REVUE DE STATISTIQUE APPLIQUÉE

C. DEBOUCHE

Présentation coordonnée de différents modèles de croissance

Revue de statistique appliquée, tome 27, n° 4 (1979), p. 5-22

<http://www.numdam.org/item?id=RSA_1979__27_4_5_0>

© Société française de statistique, 1979, tous droits réservés.

L'accès aux archives de la revue « Revue de statistique appliquée » (http://www.sfds.asso.fr/publicat/rsa.htm) implique l'accord avec les conditions générales d'utilisation (http://www.numdam.org/conditions). Toute utilisation commerciale ou impression systématique est constitutive d'une infraction pénale. Toute copie ou impression de ce fichier doit contenir la présente mention de copyright.

NUMDAM

Article numérisé dans le cadre du programme
Numérisation de documents anciens mathématiques
http://www.numdam.org/

PRÉSENTATION COORDONNÉE DE DIFFÉRENTS MODÈLES DE CROISSANCE

C. DEBOUCHE

Faculté des Sciences Agronomiques de l'Etat Gembloux (Belgique)

Résumé

Un certain nombre de modèles empiriques de croissance ont été rassemblés et commentés dans cet article. Leur présentation est modifiée de manière à les rendre plus comparables entre eux. Une notion nouvelle de temps de croissance est définie qui doit faciliter l'interprétation du paramètre sensible à la vitesse de croissance de ces modèles. Ce temps de croissance joue également un rôle important dans la comparaison des différents modèles.

1. INTRODUCTION

Un certain nombre de fonctions mathématiques peuvent être utilisées pour représenter, en fonction du temps, l'évolution de la taille ou du poids d'un organisme ou d'un organe en croissance. Ces fonctions sont généralement appelées courbes de croissance ou modèle de croissance. Sans prétendre en avoir fait un relevé exhaustif, nous présentons dans cet article sept modèles de croissance de forme constante et nous citons huit modèles de forme variable dont deux sont approfondis.

Précisons qu'il ne s'agit pas de modèles conceptuels de la croissance qui tenteraient d'expliquer les relations fondamentales de celle-ci avec différents facteurs externes à l'organisme. Le premier but recherché n'est pas non plus de retrouver dans la structure mathématique des modèles, des informations sur la dynamique interne de la croissance de l'organisme ou de l'organe étudié. Les modèles auxquels nous nous sommes intéressés dans cette étude sont essentiellement empiriques. Le but est de remplacer les valeurs observées de la taille ou du poids d'un organisme par une expression mathématique, fonction du temps, et dont les paramètres peuvent être interprétés facilement. Cette dernière restriction explique l'absence de représentation du type polynomial dans les modèles retenus.

Pour l'ensemble de ces modèles, nous utilisons une même notation qui est présentée au paragraphe 2. Dans ce même paragraphe, nous définissons la notion nouvelle de temps de croissance, qui facilite les comparaisons des différents modèles.

Le paragraphe 3 rassemble tous les modèles de forme constante, tandis que les modèles de forme variable sont repris au paragraphe 4.

Mots-Clés : **Modèles de croissance, Temps de croissance, vitesse de croissance.**

2. CARACTERISTIQUES DES MODELES

2.1. Notations

Le problème posé est donc le choix d'un modèle qui puisse représenter un phénomène de croissance en fonction du temps. La phase de dégénérescence de l'organisme ou de l'organe n'étant pas considérée ici et sa taille étant limitée, on doit envisager les fonctions présentant une asymptote horizontale pour les valeurs du temps tendant vers l'infini. Les valeurs observées étant en général des tailles, des poids, des volumes, on se limitera également au cas de phénomènes non décroissants en fonction du temps. Enfin, ces quantités étant essentiellement non négatives, les fonctions envisagées ne pourront pas prendre de valeurs négatives.

Etant donné ces restrictions, la famille des modèles à envisager se limite à des fonctions continues, non négatives, non décroissantes et bornées.

Afin de faciliter les comparaisons, il convient d'uniformiser les notations utilisées pour les différents modèles. Les conventions suivantes sont adoptées :

- y est la variable étudiée représentant la taille de l'organisme ou de l'organe (cela pourrait être toute autre dimension sensible à la croissance comme le poids ou une dimension quelconque),
- x est le temps,
- M est la valeur maximale vers laquelle tend y,
- a est la valeur particulière de x qui situe la courbe sur l'axe de x par son point d'inflexion ou son origine,
- b est le paramètre exprimé dans les mêmes unités que x et qui mesure l'étalement du phénomène de croissance sur l'axe des x et donc la vitesse de croissance,
- n est un paramètre sans dimension intervenant dans les modèles de forme variable.

Il convient de signaler que la taille initiale est supposée nulle. S'il en est autrement, un paramètre supplémentaire peut être ajouté aux modèles étudiés sans modifier leurs propriétés.

Pour faciliter l'interprétation des paramètres a et b, la variable x est introduite dans les modèles sous la forme $(x - a)/b$ de préférence à la forme classique $c(x - a)$.

2.2. Vitesse de croissance

La vitesse de croissance absolue est la dérivée de la taille par rapport au temps et s'écrit :

$$\frac{dy}{dx}.$$

Elle est parfois appelée plus simplement vitesse de croissance. La vitesse de croissance relative est la vitesse de croissance absolue rapportée à la taille de l'individu. Elle s'écrit :

$$\frac{dy}{y\,dx}.$$

Notons que la vitesse de croissance absolue est également appelée taux de croissance absolu et que la vitesse de croissance relative peut apparaître chez certains auteurs sous le nom de taux de croissance relatif ou spécifique (VON BERTALANFFY, 1960, P. 168). Nous nous en tiendrons aux termes de vitesse de croissance absolue et relative.

