

XIII. DE LA MODELISATION EN PHYSIOLOGIE VEGETALE, EXEMPLE EN PHOTOPERIODISME

P. FRANQUIN, ORSTOM, 70 route d'Aulnay, 93140-Bondy (France)

C'est devenu une banalité que de dire que dès les débuts de la science ou de la philosophie avec laquelle il y avait alors identité- l'homme s'est donné des modèles. Les Grecs anciens proposaient déjà, notamment, des modèles de l'Univers. Encore faut-il remarquer qu'un modèle peut être soit ce qui est imité soit ce qui imite. Et pour Platon (si l'on s'en rapporte à SORDET, 1970) "tout ce qui se trouve ici bas n'est qu'un reflet imparfait ou une image dégradée d'un "modèle" existant dans un autre monde plus parfait". Ainsi, pour Platon, le modèle est la chose elle-même, c'est ce qui est imité. Or le modèle qui nous concerne ici est ce qui imite.

Dans cette acception, peut-être peut-on dire, bien que la physique expérimentale remonte à Archimède et les mathématiques plus avant, que c'est avec la science moderne qui, à l'expérimentation (ou à l'observation), associe l'hypothèse mathématique, qu'est apparu le "modèle mathématique", construction abstraite simplifiée d'un réel complexe.

Ce mode d'approche des problèmes fut longtemps l'exclusivité de la physique qui, créant si nécessaire les mathématiques nécessaires à son développement, faisait naturellement des modèles sans le dire. La fortune actuelle du mot paraît tenir d'abord à l'application usuelle des mathématiques au domaine de l'économie (modèles économétriques); puis surtout aux domaines de la biologie et de l'environnement qui, contrairement à l'économie mais comme la physique, se prêtent à l'expérimentation; enfin, pratiquement, à tout le champ de la science, sciences humaines comprises.

De cette inflation est résulté un abus de langage qui fait maintenant appeler "modèle" un simple ajustement de courbes analytiques classiques à des données d'expériences ou d'observations. Lorsque VERHULST, en 1845, formule la "logistique" à partir de la différentielle $dv/dt = cv(a-v)$, pour rendre compte de la croissance d'une population, il "fait un modèle". De même peut être encore que, bien plus tard (1923), ROBERTSON quand il formule, sur la base de la même différentielle $dw/dt = kw(a-w)$, l'hypothèse de la "réaction monomoléculaire autocatalytique" de LOEB (1906), pour rendre compte de la croissance pondérale ou dimensionnelle d'un organisme vivant ou de l'un de ses organes. Mais tel qui ne

ainsi qu'à leur comportement et à leurs interactions. Hypothèses et principes renvoient généralement à un état antérieur, considéré comme acquis, de la science, ce qui contribue à conforter les conclusions si elles ne se trouvent pas controuvées par les faits.

Les notions de modèle et de système sont étroitement associées: un modèle est en effet une représentation d'un système (il peut y en avoir diverses). Ce système peut être lui-même sous-système d'un système plus complexe et composé à son tour de sous-systèmes. C'est dire qu'un modèle n'est jamais qu'une image abstraite du produit d'un découpage raisonné et raisonnable du réel. Le modèle lui-même constitue en soi un système plus ou moins complexe.

Hypothèses et principes sont en effet traduits en système d'équations qui constitue le modèle. Il reste alors, ce qui n'est pas la moindre tâche, à solutionner ce système d'équations et à comparer les résultats numériques aux données.

Il n'est pas toujours possible, ou utile, de construire un modèle théorique, du moins a priori. Alors la démarche sera empirique, consistant à partir d'une connaissance approfondie des données, connaissance éventuellement tirée de méthodes avancées d'analyse des données; puis à rechercher intuitivement, en tâtonnant quelque peu, un système d'équations usuelles dont les solutions rendront compte de façon satisfaisante des résultats d'expérience.

En fait, il n'y a pas de frontière entre modèle théorique et modèle empirique. Un modèle peut être en partie empirique, en partie théorique. Il aura pu être théorique au départ, puis progresser de façon plus empirique, ou inversement. Au cours de l'élaboration du modèle, on aura pu passer par phases alternées de théorie et d'empirisme. C'est une démarche constante de la dialectique scientifique que d'aller de la théorie aux faits et des faits à la théorie.

