

Zeitschrift: Saussurea : journal de la Société botanique de Genève
Herausgeber: Société botanique de Genève
Band: 1 (1970)

Artikel: Essai d'analyse mathématique de la croissance de l'épinard (*Spinacia oleracea*, var. Nobel)
Autor: Bonzon, Marc
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-1099021>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 16.04.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Essai d'analyse mathématique de la croissance de l'épinard (*Spinacia oleracea*, var. Nobel)

par Marc Bonzon

Introduction

La croissance d'un être vivant est la résultante intégrée de processus biochimiques, physiologiques et morphologiques. Lorsqu'on suit, au cours du temps, l'augmentation de taille ou de masse de l'organisme tout entier ou de l'une de ses parties, on obtient généralement des courbes de type exponentiel, tendant vers une asymptote lorsque le temps passe à l'infini.

Ce type de courbe peut être représenté par une équation de la forme suivante:

$$y = \alpha + \beta r^t \text{ où } r \text{ est compris entre } 0 \text{ et } 1 \text{ (Stevens } ^1).$$

Cette formule de régression ne contient que trois paramètres qui suffisent à rendre compte de l'intégration des nombreux et divers phénomènes responsables de la croissance (α est la valeur asymptotique de y ; β représente la variation de y lorsque x va de 0 à $+\infty$ et r est le facteur qui diminue la déviation de y de sa valeur asymptotique à chaque unité de temps prise le long de l'axe des x).

Du point de vue mathématique, cette équation peut se prêter à de nombreuses transformations, dont celle de von Bertalanffy². L'ajustement de valeurs expérimentales à cette formule, par la méthode des moindres carrés, est cependant très laborieuse; c'est pourquoi plusieurs auteurs se sont attachés à réduire et à rationaliser ce travail en publiant des tables qui permettent une estimation efficace des trois paramètres. L'apparition des calculateurs électroniques ultra-rapides (ordinateurs) permet cependant de se passer de ces tables, puisque l'on peut opérer automatiquement le nombre d'itérations nécessaires jusqu'à ce que la valeur optimale de r soit atteinte.

Nous avons essayé d'appliquer deux méthodes d'ajustement lors de l'étude de la croissance et du développement de l'épinard cultivé sous diverses conditions de qualité et de durée de l'éclairage³. Nous nous sommes particulièrement intéressé aux phénomènes d'élongation de la tige lors de la montaison, ainsi qu'à l'augmentation concomitante du nombre des feuilles.

Matériel et méthodes

Les graines d'épinard (*Spinacia oleracea*, var. Nobel) ont germé en serre, dans des terrines exposées à la lumière blanche (tubes fluorescents Sylvania White). Lorsque les plantules ont deux cotylédons, soit 7 ou 8 jours plus tard, elles sont repiquées individuellement dans des pots de plastique (6 × 6 cm) et placées dans les phytotrons du Laboratoire. Ces plantes ont été arrosées trois fois par semaine, dont une fois avec adjonction d'engrais.

En fonction de deux qualités de lumière, le rouge et le bleu (tubes fluorescents Sylvania, respectivement Pink et Blue), données à égalité énergétique, nous avons d'abord testé l'action de jours continus (22° C et 90% d'humidité), puis celle de 40 jours courts (8 heures de lumière, avec une alternance de température 22° C le jour/18° C la nuit et 90% d'humidité) suivis de jours continus (mêmes conditions que la première expérience).

Parmi les 106 plantes constituant les populations testées pour chaque couleur, nous en avons pris 15 au hasard, mais de façon symétrique dans chaque couleur, afin de les suivre jusqu'à leur développement complet. Ces plantes ont été choisies au 27^e jour en jours continus et dès le début en jours courts-jours continus.

Le premier modèle mathématique que nous avons testé est une transformée de l'équation de Stevens:

$$L_t = L_\infty [1 - e^{-k(t - t_0)}] \quad (\text{von Bertalanffy } 2),$$

où L_t est la longueur au temps t ;

L_∞ est la valeur maximum de y le long de l'asymptote;

t_0 est l'origine du temps, c'est-à-dire le moment où la longueur est nulle (non-sens biologique);

k est une constante qui affecte la valeur de e , base des logarithmes népériens.