La vitesse moyenne est calculée par l'expression :

$$m_v = \frac{1}{M} \int_0^M \frac{dy}{dx} dy ,$$

qui représente la hauteur moyenne de la courbe des vitesses de croissance sur l'axe des y. Cette expression peut également s'écrire sous la forme :

$$m'_v = \frac{1}{M} \int_{-\infty}^{+\infty} \left(\frac{dy}{dx}\right)^2 dx ,$$

si la vitesse de croissance est exprimée en fonction de x et non en fonction de y. Cette définition est identique à celle qui a été employée par RICHARDS [1959]. Cet auteur présente m'_v comme une moyenne pondérée de la vitesse de croissance sur l'axe des temps, la pondération étant égale à la vitesse de croissance elle-même. Il semble cependant plus facile de parler d'une simple vitesse de croissance moyenne calculée sur toute la durée du phénomène.

2.3. Temps de croissance

L'interprétation du paramètre b peut être faite à partir de la vitesse moyenne m_v définie ci-dessus, et de la taille maximale M. En divisant la taille maximale par la vitesse moyenne, on obtient un *"temps de croissance"* qui est égal à une constante que multiplie le paramètre b. Comme les modèles de croissance en question sont asymptotiques, le temps réel nécessaire pour passer d'une taille nulle à la taille y = M est évidemment infini et n'a pas de sens pratique. Le temps de croissance que nous définissons en divisant la taille maximale par la vitesse moyenne, est en fait le temps nécessaire à la plus grande partie de la croissance et on peut calculer exactement quelle portion de la croissance il peut concerner au maximum.

Illustrons cette définition par l'exemple de la fonction logistique symétrique :

$$y = \frac{M}{1 + e^{-\left(\frac{x-a}{b}\right)}}$$

La vitesse moyenne de croissance correspondante vaut :

$$m_v = \frac{M}{6b} .$$

Conformément à la définition que nous lui avons donnée, le temps de croissance vaudra :

$$T = \frac{M}{m_v} = 6b .$$

Ce paramètre a bien les unités d'un temps puisque ce sont les unités de b et on peut calculer quelle partie de la croissance il peut contenir au maximum.

Comme la vitesse de croissance est maximale au point x = a, et qu'elle décroît symétriquement lorsque l'on s'écarte de part et d'autre de cette valeur, le temps de croissance de 6b sera également partagé autour de la valeur x = a, c'est-à-dire dans l'intervalle (a – 3b, a + 3b). La croissance réalisée dans cet intervalle vaudra :

$$C(T) = y(a + 3b) - y(a - 3b),$$

$$= 0{,}90515\ M .$$

Dans le cas de la fonction logistique, le temps de croissance concerne les 90,5 % "centraux" du phénomène de croissance. Le paramètre b peut donc être interprété indépendamment des autres paramètres. Le fait que ce temps de croissance étendu sur 6b corresponde à 90,5 % de la taille maximale, est évidemment propre à la fonction logistique. La comparaison des temps de croissance ajustés sur différents modèles, à partir des valeurs calculées pour b, doit tenir compte de la part de croissance concernée.

Pour ce qui est des modèles non symétriques et de forme sigmoïde, nous pouvons calculer la partie maximale de croissance que peut contenir le temps de croissance en cherchant le maximum de :

$$C(T) = y(x_2) - y(x_1),$$

avec la contrainte :

$$x_2 - x_1 = T$$

ou :

$$u_2 - u_1 = \frac{T}{b} .$$

L'utilisation des multiplicateurs de LAGRANGE permet de résoudre ce problème en cherchant le maximum de la fonction :

$$y(u_2) - y(u_1) + \lambda \left(u_2 - u_1 - \frac{T}{b} \right) .$$

L'annulation des dérivées partielles en u_1, u_2 et λ conduit à l'èquation :

$$\left(\frac{\partial y}{\partial u} \right)_{u_1} = \left(\frac{\partial y}{\partial u} \right)_{u_1 + \frac{T}{b}} .$$

Le calcul des limites u_1 et u_2 qui contiendront la plus grande partie possible de la croissance revient donc à écrire que les vitesses de croissance qui leur correspondent doivent être égales. L'utilisation des multiplicateurs de LAGRANGE définit les conditions nécessaires mais non suffisantes à l'existence d'un extremum. Dans le cas qui nous occupe, d'une fonction de croissance en sigmoïde, et donc d'une fonction vitesse de croissance en cloche, il suffit que les limites u_1 et u_2 ou x_1 et x_2 encadrent l'abscisse de la vitesse de croissance maximale, pour que C(T) correspondante soit maximale.

Cette équation permet donc de calculer la croissance maximale possible pendant le temps de croissance pour les modèles non symétriques.

3. MODELES DE FORME CONSTANTE

3.1. Modèles présentés

Seront considérés comme modèles de forme constante ceux qui dépendent uniquement de paramètres liés à l'échelle et à l'origine des variables x et y. L'origine de la variable y est nulle si on considère une taille nulle au départ et son paramètre d'échelle est M. Pour la variable x, la situation de la courbe de croissance est précisée par le paramètre a et son paramètre d'échelle est b.

Le plus connu des modèles de croissance est évidemment la fonction logistique symétrique :

$$y = \frac{M}{1 + e^{-\frac{x-a}{b}}} \text{ pour } -\infty \leqslant x \leqslant \infty .$$

Elle a été introduite pour la première fois en 1838 par VERHULST pour décrire l'évolution de la taille d'une population et abondamment utilisée par la suite [PEARL et REED, 1920 ; KAVANAGH et RICHARDS, 1934 et ROBERTSON, 1929].

