

Théorie des catastrophes et biologie: Plaidoyer pour une biologie théorique

Par RENÉ THOM

Une Conférence à la Mémoire de J. C. Jacobsen

Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab
Biologiske Skrifter 22:7



Kommissionær: Munksgaard
København 1979

DET KONGELIGE DANSKE VIDENSKABERNES SELSKAB
udgiver følgende publikationsrækker:

THE ROYAL DANISH ACADEMY OF SCIENCES AND LETTERS
issues the following series of publications:

	<i>Bibliographical Abbreviation</i>
Oversigt over Selskabets Virksomhed (8°) <i>(Annual in Danish)</i>	Overs. Dan. Vid. Selsk.
Historisk-filosofiske Meddelelser (8°)	Hist. Filos. Medd. Dan. Vid. Selsk.
Historisk-filosofiske Skrifter (4°) <i>(History, Philology, Philosophy, Archaeology, Art History)</i>	Hist. Filos. Skr. Dan. Vid. Selsk.
Matematisk-fysiske Meddelelser (8°) <i>(Mathematics, Physics, Chemistry, Astronomy, Geology)</i>	Mat. Fys. Medd. Dan. Vid. Selsk.
Biologiske Skrifter (4°) <i>(Botany, Zoology, General Biology)</i>	Biol. Skr. Dan. Vid. Selsk.

Selskabets sekretariat og postadresse
The address of the Academy is:

*Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab,
Dantes Plads 5,
DK-1556 Copenhagen V.
Denmark.*

Selskabets kommissionær

The publications are sold by the agent of the Academy:

MUNKSGAARDS BOGHANDEL,
6, Nørregade,
DK-1165 Copenhagen K.
Denmark.

Théorie des catastrophes et biologie: Plaidoyer pour une biologie théorique

Par RENÉ THOM

Une Conférence à la Mémoire de J. C. Jacobsen

Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab
Biologiske Skrifter 22:7



Kommissionær: Munksgaard
København 1979

C'est grâce à un don de la *Donation Carlsberg à la mémoire du brasseur J. C. Jacobsen*,
que l'Académie Royale Danoise des Sciences et des Lettres
a pu organiser ce cycle de conférences publiques et en assurer la publication.
L'Académie lui en exprime ici toute sa reconnaissance.

Synopsis

Catastrophe Theory and Biology: a defense of Theoretical Biology.

We describe here the basic methodology known as *Catastrophe theory*, aiming at modelling morphogenetic processes; examples deal with Amphibian *Gastrulation* and General Vertebrate *Embryology*. Other models are offered to explain the morphogenetic function of the Prokaryotic *genome* in its relation to cell-membrane, and of the Eukaryotic *genome*, in its relation to Haeckel-Müller's Recapitulation law.

RENÉ THOM

Professor

Institut des Hautes Études Scientifiques

35, route de Chartres

F-91440 Bures-sur-Yvette

France

Le point de départ de mon exposé sera l'étrange statut de la Biologie théorique. Pourquoi, pratiquement seule des Sciences existantes, la Biologie n'a-t-elle pas de branche théorique? Les rares tentatives passées de créer des chaires de Biologie théorique (je pense notamment aux Committee for Mathematical Biology de l'Université de Chicago et la Chaire analogue de l'Université de Buffalo) n'ont eu qu'une durée relativement brève. Très tôt, elles ont été récupérées par une discipline expérimentale «sérieuse», comme la Biophysique; ce caractère fondamentalement expérimental de la Biologie Moderne soulève un curieux problème épistémologique. N'est-il pas évident «a priori» que toute discipline se doit d'avoir une théorie correspondante, ne serait-ce que pour délimiter son objet, le séparer des objets des disciplines voisines, et en exprimer les projets et les acquis expérimentaux? Une analyse même assez superficielle de l'activité biologique contemporaine montre que cette théorie existe bel et bien: mais elle se trouve écartelée entre deux niveaux conceptuels séparés par un hiatus difficilement franchissable: un niveau proche de la description – d'une part – qui est celui des «dogmes» de la Biologie Moléculaire: Duplication de l'ADN, synthèse des protéines à partir de l'ADN via l'ARN messager et code génétique – autant d'affirmations qui relèvent pratiquement du domaine du fait, même si une description fine et complète de ces processus peuvent encore nous révéler bien des surprises... Et un niveau proche de la métaphysique d'autre part, où se trouve répété l'idéal réductionniste de réexprimer la vie comme agrégat de phénomènes physico-chimiques, avec ses corrélats du néo-darwinisme en évolution et le primat de la Biochimie dans l'élu-

dation de tout phénomène «vital». Et le hiatus est comblé par ces mots incantatoires: information génétique, message, code, ordre, organisation ainsi que par l'appel à une véritable «démonologie enzymatique» (scindase, ligase, gyrase, arithmétase... autant d'enzymes chargés de couper, lier, tourner, compter...). C'est sans doute le sentiment du caractère cruellement fragmentaire et peut-être périlleux de cet échafaudage qui a poussé les Biologistes à cette sorte de suicide théorique; de peur de retomber dans les ornières du vitalisme, ils en sont venus jusqu'à nier l'existence de la vie (on accepte tout au plus qu'il existe des «systèmes vivants»!). Quant à guider l'activité expérimentale, point n'est besoin pour cela de théorie raffinée. Il suffit pour cela de continuer l'œuvre de description entreprise depuis le XVII^me siècle, en l'étendant au niveau moléculaire, et en tirant profit des nouvelles techniques fines d'analyse (physique ou chimique) mises au point récemment.

Parmi les problèmes que la Biologie actuelle a bien du mal à affronter, il faut sans doute citer en tout premier lieu le développement embryologique et la différenciation cellulaire. L'absence d'une armature théorique permettant de relier à la Biochimie la morphogénèse spatio-temporelle s'est fait, en ce domaine, cruellement sentir. C'est précisément dans ce domaine que la méthodologie connue actuellement sous le nom de «théorie des catastrophes» peut – je crois – apporter beaucoup. Mais qu'est donc la théorie des catastrophes?

