proved that among ideal capitula constructed according to a model first published by Vogel [2], the capitulum with the Fibonacci divergence $\frac{1}{2}(3-\sqrt{5})$ (for which the number of parastichies through any point is always a Fibonacci number) has the greatest packing efficiency.

Vogel's model, however, has limitations, in that the seeds (or other botanical features) are required to be of equal area, and are restricted to one plane. We here present a new model, in which the botanical features can grow at an arbitrary rate, and can lie on any smooth surface of revolution. Since the constant divergence assumption is retained, the phyllotaxis is still somewhat idealized.

In addition, even though the original global concept of packing efficiency was intimately linked with the assumptions of equal area and planarity, which have now been dropped, it is possible to describe the phyllotaxis at any point on the fundamental growth spiral by means of a lattice, called the local lattice, defined in the tangent plane at that point. Since the local lattice is an equal area packing in a plane, its packing efficiency can be defined as in [1]. This is called the local packing efficiency, and in general it varies from point to point, as the local lattice varies. It is proved that for ideal plants in which the phyllotaxis rises, those with Fibonacci divergence are again optimum, but now with respect to local packing efficiency, irrespective of the shape of the plant surface or the rate of growth of the features on it.

-
- [1] J.N. Ridley, Packing efficiency in sunflower heads, *Math. Biosci.* 58:129-139 (1982).
[2] Helmut Vogel, A better way to construct the sunflower head, *Math. Biosci.* 44:179-189 (1979).

EMPIRICAL MODELS OF STEM GROWTH
AND VASCULATURE DIFFERENTIATION PROCESSES

Roger D. Meicenheimer
Department of Botany
Miami University
Oxford, OH 45056 USA

There are numerous reports in the botanical literature that describe the relationships between phyllotaxis and leaf trace patterns in terms of integer differences between sequence numbers of interconnected leaves. No previous studies, however, have attempted to relate the growth processes of the shoot apical meristem, giving rise to patterns of phyllotaxis, to internal tissue differentiation processes, giving rise to leaf trace systems. Empirical models have been constructed that permit an examination of these two developmental processes in flax (*Linum usitatissimum*) from the time of seed germination up to the 90th plastochron. Stem growth models were constructed using computer analyses of scanning electron micrographs of intact stems. Procambial differentiation processes were examined by constructing vascular network maps made by aligning morphological features in serial transverse stem sections which were independent from the stem vasculature. The stem vasculature was "unrolled" by "cutting" along an arbitrary stem generator. Positional information on stem sectors within these maps were then combined with stem growth models. Both vertical and radial growth of the stem appears to be exponential from the time of leaf primordia initiation until the time of leaf emergence from the terminal bud. These growth processes result in an apparent displacement of successive leaf primordia away from the vertex of the shoot apical meristem. Within the shoot apical meristem there are large angular sectors of residual meristem underlying presumptive sites of primordia initiation. These sectors of residual meristem are continuous with existing procambial leaf traces. At the time of primordia initiation, a fraction of one of these sectors becomes separated from the remainder via differentiation of vacuolated cells on either side of the newly formed leaf trace. The procambial leaf trace system that arises through repetition of the above events every plastochron is best described as a cylindrical network in which individual leaf traces of different plastochronic ages are positioned at similar distances from the center of the stem and from the exterior of the stem. Such a cylindrical network implies that whatever controls the positions of leaf trace differentiation does not act in a strictly vertical sense within the tissue underlying leaf primordia, since such action would result in a network in which individual leaf traces were at different radial distances from the center and exterior of the stem. The plastochron and the relative plastochron rates of radial and vertical stem growth progressively decrease through ontogeny. The change in the relative positions of points of primordia insertion during flax ontogeny results in higher order contact parastichy phyllotaxis and in higher order leaf trace patterns. Research supported by NSF Grant PCM8208362.

TOWARDS A MORE UNIVERSAL MODEL OF PHYLLOTAXIS

Roger V. Jean
Department of Pure Sciences
Universite du Quebec a Rimouski
Rimouski, Quebec
Canada G5L 7C3

After a decade of mathematical explanatory modelling of the phenomenon of the spiral patterns seen on plants, that is phyllotaxis, the aim of this symposium is to give further impulses towards a complete solution of the problem. Future developments will come from a better integration of the various aspects of the problem - cellular, epidermic, vascular, anatomical, physiological, mathematical - from a massive introduction of the ideas related to differential growth and allometry, and from the study of aberrant cases by which more or less valid hypotheses can be rejected. For example spiromonostichy is a genuine puzzle: it invalidates Hofmeister's rule on which all the mechanistic theories and models of phyllotaxis are based. Studies on the cellular level reveal that the sites for future leaves can be recognized as epidermal discontinuities well before a bump appears: this weighs against theories based on mutual pressure of primordia, and possibly renders diffusion mechanisms - where the discontinuities are seen as ones of minimal concentration of an inhibitor - unnecessary, given that the role of older primordia appears as a positive, not an inhibitory one.