Un autre modèle très connu est la loi de MITSCHERLICH ou loi monomoléculaire [RICHARDS, 1959] qui peut s'écrire :

$$y = M\left\{1 - \exp\left(-\frac{x-a}{b}\right)\right\} \text{ pour } a \leqslant x \leqslant \infty .$$

Parmi les modèles les plus connus, citons enfin le modèle de GOMPERTZ que l'on présente sous la forme :

$$y = M\left\{\exp\left(-\exp-\frac{x-a}{b}\right)\right\} \text{ pour } -\infty \leqslant x \leqslant \infty .$$

D'autres modèles moins connus présentent également les caractéristiques de courbes de croissance. Citons principalement le modèle proposé par JOHNSON [1935] et SCHUMACHER [1939] et repris par GROSENBAUGH [1965], qui s'écrit :

$$y = M \exp\left(-\frac{a}{x-b}\right) \text{ pour } a \leqslant x \leqslant \infty$$

et le modèle gaussien modifié ou modèle de GAUSS [GROSENBAUCH, 1965] :

$$y = M\left\{1 - \exp\left[-\left(\frac{x-a}{b}\right)^2\right]\right\} \text{ pour } a \leqslant x \leqslant \infty .$$

Les deux derniers modèles de forme constante sont construits à partir d'opérateurs trigonométriques dont certains peuvent générer une allure sigmoïde susceptible de représenter un phénomène de croissance [SCHARF *et al.*, 1973]. Les opérateurs utilisés par SCHARF sont essentiellement arc tg, tanh, arc sinh et arcsin tanh (x) ou en abrégé amh. L'auteur compare ces modèles à des représentations polynomiales qui nécessitent un plus grand nombre de paramètres pour atteindre la même adéquation aux observations. Une caractéristique principale de ces modèles est la symétrie des courbes ainsi construites. Cela nous conduit donc à comparer ces modèles à la fonction logistique symétrique.

Le modèle en tanh est identique au modèle logistique symétrique [KAVANAGH et RICHARDS, 1934], ce qui nous permet de ne plus en parler.

Parmi les autres modèles de SCHARF, le modèle en arc sinh ne donne pas une asymptote horizontale même si la vitesse de croissance tend vers 0 lorsque x tend vers l'infini. Il reste donc le modèle en arc tg :

$$y = \frac{M}{\pi}\left\{\frac{\pi}{2} + \text{arc tg}\left(\frac{x-a}{b}\right)\right\} \text{pour} - \infty \leqslant x \leqslant \infty ,$$

et en amplitude hyperbolique (amh) :

$$y = \frac{M}{\pi}\left\{\frac{\pi}{2} + \text{amh}\left(\frac{x-a}{b}\right)\right\} \text{pour} - \infty \leqslant x \leqslant \infty$$

où

$$\text{amh}(x) = \arcsin \tanh(x) .$$

3.2. Caractéristiques particulières

Le tableau I présente, pour les modèles énoncés ci-dessus, diverses indications sur leur vitesse de croissance. Les modèles y figurent par ordre croissant de l'ordonnée de leur point d'inflexion.

Le tableau II présente pour ces mêmes modèles la vitesse moyenne de croissance, le temps de croissance, l'intervalle (x_1, x_2) égal au temps de croissance qui contient la partie la plus active de la croissance et finalement cette partie de croissance notée C (T) ci-dessus. On peut trouver le détail des calculs conduisant aux résultats contenus dans les tableaux I et II dans d'autres travaux [DEBOUCHE, 1977].

3.3. Discussion

L'examen du tableau I montre que les sept modèles de forme fixe qui y sont présentés, situent la vitesse de croissance maximum dans la première moitié de la croissance ou à mi-croissance, mais qu'aucun d'entre eux ne peut situer la croissance maximale dans la seconde moitié de la croissance.

Le paramètre a situe en général le point d'inflexion, ou l'origine du temps pour les modèles JOHNSON SCHUMACHER ou gaussien modifié.

L'examen du tableau II montre que le temps de croissance, tout en étant une fonction de b différente d'un modèle à l'autre, englobe une partie relativement constante et importante de la croissance totale (80 à 90 pour cent).

Pour les modèles qui ne sont pas asymptotiques à l'axe des x, et pour lesquels la vitesse de croissance est nulle à l'origine, ce temps de croissance peut s'interpréter dans l'absolu, comme étant le temps nécessaire pour atteindre un pourcentage défini de la taille maximale. Pour les modèles asymptotiques à l'axe des x, la notion de temps de croissance n'a pas de signification absolue, dans le sens d'un temps compté à partir d'un instant donné pour atteindre une taille donnée. Il garde néanmoins toute sa valeur pour la comparaison de deux courbes à l'intérieur d'un même modèle ou même, éventuellement, d'un modèle à l'autre. On voit en effet que les temps de croissance des modèles 3, 4, 5 et 7 englobent environ nonante pour cent de la croissance totale.

TABLEAU I

Comparaison des modèles en sigmoïde de forme constante

Modèle où $u = \frac{x-a}{b}$	Vitesse de croissance	Vitesse de croissance		Coordonnée de la vitesse maximale		$\frac{\text{Vit. max}}{\text{Vit. moyenne}}$
		Maximale	Moyenne m_V	Abscisse	Ordonnée	
1) MITSCHERLICH $y = M\,[1 - \exp(-u)]$	$\frac{M-y}{b}$	$\frac{M}{b}$	$0{,}500\frac{M}{b}$	a	0	2,00
2) JOHNSON SCHUMACHER $y = M \exp\left(-\frac{1}{u}\right)$	$\frac{1}{b} y \left[\ln\left(\frac{M}{y}\right)\right]^2$	$\frac{4}{e^2}\cdot\frac{M}{b}$	$0{,}250\frac{M}{b}$	$a + \frac{b}{2}$	$e^{-2}\,M$ ou 0,135 M	2,16
3) GOMPERTZ $y = M \exp[-\exp(-u)]$	$\frac{1}{b} y \ \ln\left(\frac{M}{y}\right)$	$\frac{1}{e}\frac{M}{b}$	$0{,}250\frac{M}{b}$	a	M/e ou 0,368 M	1,47
4) Gaussien modifié $y = M\,[1 - \exp(-u^2)]$	$\frac{2}{b} u\,(M-y)$	$\frac{2}{\sqrt{2e}}\frac{M}{b}$	$\frac{1}{2}\sqrt{\frac{\pi}{2}}\frac{M}{b}$	$a + \frac{b}{\sqrt{2}}$	$(1 - 1/\sqrt{e})M$ ou 0,394 M	1,37
5) Logistique $y = M/[1 + \exp(-u)]$	$\frac{1}{b} y \left(\frac{M-y}{M}\right)$	$0{,}250\frac{M}{b}$	$\frac{1}{6}\frac{M}{b}$	a	0,500 M	1,50
6) Arc tangente $y = \frac{M}{\pi}\left[\frac{\pi}{2} + \arctan(u)\right]$	$\frac{1}{b}\frac{M}{\pi}\frac{1}{1+u^2}$	$\frac{1}{\pi}\frac{M}{b}$	$\frac{1}{2\pi}\frac{M}{b}$	a	0,500 M	2,00
7) Amplitude hyperbolique $y = \frac{M}{\pi}\left[\frac{\pi}{2} + \text{amh}(u)\right]$	$\frac{1}{b}\frac{M}{\pi}\,\text{sech}\,u$	$\frac{1}{\pi}\frac{M}{b}$	$\frac{2}{\pi^2}\frac{M}{b}$	a	0,500 M	1,57