§1. La théorie des Catastrophes

En vue de réduire au minimum le formalisme mathématique, il n'est pas inutile pour expliquer

la théorie des catastrophes de revenir à une perspective historique. Le point de vue décisif – en la matière – me fut donné par une suggestion de Max Delbrück, à propos de l'hérédité cytoplasmique. Dans un exposé à un congrès du CNRS consacré à ce sujet [1] – fort à la mode dans les années 48–50 – Max Delbrück propose de considérer que certaines caractéristiques héréditaires de cellules sont définies par des régimes « asymptotiquement stables » du métabolisme. Autrement dit, si l'on considère un système chimique clos comportant n substances s_1, s_2, \dots, s_n , aux concentrations x_1, x_2, \dots, x_n , les réactions s'expriment sous la forme d'un système différentiel :

$$\frac{dx_i}{dt} = F_i(x; \alpha) \text{ où } \alpha \text{ désigne un système de paramètres externes agissant sur le système (température...)}$$

$i = 1, 2, \dots, n$ Résoudre ce système, c'est trouver toutes les trajectoires qui dans l'espace \mathbb{R}^n de coordonnées (x_1, x_2, \dots, x_n) sont tangentes au vecteur de composantes (F_1, F_2, \dots, F_n) .

Or si l'on suit une telle trajectoire issue du point (x°) définissant les concentrations initiales, il est possible que cette trajectoire tende vers un point (y°) où $F(y) = 0$, position d'équilibre stable : toute trajectoire assez proche tend vers y° quand $t \rightarrow \infty$. Un tel point d'équilibre peut être « structurellement stable » (il l'est en général), c'est-à-dire subsister quand les paramètres $|\alpha|$ subissent une assez petite variation. Le choix du point d'arrivée détermine évidemment les propriétés du régime « asymptotique » de la cinétique. (Bien entendu, le régime asymptotique peut-être porté par un cycle limite (mouvement périodique), voire par une figure plus compliquée (attracteur), mais nous ne discuterons pas ici ces détails). En associant à chaque point (α) de l'espace des

1 Max Delbrück – Unités biologiques douées de continuité génétique. Colloque CNRS, Paris, 1949, p. 33.

paramètres, le régime asymptotique stable qui y règne, on définit un « diagramme de phase » généralisé, et l'on peut parfois, par des raisons théoriques tirées de la considération du système, classifier les propriétés générales de ces diagrammes de phase. Il s'agit là de considérer des propriétés « robustes », qui résistent à une petite perturbation du système ; la règle des phases de Gibbs est un cas particulier de ce type de raisonnement.

Reprenons ici l'exemple le plus simple de cette situation. Toute position d'équilibre stable peut être symbolisé par un point matériel au fond d'un puits de potentiel. (Par exemple la parabole $V = x^2$). Ce point d'équilibre peut disparaître par collision avec un maximum

cas de $V = \frac{x^3}{3} + ux$ pour $u = 0$; il peut aussi

devenir instable et se scinder en deux minima :

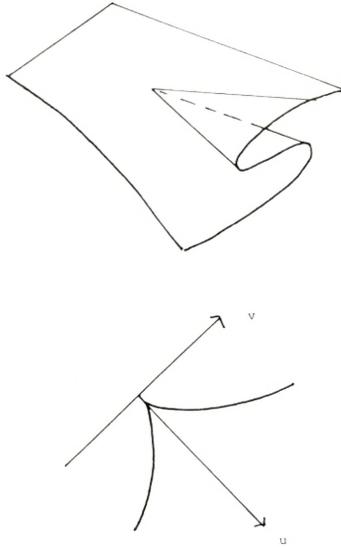
cas de $V = \frac{x^4}{4} + u\frac{x^2}{2} + vx$. En ce cas on a un dia-

gramme de phase dans le plan Ouv ; à l'intérieur de la parabole semi-cubique $4u^3 + 27v^2 = 0$ il y a un conflit entre les deux équilibres solutions $V_x = 0 (= x^3 + ux + v)$. En général, le conflit entre les deux attracteurs est régi par une convention de Maxwell : le minimum qui l'emporte est le plus bas. Alors il y a dans le plan Ouv un ensemble de catastrophe, i.e. la demi-droite $v = 0, u \leq 0$ qui sépare les domaines où règnent les différents équilibres (qui en ce cas peuvent se transformer l'un dans l'autre lorsqu'on tourne autour du point critique 0). Il s'agit là de la singularité fronce-maintenant bien connue. (Fig 1).

§2. Application à l'Embryologie

Revenons en maintenant à Max Delbrück. Il a proposé d'expliquer la différenciation cellulaire par un choix métabolique : si dans un tissu primitivement homogène certaines cellules choisissent « l'attracteur » (a), et d'autres (b), alors on verra se produire dans le tissu un partage entre le tissu (a) et le tissu (b), eux-mêmes limités par

Figure 1



une frontière réalisée soit par une membrane, soit par un accident morphologique bien visible (sillon, etc.).

C'est ce type de considération qui m'a permis de proposer pour la gastrulation des Amphibiens un modèle du type «fronce». On sait que la blastula obtenue après fécondation et scission de l'œuf primitif, est une sphère creuse, qu'on peut assimiler grossièrement à la sphère topologique S^2 . On admet qu'au moment où s'initie la gastrulation (au point de la paroi dorsale où va apparaître le premier sillon du blastopore) le métabolisme local est dans un état instable représenté par le minimum local $V = \frac{x^4}{4}$. Alors l'évolution globale du processus sera décrite par une application $F = S^2 \times T \rightarrow R^2$ du produit de la blastula S^2 par par le temps t dans le plan (Ouv) du déploiement de la singularité. On suppose que pour $t = -1$, avant gastrulation, l'application $F(S^2, t) \rightarrow R^2$ est du type le plus simple possible, projection orthogonale de S^2 sur un plan équatorial; il y a alors une courbe de contour apparent, localisée sur la blastula selon le futur plan de symétrie de l'embryon. (C'est le plan de symétrie du fameux «croissant gris» des embryologistes). On suppose

qu'au moins initialement le partage des régimes stables se fait selon la *convention de Maxwell*, qui dit que le régime qui l'emporte est celui de potentiel V le plus bas. Alors dans le plan Ouv on a un ensemble de catastrophe défini par le demi axe Ou' , $u \leq 0$, $v = 0$. On suppose alors que $F(g, t)$ est défini par une translation du type $u = u_0 - t$. L'image $F(S, O)$ est telle que l'axe Ou coupe inégalement le cercle contour apparent de S , selon le segment $[\alpha\beta]$, la partie $v \geq 0$ devient la future portion «ectodermique» alors que $v < 0$ sera l'endoderme du futur embryon. La coordonnée v joue ainsi le rôle du fameux gradient animal végétatif de l'œuf (fig abcd).