This report stresses the importance of higher levels of universality by which the ideas and concepts of the actual theories and models will be generalized, in order to show the limits of their validity, to give more inclusive results, and more logical solutions. This author thinks that a more complete theory of phyllotaxis will be worked out by an interpretative approach by which the phenomenon of phyllotaxis will be interpreted in terms of its ultimate effect. He has made some progress in that direction by assuming that 1) the ultimate effect is the minimization of the entropy of the plants, 2) the primordia form a hierarchical or multilevel system, and 3) the phenomenon of phyllotaxis is first of all an evolutionary problem. It will be shown that the model he developed produces some of the expected generalization.

Association pour le Développement de Méthodes Théoriques
destinées à la Biologie (A.M.T.B.)

Ecole d'Automne de Biologie Théorique

Conseil scientifique : J. Bernard, G. Canguilhem, J.P. Changeux,
J. Coursaget, J. Dausset, F. Gros, F. Jacob,
J.A. Jacquez, A. Pacault, S. de Parcevaux,
J. Tavlitzki, M. Thellier, R. Thom, A.J. Valleron.

Responsable de l'Ecole : P. Delattre.

Session spécialisée

CROISSANCE ET MORPHOGENESE VEGETALES

Lieu et Dates : Solignac (Haute-Vienne)
16 au 27 septembre 1985

Responsable de la session : H. Le Guyader

Orientations du programme : Mises au point sur les connaissances actuelles.
Analyse critique des modèles explicatifs.
Propositions nouvelles.

Conférenciers : C. Brière, R. Buis, P. Champagnat, D. Côme, P. Cruiziat,
G. Cusset, P. Delattre, J. Denarié, M.O. Desbiez,
L. Dujardin, B. Goodwin, F. Hallé, C. Hyver, R. Jacques,
R.V. Jean, S. Jerebzooff, J.P. Kernevez, H. Le Guyader,
J. et H.B. Lück, J. Margara, J.C. Mauget, B. Millet,
J. Rigaud, J.C. Roland, J. Tempé, M. Thellier, M. Tort,
G. Truchet, J.P. Wacquant.

Public concerné : Chercheurs et Ingénieurs de toutes disciplines, intéressés
par le thème de session.

Renseignements et dossiers d'inscription : Association A.M.T.B.
Département de Biologie - CEN Saclay - Bât. 28
91191 GIF-sur-YVETTE Cedex

Date limite de dépôt des candidatures : 31 mars 1985

ANNEXE V

Extraits du
Premier Bulletin
de la
Société Canadienne de Biologie Théorique

Excerpts from the
First Newsletter
of the
Canadian Society for Theoretical Biology

Canadian Society for Theoretical Biology Société Canadienne de Biologie Théorique

Bienvenue aux lecteurs du premier numéro officiel du *Bulletin de la Société Canadienne de Biologie Théorique*. (Les trois premiers numéros de *Biologie Théorique au Canada* ont été rédigés par Michael Mackey avant la formation de la Société). Ce bulletin se veut une source complémentaire de renseignements sur la biologie théorique au Canada, pas nécessairement redondante vu l'interdisciplinarité du sujet. La société sera bilingue dans ses activités et publications, sauf pour les références bibliographiques. Nous vous invitons à remplir le formulaire de la fin de ce numéro, et à l'envoyer à l'adresse indiquée avec vos frais d'adhésion.

Welcome to the first official issue of the *Bulletin of the Canadian Society for Theoretical Biology*! (The first issues of *Theoretical Biology, Canada* were prepared by Michael Mackey before our society was formed.) We will endeavor to make this Bulletin complementary to your regular sources of information, and hope it will become a primary instrument for the advancement of theoretical biology in Canada. All material will be in both official languages, except for references, unless they are bilingual. Be sure to use the form at the end to sign up and pay up your membership.

Richard Gordon, Jacques Bélair
English editor/rédacteur français.

NEW BOOKS/NOUVELLES PARUTIONS

We will list new books of possible interest to theoretical biologists, as they cross our paths, along with references to reviews of them, when available. If you are aware of new titles, please send them to one of the editors.