Un exemple de cheminement complexe est celui d'une modélisation du phénomène photopériodique qui a eu pour point de départ le premier vrai modèle conçu en biologie végétale et que l'on doit - ce qui n'est pas un hasard - à un physicien, REAUMUR. En 1735, l'inventeur du thermomètre, prêtant à un principe physique un support mathématique, faisait déjà l'hypothèse que le développement d'une plante, de son début à son terme, pourrait requérir toujours "une même somme de températures" cumulées de jour en jour.

Disons tout de suite, pour ceux qui déniaient aux sommes de températures toute signification physique et/ou biologique, que les quantités de chaleur (donc d'énergie) Q_i absorbées par la plante lors des n jours successifs i de son développement s'expriment en $Q_i = cT_i$, c étant le coefficient de conductibilité calorifique (supposé constant) de la plante en cause et T_i la température moyenne du i ème jour. Dans le symbolisme mathématique actuel, on écrit comme suit cette hypothèse:

$$\sum_{i=1}^n T_i = K \quad K = \text{constante}$$

Toutes les conditions d'un modèle théorique se trouvent réunies dans cette formulation extrêmement simple. Restait à la valider, ce que cherchèrent à faire des générations de biologistes et de météorologistes, pour constater que la proposition s'améliorait - c'est à dire devenait moins approximative et pouvait être étendue à un plus grand nombre de plantes - si l'on ajoutait à l'axiomatique une deuxième hypothèse : le zéro de végétation d'une plante donnée est une carac-

téristique spécifique distincte du zéro thermométrique. Soit T_0 ce zéro biologique, au-dessous duquel les processus de végétation se trouvent inhibés. L'hypothèse s'écrit alors:

$$\sum_{i=1}^n (T_i - T_0) = K \quad (1)$$

Or très nombreux restent les cas d'exception à cette règle. Que le modèle n'ait pas été rejeté tient sans doute à ce qu'il rendait bien compte d'un certain nombre de cas, ainsi qu'à son utilité depuis longtemps éprouvée dans la programmation des dates d'ensemencement et donc de récolte de plantes destinées en particulier à la conserverie. Mais certainement aussi a pesé la préscience qu'avaient certains que l'éclairement pouvait jouer un rôle, ce que confirmaient TOURNOIS (1912), puis GARNER et ALLARD (1920) qui donnaient au "photopériodisme" son fondement bien particulier de phénomène lié non pas à l'intensité de l'éclairement mais à sa durée (durée du jour).

Il fallut encore plus de 20 ans pour que, empiriquement, GESLIN (1944) et NUTTONSON (1948) introduisent dans le modèle l'expression de cette durée de jour ou photopériode (qu'ici l'on notera H), ce que l'on peut écrire:

$$\sum [(T_i - T_0) H_i] = K \quad (2)$$

ou bien :

$$[\sum (T_i - T_0)] \bar{H}_i = K \quad (3)$$

H_i étant la durée du i ème jour et \bar{H}_i la durée moyenne du jour entre la germination

bien qu'une théorie partielle ne soit pas, provisoirement, sans intérêt - le présent exposé historique l'illustre bien - une condition exclusive de validité d'une théorie, qui doit nécessairement tendre à devenir unitaire, est qu'elle se généralise à tous les cas: ici non seulement à celui des plantes de jours courts mais encore à celui des plantes neutres.

A partir de considérations élémentaires, soit empiriques soit théoriques, souvent de caractère intuitif, il est en effet possible de passer de l'expression (3) à une série de modèles progressivement plus représentatifs des phénomènes apparents (non moléculaires) de photopériodisme (FRANQUIN, 1974 et 1976):

- Formulation comportant non plus un seul (K) mais 2 paramètres de la fonction hyperbole équilatère (ou homographique, laquelle en a 3):

$$\text{Pl. de JL} \quad \sum (T_i - T_0) = \frac{K}{\bar{H}_i - H_0} \quad (4)$$

$$\text{Pl. de JC} \quad \sum (T_i - T_0) = \frac{K}{H_0 - \bar{H}_i} \quad (5)$$

Deux paramètres au moins sont évidemment nécessaires pour distinguer plantes de JL et plantes de JC, le deuxième paramètre, H_0 , n'étant autre que la photopériode critique. Les oppositions de signes algébriques, aux dénominateurs de (4) et (5), expriment qu'une plante de JL fleurira pour des photopériodes \bar{H}_i supérieures à la photopériode critique H_0 et qu'une plante de JC le fera pour des photopériodes inférieures.