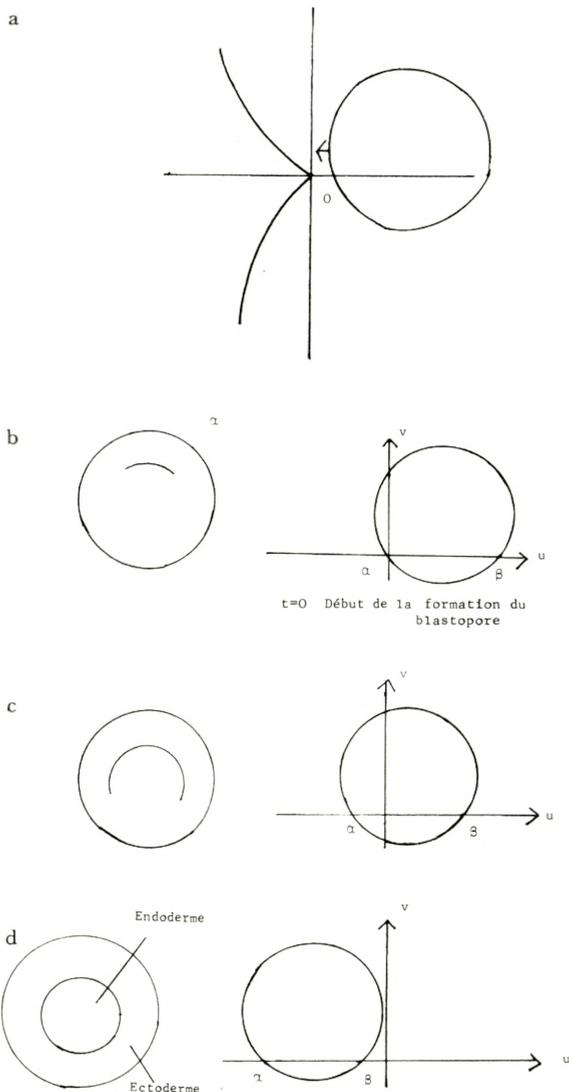
Alors pour $t = 0$, la surface de S entre en contact avec le lieu de catastrophe (Fig 2b) et celui-ci y définit le sillon circulaire qui va séparer ectoderme d'endoderme; quand t augmente, ce sillon forme un arc de cercle (*blastopore en anse de panier* Fig 2c) puis finalement se referme en un cercle complet, lorsque tout le segment $(\alpha\beta)$ se trouve sur l'ensemble de catastrophe (Fig 2d).

Il s'agit là bien évidemment d'un modèle purement phénoménologique et de surplus très grossier (qualitatif). On peut le compliquer en remplaçant la convention de Maxwell par une convention type délai sur la partie ectodermique, ce qui définit le mouvement «épibolique» de l'ectoderme sur l'endoderme.

Au prix d'un saut spéculatif considérable, nous allons présenter maintenant, du plan général de l'embryologie des vertébrés, un modèle de caractère beaucoup plus abstrait. Il nous faut revenir ici à l'ancienne idée aristotélicienne, selon laquelle ce qui sépare les animaux des végétaux, c'est que les premiers ont une «âme appétitive». Le primat numéro un de la régulation physiologique de l'animal, c'est de s'alimenter, afin de restaurer les pertes en énergie chimique liées au métabolisme.

L'idée de base est d'identifier le caractère «triploblastique» de l'embryon vertébré à la structure ternaire de la phrase transitive: Sujet-Verbe-Objet. Une telle phrase est représentée typique-

Figure 2



ment par le processus de prédation: *le chat mange la souris*. Le sujet est le prédateur, la proie est l'objet.

J'ai proposé l'identification suivante (pour les vertébrés; pour les invertébrés, il en va différemment):

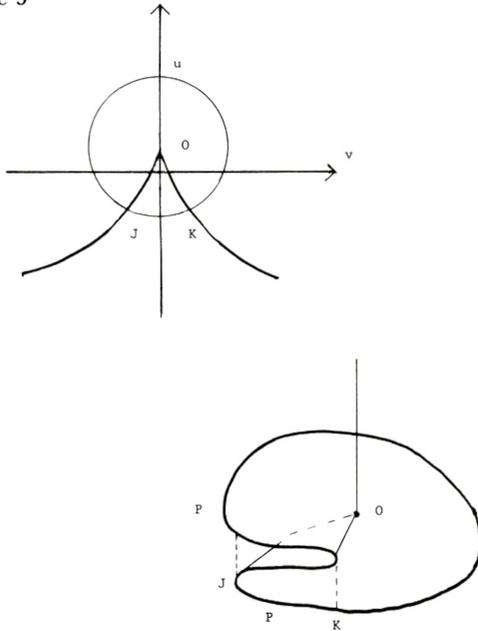
Ectoderme – Objet
 Mesoderme – Verbe
 Endoderme – Sujet

L'identification mésoderme-verbe ne peut guère être contestée, étant donnée la vocation musculaire et osseuse de ce tissu. L'identification Endoderme \simeq Sujet se justifie par le fait que la muqueuse intestinale est la première surface où se réalise l'identification par capture de la proie par le prédateur. L'identification: Objet \simeq Ectoderme trouve, on le verra, sa justification dans le caractère «aliénant» du système nerveux qui permet chez l'individu la représentation d'autrui.

Si, comme on l'a vu précédemment, l'opposition: Ectoderme-Endoderme est régie par une catastrophe de type fronce ($V = x^4/4$), cette opposition symbolise également le couple: Proie-Prédateur. Mais la prédation est un processus périodique: elle est donc représentée dans le plan du déploiement Ouv par un cycle (un cercle) (Fig 3). De là, le modèle du lacet de prédation, le cercle $u^2 + v^2 = 1$ coupe la courbe de bifurcation en deux points J, K. En K a lieu la capture de la proie par le prédateur. Sur le demi-cercle $u > 0$ a lieu la fusion Prédateur-Proie; on peut y voir une interprétation du sommeil (confusion du sujet et de l'objet). Au réveil le prédateur affamé pense à «déjeuner». Son psychisme est dominé par l'image de la proie: il est (symboliquement) sa proie: s'il rencontre une proie extérieure, l'image mentale de la proie est capturée par la proie externe: autrement dit: la proie externe est reconnue comme telle, et le psychisme du prédateur, libéré de l'image aliénante de la proie, peut commencer la chasse. En J a lieu ainsi la naissance «fonctionnelle» du prédateur; ce qu'impose le modèle géométrique. (Fig 3).