Nous publions une liste des nouvelles parutions en biologie théorique et ses domaines connexes, de même que des références à des critiques parues et connues. Les lecteurs sont invités à informer l'un ou l'autre des rédacteurs de leurs propres découvertes.

- J. K. Beddow, ed. (1984). *Particle Characterisation in Technology, Volume I: Applications and Microanalysis, Volume II: Morphological Analysis*, Boca Raton, Florida: CRC Press, 264 pp. and 288 pp., US\$207.
- V. Capasso, E. Grosso & S.L. Peveri-Fontana, eds. (1985). *Mathematics in Biology and Medicine*. New-York: Springer-Verlag, 524 pp., pb., US\$36.
- E.E. Carson et al. (1983). *The Mathematical Modeling of Metabolic and Endocrine Systems*. New-York: John Wiley and Sons. (Modeling #22, 1985, p.5).
- N. Eldridge (1985). *Time Frames. The Rethinking of Darwinian Evolution and the Theory of Punctuated Equilibria*. New York: Simon and Schuster, 240 pp., US\$16.95.
- S.S. Iyengar (1984). *Computer Modeling of Complex Biological Systems*, Boca Raton, Florida: CRC Press, 152 pp., US\$68.
- M.D. Levine (1985). *Vision in Man and Machine*. New York: McGraw-Hill, 576 pp., US\$55.95.

- H.J. Morowitz (1985). *Models For Biomedical Research: A New Perspective*. Washington, D.C. 20418: National Academy Press, 2101 Constitution Avenue NW. (Science 228, 1412, 1985).
- R.R. Recker, ed (1985). *Bone Histomorphometry: Techniques and Interpretation*, Boca Raton, Florida: CRC Press, 312 pp., US\$99.50.
- R.A. Robb (1985). *Three-Dimensional Biomedical Imaging*, Boca Raton, Florida: CRC Press, 2 vols., 184 pp. and 160 pp., US\$126.
- W. Schwemmler (1984). *Reconstruction of Cell Evolution: A Periodic System*, Boca Raton, Florida: CRC Press, 256 pp., US\$92.
- L.E. Siegel (1984). *Modeling dynamic phenomena in molecular and cellular biology*, Cambridge, U.K.: Cambridge University Press, 300pp., pb., US\$12.95.
- M.A.Q. Siddiqui (1983). *Control of Embryonic Gene Expression*, Boca Raton, Florida: CRC Press, 320 pp., US\$98.
- H.-E. Wichman & M. Loeffler, eds (1985). *Mathematical Modeling of Cell Proliferation: Stem Cell Regulation in Hematopoiesis*, Boca Raton, Florida: CRC Press, 2 vols., 272 pp. and 240 pp., US\$172.

CONFERENCES ET REUNIONS/FORTHCOMING MEETINGS

Please let us know of any meetings of interest to theoretical biologists that you don't find listed here.

Vous pouvez faire parvenir aux rédacteurs des informations à paraître dans cette chronique.

International Conference on Advances in Pattern Recognition and Digital Techniques, January 6-9, 1986, Calcutta, India. Contact: Professor D.D. Majumder, Elec. & Comm. Sciences Unit, India Stat. Inst., 203, B.T. Road, Calcutta 35, India (52-6694).

International Biomedical Engineering Symposium and Exposition, January 20-23, 1986, Salt Lake City, Utah. Contact: Fred Hufnagel, P.O. box 17413, Dulles International Airport, Washington DC 20041, (703) 471-5761.

Fourth Working Symposium on Oceanographic Data Systems, February 4-6, 1986, La Jolla, California. Contact: Daniel Steiger, Naval Research Laboratory, Code 5103, 4555 Overlook Ave, Washington DC 20375-5000, (202) 767-3265.

International Conference on Acoustics, Speech and Signal Processing, April 8-11, 1986, Tokyo. Contact: Secretariat, ICASSP 86, Kowa Bldg., No.9, 1-8-10, Akasaka, Minatoku, Tokyo 107, Japan.

Fifth International Conference on Automation of Diagnostic Cytology and Histology, May 30-June 1, 1986, Bruxelles. Contact: International Academy of Cytology, 5841 South Maryland Avenue, HM1449, Chicago, Illinois 60637, (312) 962-6569.

10th Canadian Symposium on Remote Sensing, Edmonton, Mai/May 1986. (Aucun détail disponible/No further details handy).