TABLEAU II

Vitesse moyenne, temps de croissance et croissance maximale possible correspondante pour les modèles de forme constante

Modèle où $\frac{x-a}{b}=u$	m_V	T	x_1	x_2	$y(x_1)$	$y(x_2)$	C (T)
1) MITSCHERLICH $y = M\,[1 - \exp(-u)]$	$\frac{M}{2b}$	2 b	a	a + 2 b	0	0,865 M	0,865 M
2) JOHNSON SCHUMACHER $y = M \exp\left(-\frac{1}{u}\right)$	$\frac{M}{4b}$	4 b	a	a + 4 b	0	0,779 M	0,779 M
3) GOMPERTZ $y = M \exp[-\exp(-u)]$	$\frac{M}{4b}$	4 b	a − 1,405 b	a + 2,595 b	0,017 M	0,928 M	0,911 M
4) Gaussien modifié $y = M\,[1 - \exp(-u^2)]$	$\frac{M}{b}\frac{1}{2}\sqrt{\frac{\pi}{2}}$	$2\sqrt{\frac{2}{\pi}}b$	a + 0,0973 b	$a + 2\sqrt{\frac{2}{\pi}}b$	0,009 M	0,943 M	0,934 M
5) Logistique $y = M / [1 + \exp(-u)]$	$\frac{M}{6b}$	6 b	a − 3 b	a + 3 b	0,047 M	0,953 M	0,905 M
6) Arc tangente $y = \frac{M}{\pi}\left[\frac{\pi}{2} + \arctan(u)\right]$	$\frac{M}{2\pi b}$	2 π b	a − π b	a + π b	0,098 M	0,902 M	0,804 M
7) Amplitude hyperbolique $y = \frac{M}{\pi}\left[\frac{\pi}{2} + \text{amh}(u)\right]$	$\frac{2}{\pi^2}\frac{M}{b}$	$\frac{\pi^2}{2}$ b	$a - \frac{\pi^2}{4}$ b	$a + \frac{\pi^2}{4}$ b	0,054 M	0,946 M	0,892 M

C'est ce temps de croissance qui permet l'interprétation du paramètre b. Par exemple, une valeur de b égale à quinze jours pour le modèle de GOMPERTZ, définit un temps de croissance de soixante jours. Le même temps de croissance peut-être obtenu à partir d'une valeur de b égale à dix jours, si ce dernier est calculé pour le modèle logistique symétrique. Ces valeurs de b obtenues par deux modèles différents ne sont donc pas directement comparable ; seuls les temps de croissance peuvent être comparés d'un modèle à l'autre.

L'exemple suivant permettra d'illustrer ce qui vient d'être dit au sujet de la signification des paramètres. Un pommier de variété Golden Delicious et un pommier de variété Cox Orange ont été observés pendant une période de 144 jours à raison d'une mesure toutes les semaines à partir du 32ème jour, date de l'apparition des premières pousses. Les mesures en cm représentent la somme des accroissements observés sur chaque pommier. Pour représenter la croissance de ces deux pommiers le modèle de GOMPERTZ a été choisi et on a obtenu :

$$y = 125 \left[\exp \left(- \exp - \frac{x - 68{,}1}{15{,}7} \right) \right]$$

pour le pommier Golden Delicious et :

$$y = 204 \left[\exp \left(- \exp - \frac{x - 89{,}2}{35{,}4} \right) \right]$$

pour le pommier Cox Orange.

Ces deux croissances diffèrent l'une de l'autre par l'importance de la pousse totale (125 cm pour l'un et 204 cm pour l'autre), par le temps de croissance (4 x 15,7 = 62,8 jours pour l'un et 141,6 jours pour l'autre) et finalement par le jour où la croissance est la plus rapide (après 68,1 jours pour l'un et après 89,2 jours pour l'autre).

Il faut donc approximativement 63 jours au pommier Golden Delicious pour faire environ 90 % de sa croissance annuelle et 142 jours au pommier Cox Orange pour réaliser le même pourcentage de sa croissance. Bien que cette dernière soit plus importante que la pousse totale des Golden Delicious, la croissance des Cox Orange est moins rapide (vitesse moyenne égale à $0{,}250 \frac{204}{35{,}4} = 1{,}44$ cm/jour) que celle des Golden Delicious (vitesse moyenne égale à 1,99 cm/jour).

Quant à la vitesse de croissance la plus élevée, elle a lieu aux environs du 68ème jour pour le Golden Delicious qui fera 2,9 cm/jour [M/(eb)] et aux environs du 89ème jour pour le Cox Orange qui fera alors 2,1 cm/jour de pousse totale.

D'une manière plus particulière on remarquera que la loi de MITSCHERLICH ne possède pas de point d'inflexion et n'a donc pas une allure sigmoïde, mais exponentielle d'asymptote y = M. Le coefficient b reste un paramètre sensible à la vitesse de croissance dont l'inverse est le facteur de proportionnalité qui lie cette vitesse de croissance absolue à la croissance encore possible. Le coefficient a situe le démarrage de la croissance et également l'instant où la vitesse de croissance est la plus élevée.

Le modèle de JOHNSON [1935] et SCHUMACHER [1939] présente une forme sigmoïde pour des valeurs de x supérieures à a, ce qui situe également le début de la croissance au temps x = a. Il correspond à une forme de croissance particulièrement rapide au début et puis très lente vers la fin du phénomène. Ce modèle peut être intéressant pour des croissances très "précoces" et d'allure très dissymétrique.