Comment dans un modèle à deux régimes, interpréter le troisième régime, le mésoderme? Ici, il est commode de voir dans le mésoderme un cycle attracteur de la dynamique grad $V(x)$ où $V(x) = \frac{x^4}{4} - \frac{ux^2}{2} + vx$ pris par rapport à la métrique hyperbolique $dx^2 - \lambda dv^2$; on obtient un cycle attractant (Fig 4) (théorie de l'équation de Vander Pol), qui pour λ tendant vers zéro se transforme en un cycle d'hystérésis entre les deux

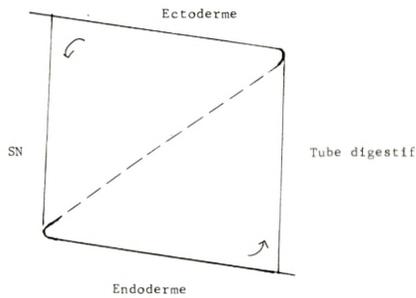
Figure 3



feuillet stable de $x^3 + uv + v = 0$; ce cycle a pour effet de pomper l'énergie des réserves endodermiques (foie) pour l'employer à poursuivre et à capturer la proie; telle est en effet la vocation du mésoderme. La nappe intermédiaire, correspondant au maximum de $V = \frac{x^4}{4} - \frac{x^2}{2}$ se trouve ainsi cinématiquement stabilisée.

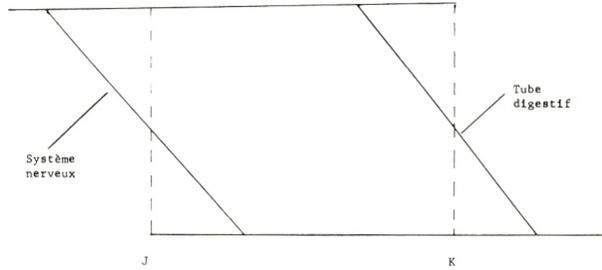
Celà étant, les deux discontinuités en J, K se lissent: ainsi se trouvent formés le tube digestif d'une part (en K), trajectoire de la proie dans l'organisme du prédateur, et en J, le système nerveux central, organe qui permet la transition

Figure 4



entre le prédateur neuf, et l'ancienne «proie». Ces deux organes sont créés par des rotations des feuillet horizontaux, en sens inverse du sens fonctionnel: le tube digestif «relèvement» de l'endoderme, le système nerveux central par l'effondrement d'une partie de l'ectoderme en direction de l'endoderme (Il s'agit ici, bien évidemment, de la *neurulation*). (Fig 5).

Figure 5



Puis ces deux cycles doivent être rapprochés l'un de l'autre dans l'organisme: pour cela, on plie l'axe des (v) en posant $v = v_0 + y^2$: la variable v d'externe devient variable *interne*: (y).

D'où la formation d'une nouvelle singularité, de type ombilic parabolique

$$V = \frac{x^4}{4} + xy^2 + ux^2 + v_0x$$

dont le déploiement est (codimension quatre):

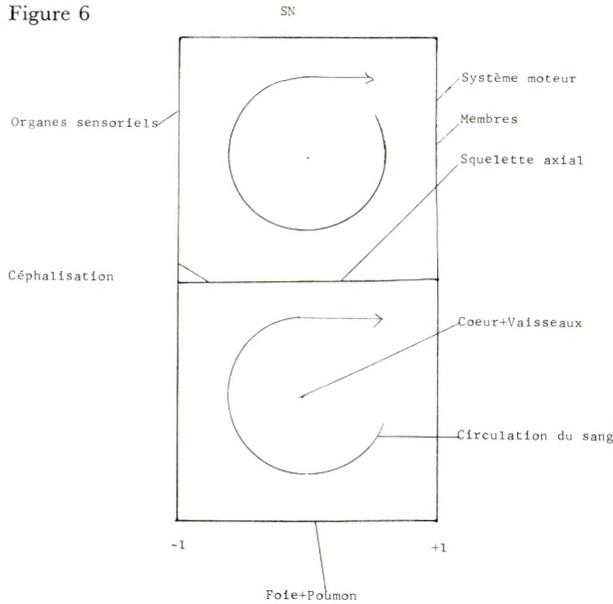
$$V = \frac{x^4}{4} + xy^2 + ux^2 + v_0x + wy + sy^2$$

Les nouvelles variables de déploiement ainsi introduites ont pour interprétation:

- w : gradient médio-latéral
- v_0 : gradient : superficiel-profond
- u : gradient dorso-ventral
- s : gradient céphalo-caudal

s est d'ailleurs – plus tard – rythmée par une période de part et d'autre du seuil de morphogénèse. D'où formation périodique des somites, et plus tard des vertèbres (cf. [2] pour plus de détails).

Figure 6



Si l'on forme le pli associé à $v_0 = 0$ (profondeur médiane), le cycle d'hystérésis (1) se décompose en deux cycles d'hystérésis, que par permutation des variables u et x , on peut représenter l'un au-dessus de l'autre par la figure 6, le segment médian horizontal $y = 0$ représente alors le squelette axial (et les membres de capture et de locomotion : organes de relation). Le cycle inférieur, qui pompe l'énergie des réserves endodermiques pour l'apporter aux muscles et au squelette, est la figuration de la circulation sanguine. Le cycle supérieur représente l'activité fonctionnelle du système nerveux central :

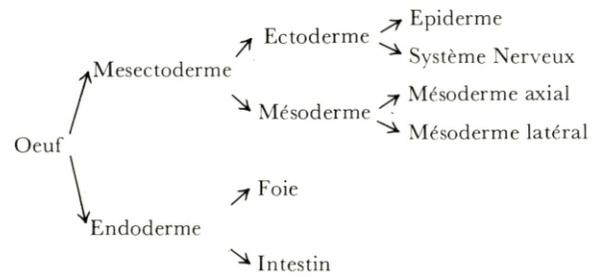
Sensations \rightarrow Elaboration \rightarrow Action motrice
nerveuse

On peut de ce point de vue représenter la tête (le processus de céphalisation) par un segment sur $x = -1$ qui porte les organes sensoriels (source de l'« information ») et les membres par un segment de réception sur $x = +1$.