Gordon Research Conference on Theoretical Biology and Biomathematics, June 9-13, 1986, Tilton, New Hampshire. Contact: Dr. John Rinzel, NIH, NIAADD, MRB, Bldg. 31, Rm. 4B-54, Bethesda, MD 20205.

The Fourth IMA Conference on the Mathematical Theory of the Dynamics of Biological Systems, University of Oxford, Oxford, England, July 7-9, 1986. Contact: The Deputy Secretary, The Institute of Mathematics and its Applications, Maitland House, Warrior Square, Southend-on-Sea, Essex SS1 2JY, England.

11e Congrès d'Optique des Rayons X et de Microanalyse: 11th International Congress on X-Ray Optics and Microanalysis, 4-9 août/August 1986, London, Ontario. Contact: J.D. Brown, ICXOM 11-Secretariat, Faculty of Engineering Science, University of Western Ontario, London Ont. N6A 5B9.

12th Conference on systems modelling and optimization, September 2-6, 1986, Budapest, Hungary. Contact: IFIP, 3 rue du Marche, Ch. 1204, Genève, Suisse.

Huitième Conférence Internationale sur la Reconnaissance de Formes, 28-31 octobre, Paris. Contact: Secrétariat AFCET ICPR, 156, Boulevard Pereire, F. 75017, Paris (1-766-24-19).

NOUVELLES REVUES/NEW JOURNALS

Un exemplaire témoin est généralement envoyé, sur demande, par la maison d'édition.

Most publishers will send sample copies of new journals.

Computer Applications in the Biosciences, started February 1985, IRL Press Inc., Suite 907, 1911 Jefferson Davis Highway, Arlington, VA 22202, USA.

IMA Journal of Mathematics Applied in Medicine and Biology, Oxford University Press, Journal Subscription Department, Walton street, Oxford OX2 6DP, England.

THEORETICAL BIOLOGY CURRICULA/ COURS EN BIOLOGIE THEORIQUE

Theoretical biology is perhaps best advanced through teaching it. In this section, we will provide short descriptions of courses that have theoretical biology content, and the names and addresses of the people who developed and/or teach them. Please send your own course descriptions to one of the editors for consideration, or your whole school catalog, with appropriate courses marked and instructors indicated.

L'enseignement de la biologie théorique pourrait être son plus efficace instrument de développement. Nous donnons ici les descriptions de cours dont le contenu est partiellement ou entièrement de biologie théorique. Vous pouvez envoyer, à l'un ou l'autre des rédacteurs, le contenu de votre propre cours, ou une copie des sections pertinentes des annuaires de votre institution.

SUNY-Stony Brook

Computer Methods in Molecular Biology(HM622), Ann Jacobson, Department of Microbiology, State University of New York, Stony Brook, NY 11794 (516)246-2446.

Université de Montréal

Dynamique des populations (BIO 3041), P. Legendre, biologie. Principes fondamentaux: diversité, niche écologique, succession spécifique. Modèles de croissance des populations. Modèles de Markov et modèles dérivés (précédé d'un rappel de calcul matriciel). Stratégies d'adaptation. Modèles d'interaction entre populations.

Intelligence artificielle (IFT 6010), informatique. Techniques de résolution automatique de problèmes. Représentation des connaissances et systèmes experts. Planification. Apprentissage. Perception et modèles cognitifs. Traitement de langue naturelle. Applications.

Reconnaissance de formes (IFT 6141), informatique. Classification. Regroupement. Modèles paramétriques et non-paramétriques. Systèmes adaptatifs. Analyse de scènes. Aperçu des applications (télétection, médecine, automation,...).

Oscillations et rythmes (GBM 6110), P. Savard, génie biomédical. Stabilité et oscillations dans les systèmes physiques. Rythmes biologiques: cellulaires, physiologiques et circadiens. Simulations et modèles d'activités rythmiques. Synchronisation, entraînement de fréquence et dysrythmies.

Principes de biomécanique (GBM 6190), D. Bobyne & G. Drouin, génie biomédical. Revue des concepts de base pour les corps rigides et déformables. Propagation des ondes. Etude des caractéristiques mécaniques des systèmes biologiques: mécanorécepteurs, contraction musculaire, fonction cardiaque, fonction respiratoire, etc.

University of Manitoba

Algorithmic Methods in Statistics and Biometry (74.742), Computer Science. Advanced computer methods in statistics and development of complex stochastic models: computer methods for fitting equations to data with applications in model building and analysis. Computer simulation of models for health care delivery, population phenomena, ecological systems.