- Formulation comportant les 3 paramètres de la fonction homographique:

$$\text{Pl. de JL} \quad \sum (T_i - T_0) = k_0 + \frac{k}{\bar{H}_i - H_0} \quad (6)$$

$$\text{Pl. de JC} \quad \sum (T_i - T_0) = k_0 + \frac{k}{H_0 - \bar{H}_i} \quad (7)$$

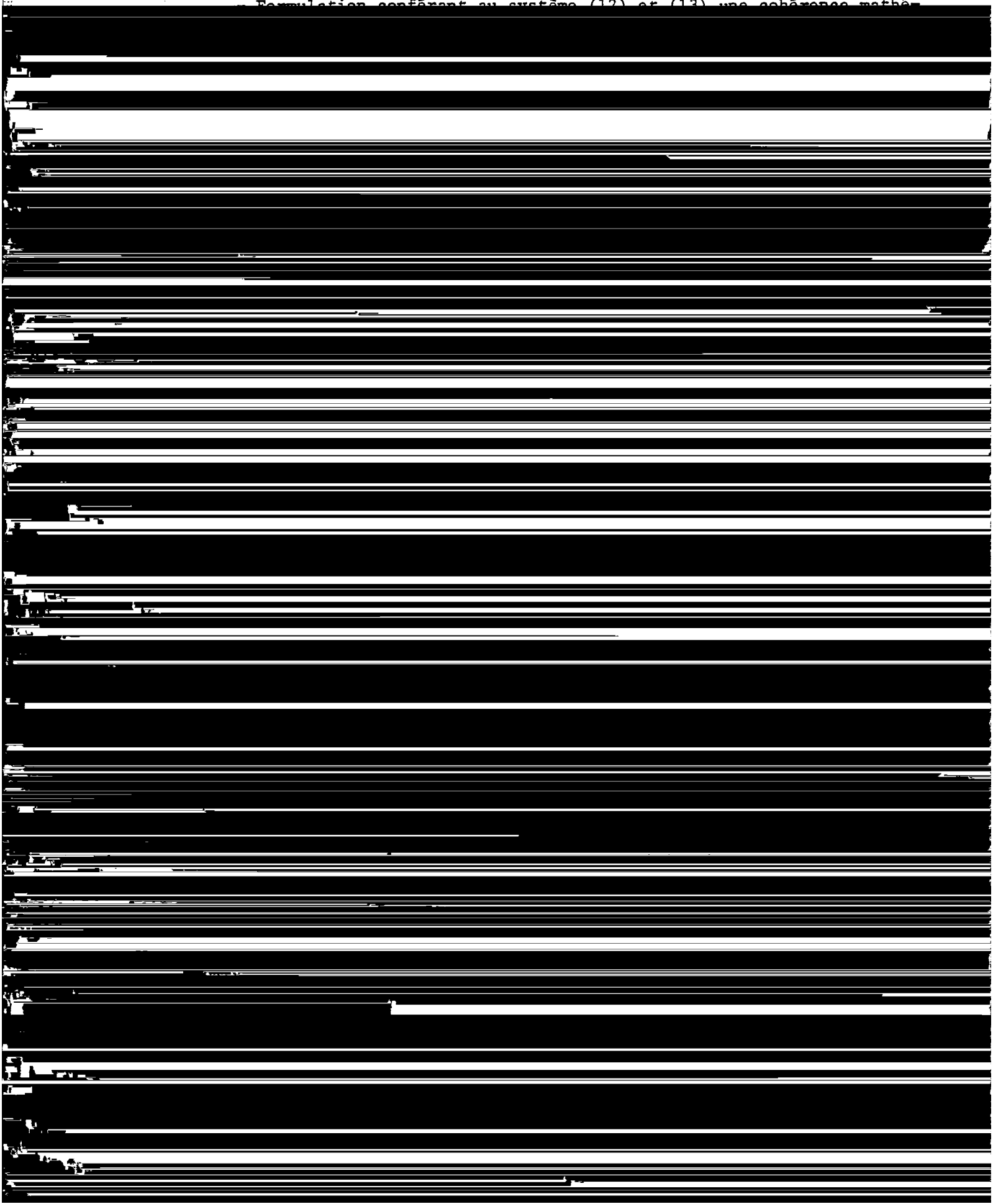
En effet, le meilleur ajustement statistique possible de la fonction à des données d'expérience (FRANQUIN 1974 et 1976) sera évidemment obtenu avec l'introduction du 3ème paramètre, ici k_0 , qui s'interprète comme représentant la durée de la phase juvénile.