Le modèle de GOMPERTZ présente une allure de sigmoïde dont la dissymétrie est moins prononcée que celle du modèle de JOHNSON et SCHUMACHER.

Le modèle gaussien modifiè ne présente une forme sigmoïde que pour des valeurs de x supérieures au paramètre a. Ce dernier situe donc le début de la croissance comme pour les modèles de MITSCHERLICH et de JOHNSON SCHUMACHER. Cette propriété est propre à ces trois modèles par opposition aux autres modèles présentés ici qui sont asymptotiques à l'axe des x et situent donc le début de la croissance à moins l'infini. Sa dissymétrie est également moins prononcée que celle du modèle de JOHNSON et SCHUMACHER. Il est d'une forme très proche du modèle de GOMPERTZ.

Le modèle logistique est symétrique avec une vitesse de croissance maximum située par la valeur du paramètre a. Il se distingue des deux derniers modèles en arc tg et en amh, également symétriques, essentiellement par une vitesse de croissance différente et plus facile à interpréter.

4. MODELES DE FORME VARIABLE

4.1. Modéle de NELDER

Le premier modèle de forme variable que nous avons choisi et reparamétré est celui de NELDER [1961 et 1962] que nous écrivons :

$$y = M \Big/ \left\{ 1 + n \exp\left[-\frac{x-a}{b} \right] \right\}^{1/n}$$

avec

$$-\infty \leqslant x \leqslant \infty \qquad \text{pour } n \geqslant 0,$$

$$a - b \ln\left(-\frac{1}{n}\right) \leqslant x \leqslant \infty \qquad \text{pour } n < 0.$$

On peut montrer que pour certaines valeurs particulières du paramètre n, ce modèle est identique à certains modèles à trois paramètres énoncés ci-dessus. On retrouve en effet la loi de MITSCHERLICH pour n = 1, la loi logistique symétrique pour n = 1 et, à la limite, la loi de GOMPERTZ lorsque n tend vers 0. Le tableau III présente les principales caractéristiques de vitesse et de temps de croissance pour ce modèle. Il permet de constater que le paramètre a situe dans le temps l'instant où la vitesse de croissance est la plus élevée. On constate également, en considérant l'expression fixant l'ordonnée du point d'inflexion, que le paramètre n définit, en proportion de la croissance maximale M, la taille à laquelle a lieu la vitesse de croissance la plus élevée. C'est donc bien ce paramètre qui va préciser la forme de la sigmoïde, en situant l'ordonnée de son point d'inflexion.

TABLEAU III

Caractéristiques des modèles de NELDER et de LUNDQVIST (expressions analytiques)

	1	2		3		4
	Vitesse de croissance	Vitesse de croissance		Coordonnées de la vitesse maximale		Temps de croissance
		Moyenne	Maximale			
		m_v		x_I	y_I	T
Modèle de NELDER $y = M\left\{1 + n \exp\left(-\frac{x-a}{b}\right)\right\}^{-\frac{1}{n}}$	$\frac{1}{nb} y \left\{1 - \left(\frac{y}{M}\right)^n\right\}$	$\frac{M}{b} \frac{1}{2(n+2)}$	$\frac{M}{b} \frac{1}{(1+n)^{\frac{n+1}{n}}}$	a	$\frac{M}{(1+n)^{1/n}}$	$b\ 2\ (n+2)$
Modèle de LUNDQVIST $y = M \exp\left\{-\left(\frac{x-a}{b}\right)^{-n}\right\}$	$\frac{n}{b} y \left\{\log \frac{M}{y}\right\}^{\frac{n+1}{n}}$	$\frac{M}{b} \frac{n\,\Gamma\frac{2n+1}{n}}{2^{\left(\frac{2n+1}{n}\right)}}$	$\frac{M}{b} \frac{n\left(\frac{n+1}{n}\right)^{\frac{n+1}{n}}}{\exp\left(\frac{n+1}{n}\right)}$	$a + b \sqrt[n]{\frac{n}{n+1}}$	$\frac{M}{\exp\left(\frac{n+1}{n}\right)}$	$\frac{b\,2^{\left(\frac{2n+1}{n}\right)}}{n\,\Gamma\left(\frac{2n+1}{n}\right)}$

Le temps de croissance, défini comme pour les modèles de forme constante est fonction de b et de n, ce qui permet d'interpréter ce paramètre b. La partie de la croissance qui se réalise pendant ce temps de croissance se calcule par l'expression [DEBOUCHE, 1977] :

$$C(T) = M \frac{\left[\exp\left(2\frac{n+2}{n+1}\right) - 1\right]^{\frac{n+1}{n}}}{[\exp(2n+4) - 1]^{1/n}}$$

On peut aisément contrôler que cette quantité varie peu en fonction du paramètre n. Pour les valeurs courantes de ce dernier, C (T) évoluera de 0,86 (pour n = – 1) à 0,87 (pour n = 20) en passant par la valeur maximum de 0,91 pour n = 0. Cette constatation confirme l'intérêt de l'utilisation du temps de croissance dans l'interprétation des paramètres de la logistique généralisée, celui-ci correspondant toujours à environ 90 % de la croissance totale. Les valeurs de n tendant vers l'infini n'ont évidemment pas beaucoup de sens, les vitesses moyennes et maximales correspondantes tendant vers 0 et le temps de croissance tendant vers l'infini.

Néanmoins, il est intéressant de constater que les valeurs de n supérieures à 1 vont permettre la description de phénomènes de croissance dans lesquels la vitesse maximale intervient au cours de la seconde moitié de la croissance, c'est-à-dire pour des valeurs de l'ordonnée du point d'inflexion y_I supérieures à 0,5 M. Par exemple, pour n = 7,5, le point d'inflexion aura lieu à 75 % de la taille maximale. La figure n° 1 montre l'évolution de y_I en fonction des valeurs de n. L'examen de ce graphique laisse supposer une variation du paramètre n entre –1 et environ 10 ou 20.