Il n'est peut-être pas illégitime de voir dans le schéma (6), réalisé localement avec inversion des maxima et minima, le plan (très schématique) d'une vertèbre qui, on le sait, contient deux canaux,

un pour le système nerveux (canal médullaire), un autre pour l'aorte dorsale.

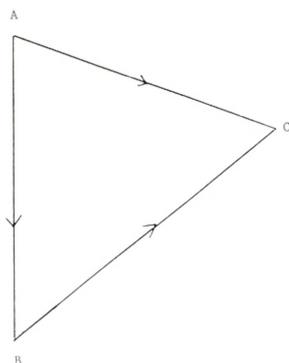
On trouvera dans [2] l'identification (schématique, assurément) de certaines sections du déploiement de l'ombilic parabolique avec certaines configurations typiques de l'embryologie des Vertébrés : formation de la corde, neurulation, scission du mésoderme latéral en somatopleure (associé au cycle supérieur de Fig 6), et splanchnopleure (associé au cycle inférieur). Ceci suffira, j'espère, pour rendre compte de cette méthode générale de formalisation de l'embryologie ; certains pourront n'y voir qu'une description hautement schématique de *l'arbre épigénétique*, comme Waddington l'avait défini.



Mais en fait il y a beaucoup plus, parce que la transcription algébrique permet la jonction avec la morphologie spatio-temporelle (qui est de dimension 4). Il peut être difficile – à un esprit non formé en mathématique de voir en quoi ce complément d'information est important. Je n'en persiste pas moins à croire qu'il s'agit là d'une nouvelle vision du processus qui apporte un élément de synthèse absolument neuf. Bien entendu l'interprétation biochimique – seule de nature à satisfaire la Biologie d'aujourd'hui – est sans doute encore lointaine : même là, les mécanismes formels postulés (par exemple la plicature $v = v_0 + y^2$) indiquent vers quelle voie de cinétique chimique il faut s'orienter ... Ce sont les pro-

2 René Thom – A global dynamical scheme for vertebrate Embryology. AAAS 1971, Some Math Questions in Biology VI, Lecture of Maths in the life sciences, 5 (AMS Providence 1973) 3–45.

Figure 7



priétés formelles de la cinétique chimique et leur distribution spatiale qui seules importent : les espèces chimiques qui les réalisent – si importantes pour la Biologie Moléculaire – n’ont en fait guère d’importance en elles-mêmes pourvu que soit réalisé l’effet morphogénétique qui seul importe biologiquement.

§ 3. Le Génome

On pourra faire à cette description une objection (que j’ai d’ailleurs entendue) : ce modèle est intemporel ; il ne tient aucun compte de « l’effet du passé ». Or cette influence du passé n’est-elle pas fondamentale pour l’étude de l’hérédité ? La Génétique n’est-elle pas une des clefs de notre connaissance de la vie ?

Au risque de paraître paradoxal, je dirai que l’importance attribuée par la Biologie moderne à la Génétique a joué un rôle néfaste dans l’évolution des sciences de la vie. Elle l’a détournée des problèmes essentiels – comme le plan général de l’organisme animal – au profit de questions secondaires, qui avaient l’avantage d’être immédiatement accessibles à l’expérience. Je me bornerai à indiquer ici quelques points de vue sur le rôle du matériel génétique, qui, je crois, doit être vu de manière très différente si l’on se place du point de vue cellulaire (cas de Prokaryotes) ou du point de vue d’un organisme pluricellulaire

(Eukaryotes) : il n’est pas inutile de rappeler à ce propos que Weissmann, le père de la génétique, avait créé cette science en proposant la distinction entre *soma* et *germen* : distinction sans fondement pour les cellules prokaryotiques isolées ... Et cependant on ne cesse de nous parler du « matériel génétique » de la bactérie ...

A) *Le Génome comme organelle cellulaire.*

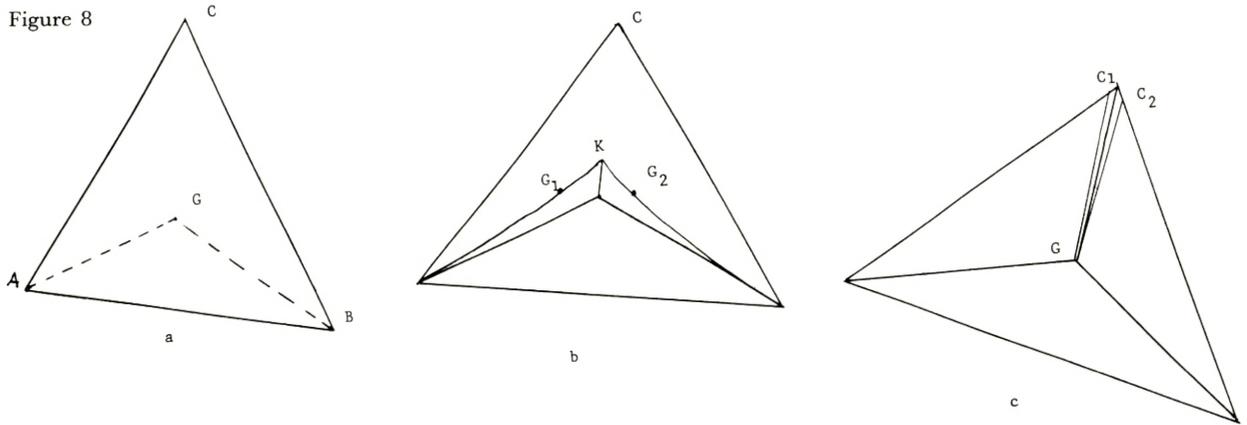
Je me propose de montrer ici que la duplication d’une cellule exige, de manière quasi-inévitable, la présence de singularités au cours du processus. Par la suite, on fera l’hypothèse d’une polarité générale du corps cellulaire. Il s’agit là de l’hypothèse *d’information positionnelle* (L. Wolpert) : si l’on analyse assez finement les propriétés locales autour d’un point d’un organisme, on peut localiser ce point dans l’organisme « typique ». (Cette hypothèse est moins forte qu’il n’y paraît : dans un fluide en mouvement, on peut en général séparer deux points du fluide par la cinématique locale, mais il s’agit ici de repérer les métabolismes locaux dans un espace fixe – de dimension finie – donné une fois pour toutes).