Le calcul de l'ajustement se fait à l'aide des tables publiées par Abramson et Tomlinson ⁴. Cette méthode n'est applicable que si la valeur d'un paramètre z est comprise entre 0,01 et 0,99. On estime d'abord k , L_∞ et t_0 , puis on calcule chaque L_t . Afin de simplifier les opérations, nous avons pris des intervalles de temps égaux entre deux mesures, interpolant au besoin les valeurs manquantes.

Le second modèle mathématique est dérivé directement de l'équation de Stevens. Il a été programmé en FORTRAN par M. Pierre Vuagnat de l'Institut de Statistiques mathématiques ⁵. Son utilisation est simple: il suffit de perforer trois cartes pour chaque test. Sur la première, on indique le nombre de points à ajuster, une valeur de départ pour l'estimation de r (comprise entre 0 et 1), le nombre maximum d'itérations à opérer et la précision voulue pour le calcul de r . Sur la seconde, on perfore les valeurs mesurées dans leur ordre croissant; sur la troisième, on indique les valeurs de temps correspondantes.

Le programme et les valeurs expérimentales sont ensuite confiées à l'ordinateur CDC 3800 de l'Université, qui exécute tous les calculs.

Résultats

L'épinard est une plante de jours longs absolus⁶, ayant un port en rosette en jours courts: il n'y a pas d'élongation visible de la tige (pas d'entre-nœuds), bien qu'il se forme constamment de nouvelles feuilles.

Lorsque les jours sont suffisamment longs (11-12 heures de lumière par jour au minimum), la montaison, c'est-à-dire la partie végétative de la floraison, peut se dérouler. Celle-ci ne commence cependant qu'après une phase de latence de 8 à 10 jours, phase pendant laquelle la plante monte de quelques centimètres et forme un grand nombre de petites feuilles dans la région apicale. Nous avons nommé cette étape le stade «chou». Cette phase semble très importante, puisque c'est à ce moment que semblent se déterminer les boutons floraux (non visibles macroscopiquement).

Les résultats obtenus sont réunis dans les tableaux I, II et III. Nous n'avons pas donné les valeurs obtenues en jours courts-jours continus rouge, car la culture a été attaquée par un champignon qui a provoqué la pourriture des collets et a passablement modifié la croissance.

Si l'on considère la croissance des mâles en jours continus sous lumière bleue (tableau I), on voit que les valeurs ajustées par la méthode de von Bertalanffy sont fortement divergentes au début et très peu à la fin, tandis que les valeurs obtenues par la méthode de Stevens présentent un degré d'ajustement inverse. Pour les femelles, on peut observer le même schéma, à la différence près que la valeur finale calculée par von Bertalanffy est plus forte que la valeur finale mesurée. En ce qui concerne les feuilles, on peut faire les mêmes observations que ci-dessus. Les valeurs initiales calculées par von Bertalanffy sont cependant très fortement divergentes: à tel point qu'un test F (Snedecor) appliqué à ces courbes (mesurée et calculée), considérées comme deux répétitions du même phénomène, se montre non significatif.

Cette absence de signification statistique nous oblige à considérer que l'ajustement n'est pas valable. Elle est sans aucun doute due aux deux ou trois premières valeurs ajustées. En effet, en ne considérant que les cinq dernières valeurs, on constate que la méthode de Stevens est meilleure pour les mâles, alors que la méthode de von Bertalanffy l'est pour les femelles.

En jours courts-jours continus (lumière bleue, tableau II), il n'y a pas de croissance mesurable avant le 14^e jour après le transfert en jours continus. Les valeurs mesurées pendant les sept jours suivants n'ont jamais permis un ajustement valable si on les prenait en considération. Ceci met en évidence l'existence de modifications physiologiques importantes pendant le passage de l'état végétatif à l'état floral. Pour les mâles, les valeurs calculées par von Bertalanffy divergent plus au début qu'à la fin; chez les femelles, il y a divergence au début et à la fin. L'ajustement par la méthode de Stevens aboutit à une divergence par excès à la fin de la croissance des mâles et par défaut pour les femelles. Pour les feuilles, on observe, chez les mâles, des divergences analogues à celles observées en jours continus avec la méthode de von Bertalanffy (test F non significatif). Chez les femelles, la méthode n'a pas pu être appliquée. Par contre, on obtient, avec la méthode de Stevens, des