En résumé, le modèle introduit par NELDER présente l'avantage d'être identique pour toutes les sigmoïdes, exception faite de celle qui correspond à la valeur n = 0. L'ajustement des paramètres peut donc se faire sans contraintes. Si la valeur ajustée du paramètre n est proche de 0, cela constitue l'indication de l'intérêt éventuel d'utiliser le modèle de GOMPERTZ.

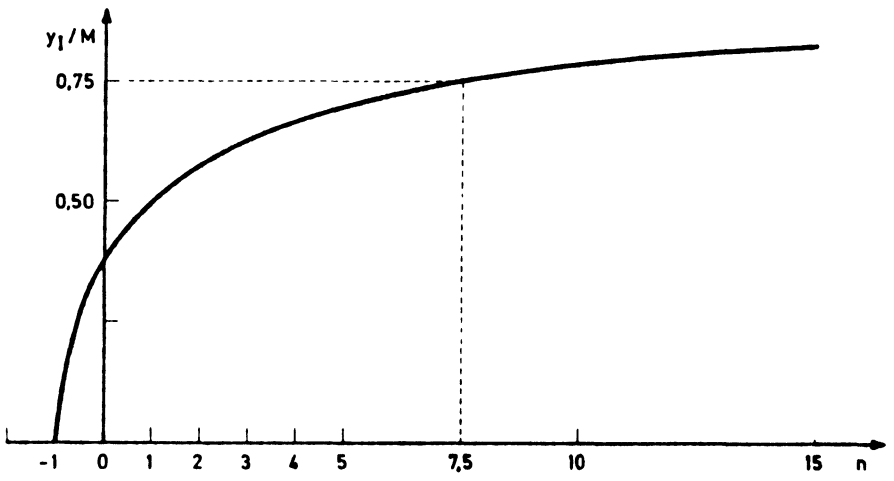

Figure 1 – Situation du point d'inflexion sur l'axe des y en fonction de n pour le modèle de NELDER

4.2. Le modèle de LUNDQVIST

Le modèle de LUNDQVIST [1957], utilisé par exemple dans l'étude de la hauteur d'arbres [MATERN, 1959], peut être considéré comme une généralisation du modèle de JOHNSON-SCHUMACHER et s'écrit :

$$y = M \exp\left\{ -\left(\frac{x - a}{b}\right)^{-n} \right\} \quad \text{pour } x \geqslant a$$
$$n > 0$$
$$b > 0.$$

Ce modèle a également été utilisé par KORF [1939 et 1971] pour l'ètude de productions forestières. Les principales caractéristiques de vitesse et de temps de croissance de ce modèle sont présentées au tableau III. On peut en conclure que l'abscisse du point d'inflexion dépend de a et de b et que l'ordonnée de ce point d'inflexion peut varier depuis $y_I = 0$ pour n tendant vers 0 jusqu'à $y_I = M/e$ lorsque n tend vers l'infini. On remarque donc que ce modèle se situe, quant à l'ordonnée de son point d'inflexion du moins, entre l'équation de MITSCHERLICH ($y_I = 0$) et le modèle de GOMPERTZ ($y_I = M/e$). On a donc un modèle à quatre paramètres d'une flexibilité moins grande que le modèle de NELDER. Ce modèle, comme celui de JOHNSON-SCHUMACHER, peut être envisagé pour des phénomènes où la vitesse de croissance maximale a lieu dans le premier tiers de la croissance totale. Cette limitation diminue l'intérêt de ce modèle, d'autant plus que le modèle de NELDER peut rendre compte de cette même situation avec une interprétation plus aisée des paramètres. Signalons encore que la vitesse de croissance moyenne tend vers l'infini lorsque n tend vers 0 ou vers l'infini ce qui est également une faiblesse de ce modèle. Nous n'en détaillons donc pas davantage les propriétés.

4.3. Autres modèles

Un premier modèle a été présenté par VON BERTALANFFY [1957 et 1960]. Cet auteur considère que, d'une manière générale, la croissance d'un animal ou d'un organe, résulte d'un processus d'anabolisme ou de synthèse et d'un processus de catabolisme ou de destruction. La combinaison de ces deux processus peut se traduire par l'expression suivante [VON BERTALANFFY, 1957, p. 223] :

$$\frac{dy}{dx} = \eta\, y^m - \kappa\, y^q .$$

Le premier terme de la différence est la contribution positive à la modification de y dans le temps, le deuxième étant la contribution négative. η et κ sont respectivement les constantes dites d'anabolisme et de catabolisme supposées toutes deux positives et liées à des caractéristiques physiologiques telles que des quantités consommées ou produites d'oxygènes et de protéines. Les exposants m et q indiquent que les deux processus en question correspondent à une certaine puissance de la taille déjà atteinte. Ils devraient être compris entre 0 et 1. De plus, toujours selon cet auteur, il semble acceptable d'un point de vue physiologique de considérer $q = 1$, c'est-à-dire une perte de catabolisme proportionnelle à la taille de l'organisme.

En 1959, RICHARDS a repris cette approche pour l'appliquer au domaine végétal avec cependant une optique plus empirique que VON BERTALANFFY. En oubliant les limites théoriques imposées notamment au paramètre m, le modèle de ce dernier est très largement applicable dans le domaine végétal, facilitant les comparaisons entre des courbes de croissance en sigmoïde d'allure sensiblement différente entre elles. Certaines valeurs particulières de m conduisant aux lois logistique, monomoléculaire et de GOMPERTZ évoquées ci-dessus, ou à leur généralisation, RICHARDS propose de ne plus tenir compte des significations théoriques attribuées aux paramètres η, κ et m de manière à permettre leur ajustement à partir des croissances observées sans contraintes imposées a priori.

Le modèle de NELDER, sélectionné au paragraphe précédent, peut se ramener, par transformation, au modèle de VON BERTALANFFY et à la présentation qu'en a fait RICHARDS [DEBOUCHE, 1977]. Il a, de plus, sur le modèle de RICHARDS, l'avantage de présenter une expression unique pour les valeurs positives ou négatives de n. C'est pour ces raisons que nous retenons la présentation de NELDER en lieu et place des modèles de VON BERTALANFFY et de RICHARDS.