Animal Physiology for Engineers (65.406), J.S. Townsend & G.D. Phillips, Agricultural Engineering. Objective is to introduce Agricultural Engineering students to the basic physiological systems in animals used in animal-based agricultural systems. The course covers the basic animal-environment interactions including thermoregulation, productivity, energy utilization, animal behaviour and introduces animal growth computer modeling and simulation.

Biology of Populations (1.728), Botany. Population genetics and dynamics; theoretical problems of variation and classification.

Biomechanical Analysis of Movement (57.711), Physical Education and Recreation Studies. The theory and techniques of biomechanical analysis of movement and application of the techniques to movement analysis.

Biomechanics of Sports (57.381), Physical Education and Recreation Studies. A biomechanical analysis of the skills and techniques of the major sports and games. Analysis will include reviewing the current research literature in the sport, as well as high speed film analysis of the major skills.

Cephalometric Radiography (101.706), Preventive Dental Science. Application of cephalometric radiography to craniofacial morphological research, orthodontic diagnosis and case analysis.

Crop Physiology for Engineers (65.405), J.S. Townsend & L.J. Lacroix, Agricultural Engineering. Objective is to introduce Agricultural Engineering students to the basic fundamentals of crop physiology so that engineering principles can be used in the solution of problems in the production and utilization of food, feed and fiber crops. The course covers selected topics in plant and crop growth modeling techniques.

Information Processing in Animals and Machine (74.726), Computer Science. An investigation of information transmission and processing in neural networks, with special reference to the visual system and to automatic systems of optical pattern analysis and to parallel asynchronous logic networks.

Insect Population Management (38.712), Entomology. Systems of managing populations of injurious and useful insects based upon models of the process of insect population dynamics.

Introduction to Machine Intelligence (74.417), Computer Science. An initial exposure to artificial intelligence. Heuristic versus algorithmic methods. The nature of intelligence. Mind-brain questions. Pattern recognition, self-organizing systems, simulation of cognitive behavior.

Language and Machine Intelligence (74.725), Computer Science. A study of algorithms and logic for the machine processing of natural language, and of their application to the design of machine-intelligence systems based upon information processing by neural networks in animals and man.

Mathematical Problems in the Biological Sciences, P.N. Shivakumar, Applied Mathematics. Circulatory system, flow of blood. Enzyme kinetics. Cell populations. Diffusion in biology. Some ecological systems.

Methods and Approaches in the Multivariate Analysis of Biological Data, N. Kenkel, Botany. Analytical Strategies in the analysis of complex biological data; planning a biological investigation; data exploration and hypothesis testing.

Molecular Evolution (60.343), N.E. Campbell, Microbiology. An analysis starting with prebiotic evolution, progressing through the elaboration of macromolecules and examining their adaptation to their function as cellular components. Proteins, carbohydrates, and nucleic acids as structural, catalytic, and genetic elements in evolution of living systems.

Quantitative and Theoretical Ecology (22.477, 22.478), Zoology. Methods of collection and analysis of biological and environmental data for estimation of abundance, life history parameters and spatial pattern in single species populations; population dynamics and life history strategies. Simple models of growth, structure and movement for single species populations. Multispecies models involving competition, predation, parasitism. Implications for management, community structure and population dynamics are considered.

Quantitative Genetics in Animal Science (35.740), Animal Science. A study of advanced techniques used in animal breeding research, their theoretical basis, analysis and interpretation.

Statistical Genetics and Plant Physiology (39.728), Plant Science. Models in biometrical genetics. Estimation, interpretation, and use of genetic parameters in cross- and self-fertilizing plants. Genotype x environment interactions, recurrent selection, combining ability, heterosis.

**Formation de la Société Canadienne de Biologie Théorique
Formation of the Canadian Society for Theoretical Biology**

On June 3, 1985, a group of theoretical biologists meeting in Montréal decided to form a learned society. If you would like to join and receive the Bulletin of the Canadian Society for Theoretical Biology, please fill in the questionnaire below and send it with your dues to: Richard Gordon, Department of Botany, University of Manitoba, Winnipeg, Manitoba R3T 2N2.

Le 3 juin 1985, un groupe de biologistes théoriques s'est rassemblé à Montréal et a décidé de mettre sur pied une société savante. Si vous désirez en devenir membre, vous recevrez alors le Bulletin de la Société canadienne de biologie théorique. Pour ce faire, remplissez le questionnaire qui suit, et envoyez-le, avec votre cotisation (payable à la Société canadienne de biologie théorique) à: Jacques Bélair, Département de mathématiques et de statistique, Université de Montréal, C.P. 6128, Succ. A, Montréal, Québec H3C 3J7.