Une cellule (vivante) de ce point de vue doit posséder, à tout instant t , une application $j_t: B^3 \rightarrow Y$ dans un espace Y d’états métaboliques qui est un plongement (ce qui permet de séparer les points). Plaçons-nous à un instant t_0 du cycle mitotique (par exemple, au début de la phase S), alors l’image $j(B^3, t_0)$ est une 3-boule dans Y , de bord S_0^2 .

Après division par mitose, la cellule initiale a donné naissance à deux cellules. Juste avant mitose, ces deux cellules sont accolées le long d’un plan « équatorial » de la cellule mère.

De là résulte que l’image $j(B^3, t)$ de la cellule dans le cycle mitotique doit transformer une sphère S_0^2 en une réunion de deux sphères $S_1 \cup S_2$. Quelle que soit l’orientation attribuée à ces sphères S_1 et S_2 , le complexe formé par l’image $j(B^3 \times T_1)$ doit avoir pour bord la réunion des trois sphères S_0, S_1 et S_2 : Ceci exige la construction d’un complexe polyédral qui aura une ligne double de singularités :

Figure 8



à savoir le polyèdre Z construit par suspension (à partir d'une sphère S^0) sur le « bonnet de fou » (*dunce hat*): i.e. le polyèdre H de dimension 2 formé par un triangle ABC où l'on identifie les côtés: $AB \rightarrow AC \rightarrow BC$. (Fig. 8).

On peut toujours déformer le plongement $j(B \times T) \subset Y$ de telle manière que son image soit portée par un tel polyèdre Z .

On peut de plus s'arranger pour que la déformation de l'application j s'effectue dans Z avec un ensemble fixe: soit G le barycentre de ABC , la suspension de G constituera l'ensemble des points fixes: c'est un segment (éventuellement fermé en cercle dans le génome bactérien).

$G(B, t_0)$ a pour image 2-dimensionnelle dans H le triangle AGB : les côtés AG, GB sont des contours apparents (membranes?). Alors la déformation de l'application j s'effectue dans Z avec un ensemble fixe: soit G le barycentre de ABC , la suspension de G constituera l'ensemble des points fixes: c'est un segment (éventuellement fermé en cercle dans le génome bactérien). Si $S_0 = (AB)$ est l'image de S_2^0 , l'image du bord $\partial B^3 B^3$ de B^3 doit balayer tout le triangle et passer du AB à $AC + CB$. Si cette déformation a lieu linéairement, l'image $j(\partial B, t)$ doit pour une valeur t_1 rencontrer le génome G qu'elle va traverser. (Fig 9a). Ceci correspond à la duplication du génome le long d'un contour telle que AG_1KG_2B, K entre G et C ; la portion G_1KG_2 doit être considérée comme une membrane double ayant pour bord les deux exemplaires (G_1, G_2) issus de la duplication partielle de G . (Fig 8b).

A la fin de la période (S), on est dans la situation de la figure (8c); la « catastrophe » de la mitose consiste dans l'incorporation des côtés $(GC)_1, (CG)_2$ dans le bord de B_1 resp B_2 , avec déplacement correspondant des chromosomes G_1, G_2 : éloignement spatial réalisé chez les eukaryotes par l'aster mitotique. Ce modèle a l'avantage d'expliquer pourquoi le génome reste lié à la membrane, et pourquoi (apparemment) la duplication commence en un point lié à la membrane. (Dans le chromosome eukaryote, et pour les mitochondries, ce modèle joue à une échelle plus petite que celle de la cellule; mais le plan global est probablement le même...).

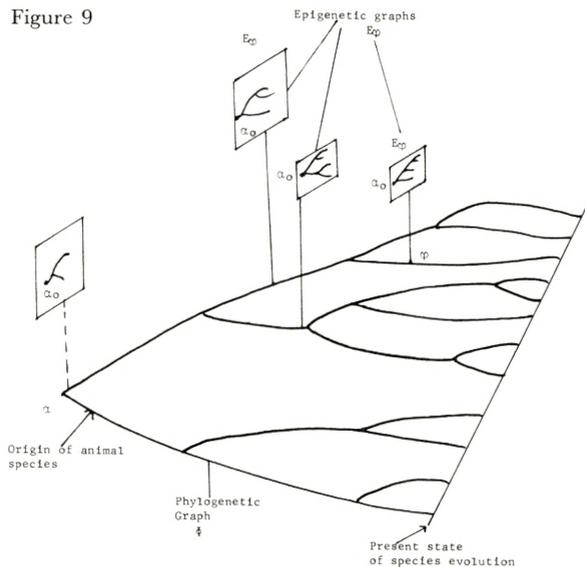
B) Le Génome chez les Eukaryotes.

Ici la distinction Soma-Germen fait du sens; en fait on peut se représenter la totalité de l'évolution (l'arbre phylogénétique Φ) en liaison avec l'embryologie en superposant au-dessus de chaque sommet φ de Φ représentant une espèce animale (φ), son *arbre épigénétique* obtenu comme on l'a vu à la fin du § 2, bas de la page 10. On obtient ainsi une famille de graphes E_φ paramétrisé par les points φ du graphe phylogénétique (Φ). Il est tentant de penser que les bifurcations du graphe Φ (lors de l'évolution) se réfléchissent dans des bifurcations correspondantes du graphe (E_φ) manifestant ainsi l'effet phénotypique de toute spéciation. Dans ces conditions l'origine du graphe (E_φ) pour tout (φ) doit s'identifier avec le graphe

(trivial) situé au-dessus du point (α) de l'origine des espèces. (En (α), on a affaire à un Prokaryote sans développement embryologique; stade de l'œuf au début du développement...). Chacun des graphes (E_φ) doit donc s'identifier avec une famille de sous graphes $UE'_\beta \subset E_\beta$, lorsque β parcourt le chemin unique $\gamma(\varphi)$ qui dans l'arbre (Φ) joint l'origine (α) au point (φ). Telle pourrait être l'expression combinatoire de la *loi de récapitulation* de Haeckel-Müller.