Le modèle de RICHARDS et le modèle de NELDER ne diffèrent entre eux que par la définition de leurs constantes, étant l'un comme l'autre définis par l'équation de VON BERTALANFFY.

Une autre définition commune à la formulation de RICHARDS et de NELDER a également été présentée à partir d'une équation différentielle du second ordre, qui met en jeu non seulement la vitesse de croissance, mais également l'accélération de la croissance [DAY, 1966 ; TOMASSONE, 1967]. Nous avons démontré que la solution générale de cette équation peut s'écrire, soit sous la forme présentée par RICHARDS, soit sous la forme du modèle de NELDER [DAY, 1966]. L'intérêt de cette nouvelle présentation réside surtout dans le fait qu'elle est issue du système d'équations suivant :

$$\begin{cases} \dfrac{dy}{dx} = [y(x)]^{n+1}\,[G - g(x)]^{b_1} \\ \dfrac{dg}{dx} = b_2\,[G - g(x)]. \end{cases}$$

dans lequel b_1 et b_2 sont des constantes.

Ce système permet de constater que la vitesse de croissance, nulle au commencement du phénomène, est progressivement soumise à un frein g(x). Ce frein finit par arrêter la croissance, puisqu'il tend vers sa valeur limite G.

Cette formulation n'ajoute cependant rien à l'interprétation des paramètres telle qu'elle a été décrite ci-dessus. Elle constitue néanmoins une approche nouvelle de l'évolution de la vitesse de croissance au cours de la vie de l'individu étudié. Dans le cadre de cette présentation, DAY [1966] propose de considérer davantage le paramètre de forme n comme constant pour une série de courbes, les paramètres d'échelle étant plus spécifiquement individuels et permettant la comparaison des individus entre eux, à l'intérieur de la ou des séries étudiées.

En 1965, GROSENBAUGH a proposé une formulation plus générale que celle de NELDER et RICHARDS, caractérisée par cinq paramètres.

Pour certaines valeurs particulières de ses paramètres, elle représente l'ensemble des sigmoïdes définies par l'équation de VON BERTALANFFY.

Les différents modèles évoqués dans ce paragraphe sont tous compris dans cette équation de VON BERTALANFFY. Ils sont par ailleurs tous inclus dans le modèle proposé par NELDER [1962] que nous choisissons comme synthèse des modèles issus de l'équation de VON BERTALANFFY, même si le modèle de GROSENBAUCH semble plus général. Cette plus grande généralité ne porte en effet que sur l'écriture du modèle, et non sur la continuité dans le domaine de variation des paramètres.

Parmi les autres modèles de forme variable, citons la généralisation suivante de la fonction logistique :

$$y = \frac{M}{1 + e^{-(\alpha+\beta_0 x+\beta_1 x^2+\beta_2 x^3)}},$$

proposée par PEARL et REED [1923].

Cette forme ou l'une des variantes possibles fournit des paramètres d'une interprétation souvent difficile [TOMASSONE, 1967] même sous la présentation proposée par GROSENBAUCH [1965].

Citons également le modèle proposé par SLOBODA [1971] :

$$y = d \exp\left\{ - c \exp\left[\frac{b}{(a-1)\, x^{a-1}}\right]\right\}.$$

obtenu à partir de l'équation différentielle :

$$\frac{dy}{dx} = \frac{by}{x^a} \log\frac{d}{y}.$$

Les coordonnées du point d'inflexion de ce modèle ne peuvent s'obtenir que par des expressions implicites en x et en y. Ce modèle ne semble donc pas particulièrement adapté à l'identification, entre autres choses, des coordonnées du point d'inflexion au moyen des paramètres.

Dans des travaux plus récents, FLETCHER [1974] présente une nouvelle loi de croissance dont les paramètres doivent permettre de contrôler indépendamment, la taille maximale, l'ordonnée du point d'inflexion et la vitesse de croissance maximale. Ce modèle est complexe et son caractère implicite en y rend l'estimation de ses paramètres difficiles.

5. CONCLUSIONS

La notation uniforme et la notion nouvelle du temps de croissance que nous proposons permettent une comparaison plus facile des différents modèles existants et une meilleure interprétation de leurs paramètres.

Les modèles de forme constante seront utilisés lorsque l'allure de la croissance est relativement stable d'un individu à l'autre. Les modèles de forme variable seront choisis lorsque les rythmes de croissance varient d'un individu à l'autre ou d'un groupe d'individus à un autre groupe.

Parmi les modèles de forme constante, l'équation de MITSCHERLICH a une forme exponentielle asymptotique et n'est donc pas utilisable lorsque la croissance observée est en forme de sigmoïde. Elle peut cependant convenir si la modélisation

ne porte que sur la deuxième partie de la croissance, c'est-à-dire celle pour laquelle la vitesse de croissance va en diminuant. Le modèle de JOHNSON-SCHUMACHER correspond à des situations dans lesquelles la vitesse de croissance augmente tout d'abord pendant une courte période, atteint très rapidement son maximum pour décroître lentement pendant la plus grande partie de la vie de l'individu. Les modèles de GOMPERTZ et gaussien modifié sont relativement proches l'un de l'autre. La vitesse de croissance augmente jusqu'au premier tiers de la taille finale pour diminuer ensuite. Les modèles logistique, arc tangente et amplitude hyperbolique sont symétriques. Cela signifie que la vitesse de croissance augmente jusqu'à atteindre la moitié de la taille finale et diminue ensuite au rythme où elle avait augmenté pendant la seconde moitié de la croissance. La vitesse maximale sera plus élevée pour les deux derniers modèles que pour la logistique. Le modèle en arc tangente sera préféré au modèle en amplitude hyperbolique lorsque, à vitesse de croissance maximale égale, le début et la fin de la croissance s'étirent sur des périodes plus longues. C'est en effet, en raison de ces longues périodes de croissance lente que la vitesse moyenne de croissance du modèle en arc tangente est plus faible que la vitesse moyenne du modèle en amplitude hyperbolique.