Résumez vos intérêts de recherches/Summary of your research:

Give 2 key, recent publications (already printed)/Donnez deux références de publications représentatives de vos travaux:

Donnez le titre d'une pré-publication/Give one preprint title to bring us to date on your work:

List student names, theses in preparation, and expected graduation dates/Énumérez vos étudiant(e)s actuel(le)s, leur sujet de thèse et leur date probable de complétion:

Si vous possédez une subvention de recherches, indiquez-en le titre de même que l'organisme d'où elle origine/List current grant titles and sources:

List courses taught covering theoretical biology topics (Please send a short description)/Si vous avez enseigné des cours de biologie théorique, donnez-en le titre et une courte description:

Enumérez les revues qui ont publié vos articles à contenus théoriques/Please list journals that have accepted your theoretical articles:

What forthcoming meetings do you know that are accepting theoretical biology papers ?/Connaissiez-vous des conférences ou réunions prochaines qui acceptent des communications en biologie théorique ?

Accepteriez-vous la visite d'un membre de la Société de passage dans votre région?/Are you willing to have vacationing Society members drop in when in town ?

Are you seeking experimental or theoretical collaborators in any areas?/Cherchez-vous des collaborateurs, expérimentateurs ou théoriciens, dans un domaine quelconque ?

Name/nom: _____

Bureau/Building and Room #: _____

Département/Department: _____

Téléphone (bureau/office): _____

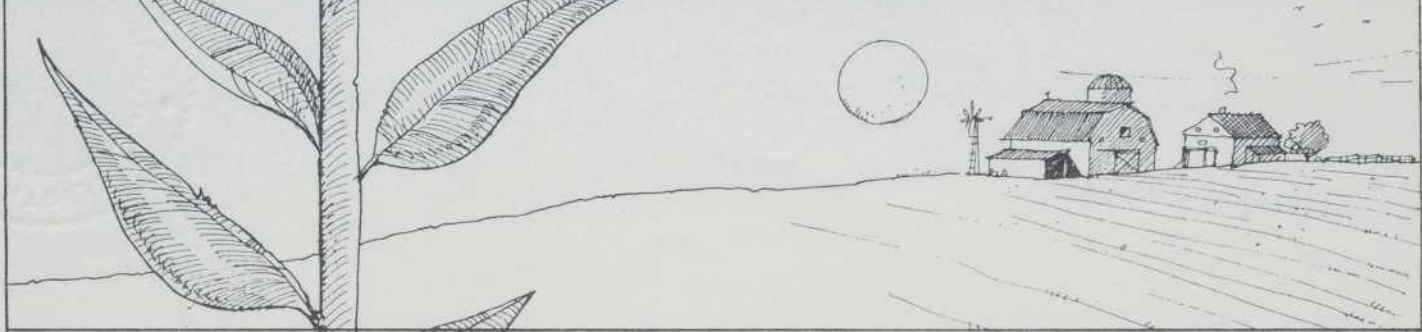
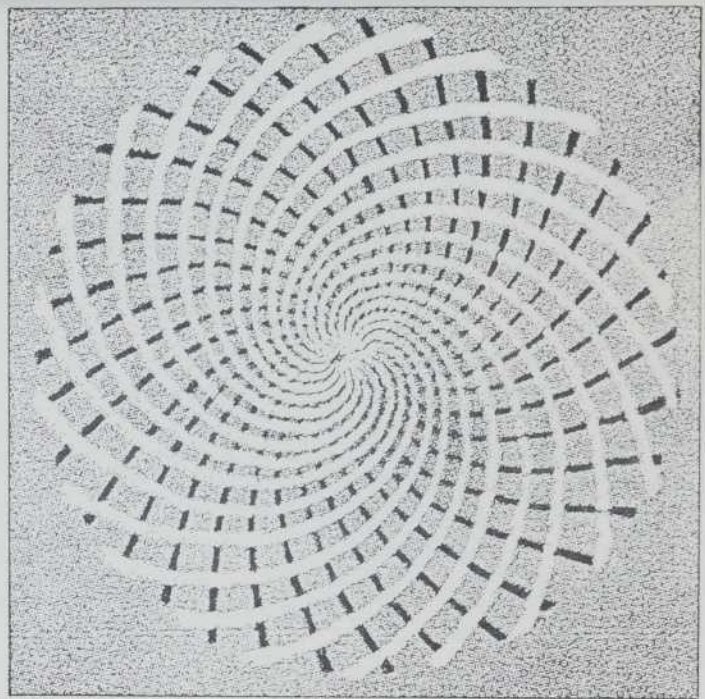
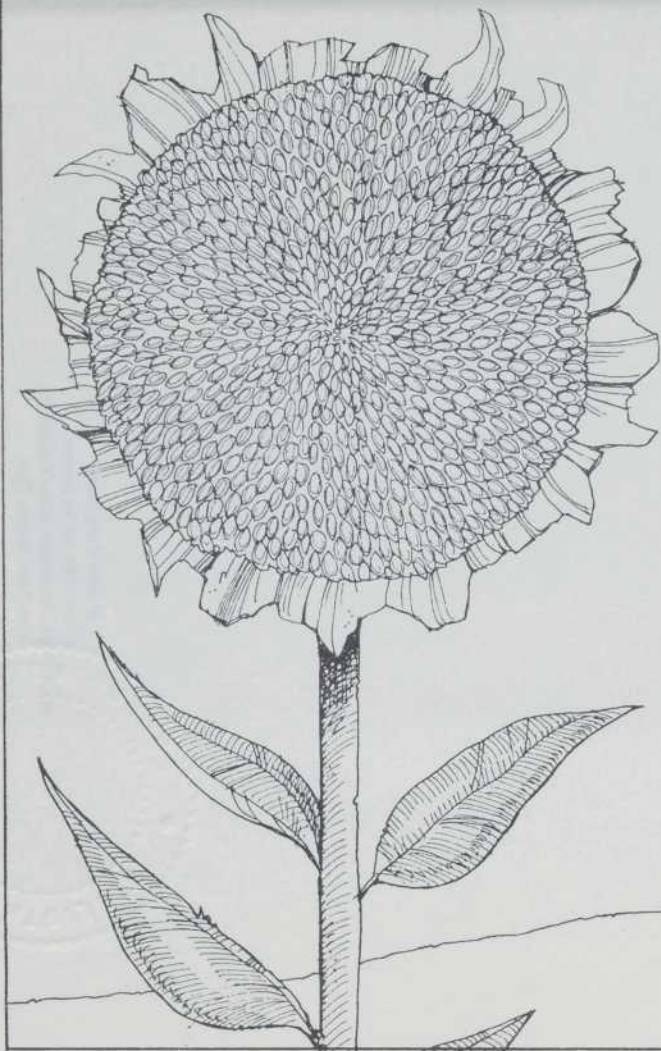
(home/domicile): _____