Cela étant, la gamétogénèse peut s'interpréter comme le retour d'une cellule somatique de (β) vers le point origine (α). Ainsi l'état de cette cellule germinale (C) doit remonter tout le chemin $\gamma(\varphi)$ de φ en α le long de (Φ). Ce faisant, à chaque bifurcation de Φ traversée dans cette remontée, la cellule (C) garde un marqueur de l'arête dont elle est sortie (à la manière du Petit Poucet jetant ses cailloux dans la forêt, ou de Thésée tirant le fil d'Ariane derrière lui dans le labyrinthe). Au retour, au cours de développement embryologique ces marqueurs serviront à orienter le développement dans telle direction du graphe (Φ) plutôt que dans telle autre... (Fig. 9)

Figure 9



Quelle peut être la nature chimique de ces marqueurs? On peut envisager soit une fréquence préférentielle de multiplication d'un gène connu, soit – plus spéculativement – comme une trace laissée dans un processus compétitif de polymérisation portant sur des ADN banaux (ADN répétitifs). Ce ne serait pas un mince paradoxe si la part réellement *signifiante* au point de vue génétique d'une cellule germinale d'Eukaryote était effectivement portée par des ADN considérés comme insignifiants par les généticiens actuels.

Conclusion

On aura compris que dans ces tentatives, nous opposons à la philosophie réductionniste dominante une philosophie «platonicienne», qui vise à expliquer les formes spatiales – animées ou inanimées – par référence à des «archétypes» définis mathématiquement. On pourrait croire ce point de vue incompatible avec les faits observés en Biologie Moléculaire. N'a-t-on pas, très souvent, une morphogénèse définie par *l'assemblage spontané* de molécules – comme dans la synthèse *in vitro* du virus de la mosaïque du tabac (TMV) – ou dans une moindre mesure celle du ribosome à partir de ses composantes? Or, il est intéressant d'observer qu'au moins en ce qui concerne le TMV, le «platonisme» reste à l'œuvre: car on a reconnu que le virus se forme par croissance cristalline le long d'une «dislocation vis», forme typique d'un «défaut» en théorie des cristaux. L'ARN viral ne fait que moduler cette croissance, en déterminant où elle part et où elle s'arrête. Je suis convaincu qu'une meilleure connaissance de la géométrie des réactions enzymatiques montrera le rôle fondamental de certaines configurations spatiales typiques: même la démiurgie enzymatique dont nous nous gaussions au §1 (les scindases, ligases, gyrases, transférases... etc.) n'est sans doute qu'un hommage – bien involontaire – à ces formes typiques d'interaction spatiale qu'expriment les verbes «archétypes» retrouvés par la théorie des catastrophes: couper, joindre, lier, donner, tourner.

En fin, on ne manquera pas d'exprimer l'objection : tout cela est bel et bon, mais cela débouche-t-il sur une confirmation expérimentale, un fait nouveau prédit par la théorie? A cela je répondrai que le corpus des données expérimentales connues en Biologie est si immense – aucune cervelle humaine ne peut prétendre en assimiler plus qu'une infime partie – qu'il est douteux qu'une expérience nouvelle puisse apporter un fait neuf dont des observateurs antérieurs n'auraient pas déjà relevé d'analogue ... La prétendue nécessité pour un

travail théorique de déboucher sur une confirmation expérimentale est un de ces dogmes que la mise en place des grands laboratoires n'a fait que renforcer. Quand un chercheur arrive à déchiffrer une langue inconnue à partir d'un corpus d'inscriptions bien défini – comme le linéaire B en Crête – on n'exige pas de lui qu'il découvre de nouvelles inscriptions ... Ne pourrait-on faire preuve, à l'égard d'une mise en œuvre théorique des données connues en Biologie, de la même compréhension?

Biologiske Skrifter

Biol. Skr. Dan. Vid. Selsk.
Priser excl. moms

Vol. 17 (DKr. 330.-)

1. DEGERBØL, MAGNUS, and FREDSKILD, BENT: The Urus (*Bos primigenius* Bojanus) and Neolithic Domesticated Cattle (*Bos taurus domesticus* Linné) in Denmark. With a Revision of *Bos*-Remains from the Kitchen Middens. Zoological and Palynological Investigations. 1970... 200.-
2. HANSEN, HANS JØRGEN: Electron-Microscopical Studies on the Ultrastructures of some Perforate Calcitic Radiate and Granulate Foraminifera. 1970..... 50.-
3. MATHIESEN, FR. J.: Palaeobotanical Investigations into some Cormophytic Macrofossils from the Neogene Tertiary Lignites of Central Jutland. Part II: *Gymnosperms*. 1970..... 80.-

Vol. 18 (DKr. 450.-)

1. HANSEN, GEORG NØRGAARD: On the Structure and Vascularization of the Pituitary Gland in some Primitive Actinopterygians (*Acipenser*, *Polyodon*, *Calamoichthys*, *Polypterus*, *Lepisosteus* and *Amia*). 1971..... 70.-
2. DYCK, JAN: Structure and Spectral Reflectance of Green and Blue Feathers of the Rose-faced Lovebird (*Agapornis roseicollis*). 1971..... 60.-
3. PERCH-NIELSEN, KATHARINA: Elektronenmikroskopische Untersuchungen an Coccolithen und verwandten Formen aus dem Eozän von Dänemark. 1971... 160.-
4. BÖCHER, TYGE W., and LYSHEDE, OLE B.: Anatomical Studies in Xerophytic Apophyllous Plants. II. Additional Species from South American Shrub-Steppes. 1972..... 160.-

Vol. 19 (DKr. 410.-)

1. HUMPHREYS, WILLIAM F., and LÜTZEN, JØRGEN: Studies on Parasitic Gastropods from Echinoderms. I. On the Structure of the Parasitic Gastropod *Megadenus cantharelloides* n. sp., with Comparisons on *Paramegadenus* n. g. 1972..... 30.-
2. SURLYK, FINN: Morphological Adaptations and Population Structures of the Danish Chalk Brachiopods (Maastrichtian, Upper Cretaceous). 1972..... 60.-