TABEAU I
Jours continus, lumière bleue
Valeurs mesurées (M) et calculées selon von Bertalanffy (B) et Stevens (S)

Jours	♂ BLEU						♀ BLEU					
	Croissance (mm)			Feuilles			Croissance (mm)			Feuilles		
	M	B	S	M	B	S	M	B	S	M	B	S
27	67.4	23.2	67.8	30.0	8.2	29.4	53.6	31.7	53.6	22.0	1.1	21.8
28	88.4		86.5	33.3		34.2	70.3		72.1	26.6		28.1
29	103.5	92.7	108.7	37.8	15.8	39.0	100.0	98.1	94.8	37.0	24.6	35.0
30	142.7		133.8	44.3		43.7	124.6		121.3	44.3		41.8
31	164.5 *	152.1		48.9 *	32.9		145.5 *	154.3		47.2 *	40.6	
32	186.3		189.5	53.5		52.2	167.6		181.2	50.0		53.4
33	215.1	202.7	217.7	57.2	44.9	55.8	200.6	219.4	210.8	57.0	51.6	57.7
34	241.1		244.4	59.1		58.9	241.3		237.9	58.0		61.0
35	261.5	245.7	268.6	61.4	53.3	61.5	252.3	242.2	261.2	63.6	59.1	63.5
37	309.2	282.5	307.3	65.6	59.2	65.4	300.3	276.3	295.4	67.3	64.2	66.4
39	333.2	313.8	333.2	67.8	63.3	68.0	316.0	305.2	315.3	68.3	67.8	67.8
40	338.2		342.1	68.3		68.9	330.0		321.5	69.0		68.2
41	344.5	340.5	349.0	69.1	66.2	69.6	333.6	329.6	326.0	69.3	70.1	68.5
42	367.0		354.0	69.6		70.1	336.6		329.1	69.4		68.7
43	368.0	363.2	358.2	70.1	68.2	70.5	338.0	350.4	331.4	69.5	71.7	68.8

* Valeurs estimées sur graphique.

TABLEAU III
Jours continus, lumière rouge
Valeurs mesurées (M) et calculées selon von Bertalanffy (B) et Stevens (S)

Jours	♂ ROUGE						♀ ROUGE					
	Croissance (mm)			Feuilles			Croissance (mm)			Feuilles		
	M	B	S	M	B	S	M	B	S	M	B	S
28				14.4		14.6				14.6	2.3	14.4
29	53.6	67.4	58.4	19.1	7.7	18.4	45.0	—	45.7	17.0	13.8	17.1
30	73.1		67.5	21.9		22.7	56.6	—	54.6	20.7		19.9
31	80.5 *	130.6		27.5 *	13.1					22.9 *	24.1	
32	87.8		100.2	33.0		23.3	76.2	—	77.1	25.0		26.2
33	121.0	186.8	120.4	36.4	25.8	37.3	88.8	—	91.1	28.2	31.4	29.8
34	152.0		143.1	41.6		42.0	107.4	—	107.0	34.5		33.5
35	171.3	234.6	167.9	49.0	35.8	46.3	121.0	—	125.0	38.6	42.1	37.3
37	231.7	275.4	222.0	50.7	43.8	53.3	169.7	—	167.2	45.0	49.9	44.9
39	285.0	310.2	277.2	56.1	50.0	58.0	224.2	—	216.6	52.3	56.9	52.1
40	307.3		303.3	58.0		59.6	251.1	—	243.4	57.3		55.4
41	339.0	339.9	327.6	61.5	55.0	60.9	282.2	—	270.9	61.0	63.3	58.5
42	350.6		349.5	62.0		61.8	306.0	—	298.7	62.0		61.2
43	363.9	365.1	369.0	64.1	58.9	62.6	330.2	—	362.2	65.0	69.0	63.7
45	375.0 *	386.7		64.5 *	61.9					66.0 *	74.4	
46	388.3		412.4	65.0		63.8	386.0	—	402.6	66.0		65.9
47	400.1	405.1	422.5	65.5	64.4	64.0	391.5	—	424.7	67.3	79.2	70.9

* Valeurs estimées sur graphique.

ajustements extrêmement proches de la réalité, aussi bien pour les mâles que pour les femelles.