Pour ce qui est des modèles de forme variable, le modèle de NELDER doit être préféré étant donné sa simplicité et sa capacité à représenter des croissances "précoces" comme des croissances "tardives". Ce modèle a également l'avantage de se confondre avec les modèles de MITSCHERLICH, de GOMPERTZ et logistique pour certaines valeurs de son paramètre de forme. Son utilisation pour des croissances qui seraient de forme constante permet donc d'orienter le choix d'un de ces trois modèles.

Le modèle de LUNDQVIST sera choisi pour des croissances très précoces et de forme variable.

Ces conclusions sont résumées dans le tableau IV.

La présentation et la comparaison de ces modèles ne résout pas tous les problèmes que l'on rencontre dans l'étude de courbes de croissance. Les particularités de chacun d'entre eux sont en effet souvent insuffisantes pour choisir un de ceux-ci a priori. En outre, l'analyse des courbes de croissance soulève bon nombre de difficultés surtout au niveau de l'inférence statistique sur les paramètres de ces courbes. Un certain nombre de solutions à ces problèmes ont déjà été présentées [DEBOUCHE, 1977] et d'autres feront l'objet de publications ultérieures.

Signalons enfin que l'estimation des paramètres de ces différentes équations nécessite l'utilisation d'un programme de régression non linéaire [VILLA, 1976].

TABLEAU IV

Résumé des caractéristiques générales des modèles

Modèles	Début de la croissance	Vitesse de croissance maximum	Forme de la croissance
MITSCHERLICH	fixé	au départ de la croissance	fixée, de dissymétrie gauche extrême
JOHNSON	fixé	au début de la croissance	fixée, de dissymétrie gauche très forte
Gompertz	non fixé	au premier tiers de la croissance	fixée, de dissymétrie gauche moyenne
Gaussien modifié	fixé	au premier tiers de la croissance	fixée, de dissymétrie gauche moyenne
Logistique et trigonométrique	non fixé	à mi-croissance	fixée, symétrique
NELDER	non fixé	quelconque	quelconque
LUNDQVIST	fixé	quelconque dans le premier tiers de la croissance	dissymétrie gauche prononcée mais variable

BIBLIOGRAPHIE

DAY N.E. [1966]. – Fitting curves to longitudinal data. *Biometrics* 22 (2), 276-291.

DEBOUCHE C. [1977]. – *Application de la régression non linéaire à l'étude et à la comparaison de courbres de croissance longitudinales* (thèse). Gembloux, Faculté des Sciences Agronomiques, 304 p.

FLETCHER R. [1974]. – The quadric law of damped exponential growth. *Biometrics* 30 (1), 111-124.

GROSENBAUCH L.R. [1965]. – Generalization and reparametrization of some sigmoïd or other non linear function. *Biometrics* 21 (3), 708-714.

JOHNSON N.O. [1935]. – A trend line for growth series. *J. Am. Stat. Assoc.* 30, p. 717.

KAVANAGH A.J. et RICHARDS O.W. [1934]. – The autocatalytic growth curve. *Amer. Nat.* 68, 54-59.

KORF V. [1939]. – Prispevek K matematické definici vyrustoveho zakona lesnich porostu. *Les. Prace,* 339-356.

KORF V. [1971]. – Odvozeni celkove hmotove prudukce lesnich porostu. *Les. Prace,* 17 (10), 903-922.

LUNDQVIST B. [1957]. – Om Höjdutverklingen i Kulturbestand av Tall och Gram i Nowland. *Medd. Stat. Sklogsforskm Inst.* 47 (2).

MATERN B. [1959]. – Some remarks on the extrapolation of heith growth. *Forest. Inst. Sweden. Stat. rep.* n° 2.

NELDER J.A. [1961]. – The fitting of a generalization of the logistic curve. *Biometrics* 17, 89-110.

NELDER J.A. [1962]. – An alternative form of a generalized logistic equation. *Biometrics* 18, 614-616.

PEARL R. et REED L.J. [1920]. – On the growth of the population of the United Stated since 1790 and its mathematical representation. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.* 6, 275-288.

PEARL R. et REED L.J. [1923]. – On the mathematical theory of population growth. *Metron* 3, 6-19.

RICHARDS F.J. [1959]. – A flexible growth function for empirical use. *J. Exp. Bot.* 10, 290-300.

ROBERTSON T.B. [1929]. – The nature of factor wich determine the sequence of growth cycles and its relationship to the differentiation of tissues. *J. Gen. Physiol.* 12, 329-344.

SCHARF J.H., PEIL J. et HELWIN H. [1972]. – Systematische Untersuchungen zur eigentlich nichtlinearen Regression mit sigmoïd Funktionen. I. *Biom. Z.* 14 (6), 387-397.

SCHARF J.H., PEIL J. et HELWIN H. [1973]. – Systematische Untersuchungen zur eigentlich nichtlinearen Regression mit sigmoïd Funktionen. II et III. *Biom. Z.* 15 (1), 21-46 et 15 (3), 179-189.

SCHUMACHER F.X. [1939]. – A new growth curve and its relation to timber yield studies. *J. For.* 37, 819-820.

SLOBODA B. [1971]. – Zur Darstellung von Wachstumspropessen mit hilfe von Differentialgleichungen erster Ordnung. *Abteilung Biom.* 5, 109 p.

TOMASSONE R. [1967]. – *Aperçu général sur les courbes de croissance.* Nancy, Sem. Biom., 29 p.

VERHULST P.F. [1838]. – Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. *Corres. Math. et Physique* 10, 113-121.

VILLA J.P. [1976]. – *Un outil pour la modélisation biologique et écologique.* Jouy-en-Josas, Laboratoire de Biométrie, Centre National de Recherches Zootechniques, 23 p.

VON BERTALANFFY L. [1957]. – Quantitative laws in metabolism and growth. *Quart. Rev. Biol.* 32, 218-231.

VON BERTALANFFY L. [1960]. – Principles and theory of growth. *In* : NOWINSKI W.W. *Fundamental aspects of normal and malignant growth.* Amsterdam, Elsevier, 137-259.