3. HAMMER, MARIE: Tahiti. Investigation on the Oribatid Fauna of Tahiti, and on some Oribatids found on the Atoll Rangiroa. 1972..... 80.-
4. WINGSTRAND, KARL GEORG: Comparative Spermatology of a Pentastomid, *Raillietiella Hemidactyli*, and a Branchiuran Crustacean, *Argulus Foliaceus*, with a Discussion of Pentastomid Relationships. 1972..... 80.-
5. BÖCHER, TYGE W., and JØRGENSEN, C. A.: Jyske dværgbusheder. Eksperimentelle undersøgelser af forskellige kulturindgrebs indflydelse på vegetationen. With an English Summary. 1972..... 50.-
6. LÜTZEN, JØRGEN: Studies on Parasitic Gastropods from Echinoderms. II. On *Stilifer Broderip*, with Special Reference to the Structure of the Sexual Apparatus and the Reproduction. 1972..... 30.-
7. RASMUSSEN, H. WIENBERG: Lower Tertiary Crinoidea, Crinoidea, Asteroidea and Ophiuroidea from Northern Europe and Greenland. 1972..... 80.-

Vol. 20 (DKr. 490.-)

1. BLOM, LARS: Ridge Pattern and Surface Ultrastructure of the Oviducal Mucosa of the Hen (*Gallus domesticus*). 1973..... 30.-
2. JENSEN, POUL VAGN: Structure and Metamorphosis of the Larval Heart of *Calliphora erythrocephala*. 1973.. 30.-
3. HAMMER, MARIE: Oribatids from Tongatapu and Eua, the Tonga Islands, and from Upolu, Western Samoa. 1973..... 80.-
4. GOODING, RICHARD U., and LÜTZEN, JØRGEN: Studies on Parasitic Gastropods from Echinoderms. III. A Description of *Robillardia Cermica* Smith 1889, Parasitic in the Sea Urchin *Echinometra* Meuschen, with Notes on its Biology. 1973..... 30.-
5. MANTON, I., and LEADBEATER, B. S. C.: Fine-structural Observations on six Species of *Chrysochromulina* from Wild Danish Marine Nanoplankton, including a Description of *C. campanulifera* sp. nov. and a Preliminary Summary of the Nanoplankton as a Whole. 1974..... 40.-

- | | | | |
|--|------|--|------|
| 6. BIRKELUND, TOVE, and HANSEN, HANS JØRGEN: Shell Ultrastructures of some Maastrichtian Ammonoidea and Coleoidea and their Taxonomic Implications. 1974 | 50.- | 4. HAMMER, MARIE, and WALLWORK, JOHN A.: A Review of the World Distribution of Oribatid Mites (<i>Acari: Cryptostigmata</i>) in Relation to Continental Drift. 1979 | 50.- |
| 7. POULSEN, CHR.: Silurian Pelecypoda, Monoplacophora, and Gastropoda from the Reefy Facies of the Offley Island Formation of Washington Land and Offley Island (Northwest Greenland). 1974..... | 30.- | 5. JØRGENSEN, C. BARKER; LARSEN, LIS OLESEN, and LOFTS, BRIAN: Annual Cycles of Fat Bodies and Gonads in the Toad <i>Bufo Bufo Bufo</i> (L.), Compared with Cycles in Other Temperate Zone Anurans. 1979 | 40.- |
| 8. BÖCHER, TYGE W.: Structure of the Multinodal Photosynthetic Thorns in <i>Prosopis Kuntzei</i> Harms. 1975 | 60.- | 6. VAN DER HAMMEN, THOMAS: Changes in Life Conditions on Earth during the past One Million Years. 1979 | 40.- |
| 9. MATHIESEN, FR. J.: Palaeobotanical Investigations into some Cormophytic Macrofossils from the Neogene Tertiary Lignites of Central Jutland. Part III: Angiosperms. 1975 | 80.- | 7. THOM, RENÉ: Théorie des catastrophes et biologie: Plaidoyer pour une biologie théorique. 1979..... | 30.- |
| 10. BROMLEY, R. G., SCHULTZ, M.-G., and PEAKE, N. B.: Paramoudras: Giant Flints, Long Burrows and the Early Diagenesis of Chalks. 1975..... | 60.- | 8. BÖCHER, TYGE W.: Xeromorphic Leaf Types. Evolutionary Strategies and Tentative Semophyletic Sequences. | |
| | | 9. HAMMER, MARIE: Investigations on the Oribatid Fauna of Java. | |

Vol. 21 (DKr. 650.-)

- | | |
|---|-------|
| 1. NYGAARD, GUNNAR: New or Interesting Plankton Algae. 1977 | 150.- |
| 2. PEEL, JOHN S.: Systematics and Palaeoecology of the Silurian Gastropods of the Arisaig Group, Nova Scotia. 1977..... | 150.- |
| 3. VAN DER LAND, JACOB, and NØRREVANG, ARNE: Structure and Relationship of Lamellibrachia (Annelida, Vestimentifera). 1977..... | 200.- |
| 4. HAMMER, MARIE: Investigations on the Oribatid Fauna of the North West Pakistan. 1977..... | 150.- |

Vol. 22 (uafsluttet/unfinished)

- | | |
|--|-------|
| 1. WINGSTRAND, K. G.: Comparative Spermatology of the Crustacea Entomostraca 1. Subclass Branchiopoda. 1978..... | 150.- |
| 2. ALEXANDERSEN, VERNER: Sūkās V. A Study of Teeth and Jaws from a Middle Bronze Age Collective Grave on Tall Sūkās. 1978. (Publications of the Carlsberg Expedition to Phoenicia 6. The other reports from this expedition are printed in the <i>Historisk-filosofiske Skrifter</i> , including no. 5, <i>Hist.-fil. Skr.</i> 10:1, with the report of the excavation in question: Henrik Thrane: Sūkās IV, 1978, 100 DKr.) | 80.- |
| 3. BÖCHER, TYGE W., and OLESEN, PETER: Structural and Ecophysiological Pattern in the Xero-Halophytic C ₄ Grass, <i>Sporobolus rigens</i> (Tr.) Desv..... | 100.- |

Volume 23

- | | |
|--|--|
| 1. NIELSEN, ANKER: A Comparative Study of the Genital Chamber in Female <i>Trichoptera</i> . | |
|--|--|