Cotisation pour la première année/First year dues enclosed:

_____ Membre régulier/Regular member (25\$)

_____ Etudiant/Student (10\$)

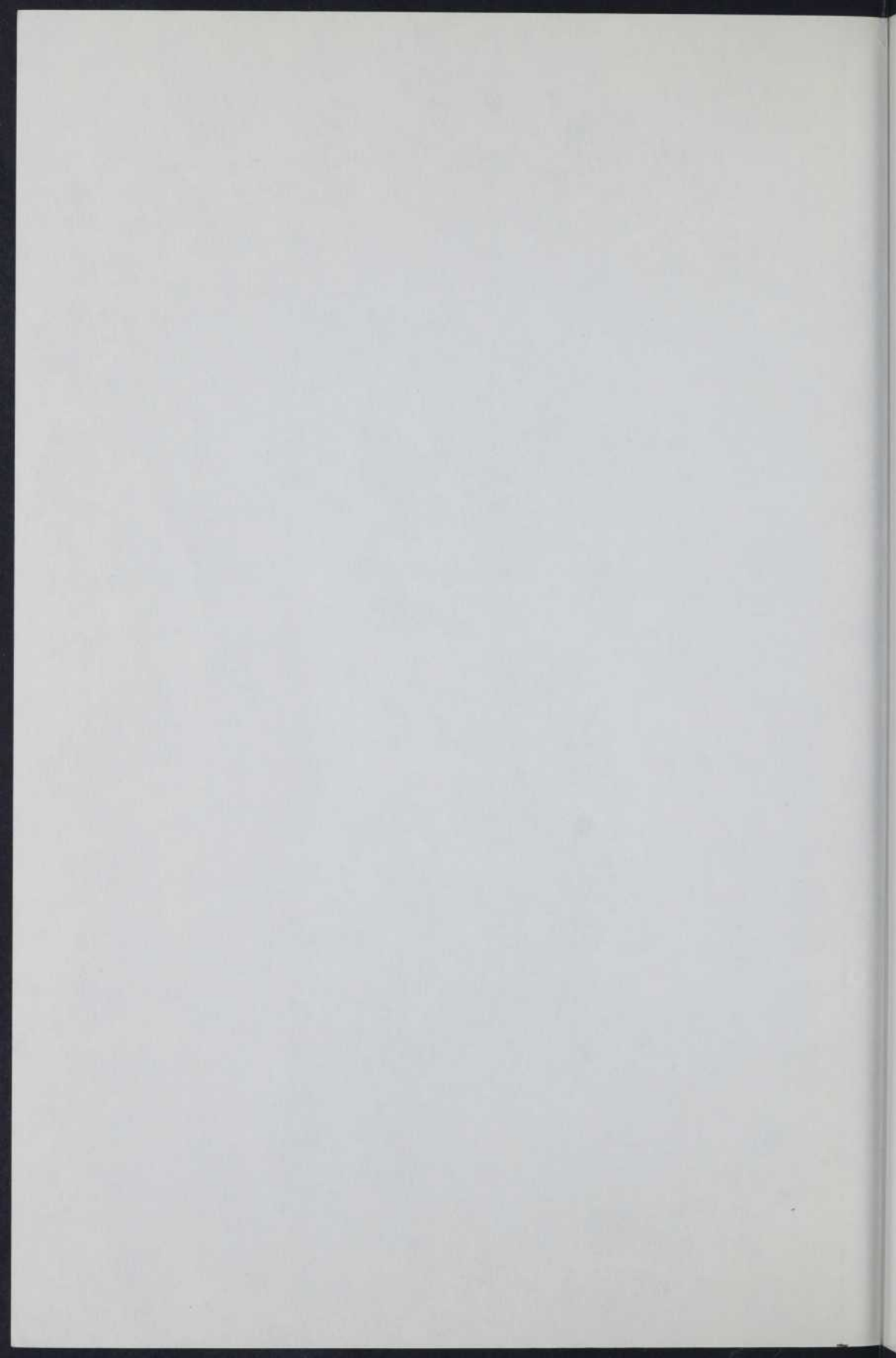
Membership year is January through December 31. All charter memberships will carry through 1986/L'année de cotisation va du premier janvier au 31 décembre; la première cotisation est celle de 1986.



Achévé d'imprimer
en avril 1986 sur les presses
des Ateliers Graphiques Marc Veilleux Inc.
Cap-Saint-Ignace, Qué.











000 438 770

Les publications de l'ACFAS

Les Annales de l'ACFAS

Recueils des résumés des communications présentées aux congrès de L'ACFAS, Depuis 1935 (vol.1 à 54)

INTERFACE, La revue des chercheurs

Le bimestriel de la recherche, depuis 1979

Les Cahiers de l'ACFAS

14. De la science au musée (1983)
15. Confectionnalité et pluralisme dans les écoles du Québec (1983)
16. Crise économique, transformations politiques et changements idéologiques (1983)
17. L'aménagement au Québec: 3^e colloque biennal (1983)
18. La charte canadienne des droits et libertés (1983)
19. Philosophie et éducation (1984)
20. Informatique et société (1984)
21. La sidérurgie dans l'optique du Québec (1984)
22. Être femme de science (1984)
23. Les ressources humaines et la croissance économique (1984)
24. Recherches en gérontologie (1984)
25. Technologie et politique au Canada. Bibliographie: 1963-1983 (1984)
26. Quelques recherches en biomathématiques (1985)
27. Recherches en gérontologie II (1985)
28. Le droit et l'informatique (1985)
29. Ordinateur et éducation (1985)
30. Le contrôle social en pièces détachées (1985)
31. Aménagement et pouvoir local (1985)
32. La science politique dans les sociétés contemporaines (1985)
33. La sociologie et l'anthropologie au Québec (1985)
34. La personne âgée et la famille (1985)
35. La recherche en hydrologie au Québec (1986)
36. Bioéthique et philosophie (1986)
37. Rétrospective de la recherche sur les sols au Québec (1986)
38. Aménagement et développement: vers des nouvelles pratiques? (1986)
39. Le développement agro-forestier au Québec et en Finlande (1985)
40. Les discours du savoir (1986)
41. La morphologie sociale en mutation au Québec (1986)
42. Milieux et évaluation (1986)
43. Le système politique de Montréal (1986)
44. Égalité et différence des sexes (1986)
45. Biomathématiques (1986)