Si l'on observe attentivement les valeurs mesurées et les valeurs calculées par l'une ou l'autre des méthodes, on peut se rendre compte que les valeurs calculées n'alternent pas régulièrement de part et d'autre des valeurs mesurées. Au point de vue statistique, cette constatation est assez défavorable quant à la qualité de l'ajustement, même si le test F est hautement significatif.

Nous avons aussi testé les valeurs obtenues en jours continus sous lumière rouge (tableau III). Les mêmes conclusions que celles tirées précédemment peuvent s'appliquer aux résultats obtenus. Ce tableau présente néanmoins l'intérêt de montrer que la croissance et l'augmentation du nombre des feuilles se fait plus lentement sous cette lumière qu'en bleu.

En résumé, on peut dire que la méthode de von Bertalanffy s'adapte très mal aux courbes d'augmentation du nombre des feuilles, alors que la méthode de Stevens est excellente. Pour la croissance, la méthode de von Bertalanffy semble être meilleure pour les mâles que pour les femelles. Cette remarque ne s'applique pas à la méthode de Stevens. D'une manière générale, ces deux méthodes d'ajustement diffèrent par le fait que l'une (von Bertalanffy) donne un meilleur ajustement pour les valeurs situées dans l'arc de courbe qui termine l'exponentielle, alors que l'autre (Stevens) est meilleure pour la partie linéaire de cette courbe.

Conclusions

L'inadéquation de ces modèles traduit des différences entre les sexes quant à leur sensibilité à la qualité de la lumière et à la photopériode. Il serait intéressant de trouver les facteurs de correction à apporter aux équations de base et de les comparer pour connaître la différence mathématique entre les différents types de réponses.

Dans le même ordre d'idée, le fait que les méthodes divergent dans l'ajustement, l'une étant meilleure pour la partie rectiligne, l'autre pour les valeurs finales des exponentielles de croissance, pourrait permettre une approche de l'étude du vieillissement en déterminant les facteurs biologiques qui font vieillir la plante plus rapidement ou plus lentement (selon le modèle envisagé) que ne le laisse supposer la prédiction mathématique.

On peut dire que les deux modèles testés sont insuffisants, par manque de souplesse, pour simuler la croissance dans toutes les conditions de milieu. Cela est dû au fait qu'il n'y a que trois paramètres à estimer. Il est certain qu'en augmentant le nombre de ceux-ci, il serait possible d'approcher de plus près la réalité.

Récemment, R. Buis⁷ a appliqué l'analyse factorielle à la croissance de l'hypocotyle de Lupin, avec un succès qui laisse présager de nouveaux progrès dans ce genre de recherche. En effet, cette méthode, en respectant l'intégrité de l'individu, permet de saisir la totalité du phénomène qu'est la croissance,

tout en le réduisant à ce qu'il a de plus fondamental. Ce modèle permet en fait d'aborder le problème d'une façon proche de la cybernétique de l'être vivant, ce qui est une conception qui cadre bien avec l'orientation de la recherche actuelle.

Nous allons tenter d'appliquer cette méthode pleine de promesses à notre problème et, en cas de succès, elle permettra de créer des modèles analogiques qui seront mieux aptes à décrire la croissance en fonction des paramètres du milieu.

Laboratoire de Physiologie végétale
Université de Genève

Références

1. STEVENS, W. L.: Asymptotic regression. *Biometrics*, 7, 217-267, 1951.
2. VON BERTALANFFY, L.: Quantitative laws in metabolism and growth. *Quart. Rev. Biol.*, 32 (3), 1957.
3. BONZON, M.: Analyse de la croissance et du développement de l'épinard (*Spinacia oleracea*, var. Nobel) sous diverses contraintes lumineuses. Travail de diplôme, 1970.
4. TOMLINSON, P. K. et ABRAMSON, N. J.: Fitting a von Bertalanffy growth curve by least squares. *Fish Bull.* 116, 1-69, 1961.
5. LINDER, A., CHAKRAVARTI, I. M. et VUAGNAT, P.: Fitting regression curves with different asymptotes. *Contr. Stat.*, June 1964. Pergamon Press.
6. SALISBURY, F. B.: The flowering process. Pergamon Press, Oxford, 1963.
7. BUIS, R.: Recherches factorielles sur la régulation de la croissance de l'hypocotyle de Lupin (*Lupinus albus L.*). *Physiol. végét.* 5, 1, 1967.