- Formulation permettant d'étendre la théorie aux plantes neutres:

$$\text{Pl. de JL} \quad \sum (T_i - T_0) = k_0 + \frac{k}{1 - \frac{H_0}{\bar{H}_i}} \quad (8)$$

$$\text{Pl. de JC} \quad \sum (T_i - T_0) = k_0 + \frac{k}{\frac{H_0}{\bar{H}_i} - 1} \quad (9)$$

Formulation conférant au système (12) et (13) une cohérence mathé-



Une plante neutre, nécessairement, a une photopériode critique H_0 nulle et, par définition, elle ne réagit pas à la durée H de la photopériode. Or, si on fait $H_0 = 0$ dans (6), il vient:

$$\sum (T_i - T_0) = k_0 + k/\bar{H}_i$$

expression selon laquelle la somme des températures, qui mesure le temps entre la germination et la floraison, lequel devrait être indépendant de H , varie encore avec \bar{H}_i . Par contre, si on fait $H_0 = 0$ dans (8), on obtient:

$$\sum (T_i - T_0) k_0 + k = K$$

Si donc la plante se comporte, vis à vis de l'alternance des jours et des nuits, comme un oscillateur linéaire par ailleurs excité en fonction de la température, l'intégration de l'une de ces 4 différentielles- que l'on explicitera ultérieurement - devrait conduire à un modèle mathématique présentant certaines qualités du phénomène photopériodique. Or c'est bien ce que l'on constate.

On montrera dans une étude ultérieure que l'intégration de la différentielle (d), où le terme $h\dot{u}$ représente l'effet de frottement lié à l'alternance jour-nuit et F une excitation en rapport avec la température, conduit à un modèle très voisin du système (12) et (14). Selon l'axiome de l'oscillateur, $\sum (T_i - T_0)$ représente bien un temps, k un espace parcouru et le dénominateur sous k une vitesse (relative). La signification physiologique de k, on l'a déjà vu, est

$$\sum(T_i - T_0) = t (\bar{T}_i - T_0)$$

expression où t est le temps astronomique mesuré en nombre de jours et \bar{T}_i la température moyenne de ce nombre de jours.

Cette somme de températures a par ailleurs une signification morphogénétique, une somme de températures identique séparant l'émission de deux feuilles successives. Nombre d'entrenoeuds ou de plastochrones et somme de températures équivalente ont ainsi mêmes significations morphogénétique et physiologique.

Ce temps endogène, que seul connaît la plante (qui ignore nos horloges), est pour elle - en première approximation - un temps absolu, le temps astronomique n'étant qu'un temps relatif (à la température). Tout se passe comme si ce temps relatif se dilatait ou se contractait selon la température. C'est ce que l'on peut appeler "l'effet plastochrone/température", que l'on ne peut donc pas ignorer lors de l'évaluation du temps de réponse.

De façon plus générale, on ne peut comprendre le phénomène photopériodique si on ne l'interprète pas en rapport avec les nombres d'entrenoeuds ou de plastochrones - quelques physiologistes commencent d'ailleurs à s'en aviser - et avec la somme de températures équivalente. Mais encore faut-il savoir que cette somme de températures n'a elle même de sens que pour un végétal photosynthétiquement saturé de lumière, ce qui, généralement assuré dans les conditions naturelles, est loin de l'être toujours dans les enceintes climatisées. Il résulte de la non-saturation de la plante par la lumière un "effet plastochrone/éclairage" qui s'identifie vraisemblablement à l'effet "photosynthèse", en photopériodisme, mis en évidence par certains physiologistes. Cet effet peut fausser totalement les conclusions tirées du temps de réponse pris pour mesure de la réaction photopériodique.

Ces précisions étant données, quant au temps tel qu'il est perçu dans notre axiomatique, nous ferons rentrer dans celle-ci l'oscillateur-plante (entre autres choses dont il sera fait état ultérieurement). La théorie physique de l'oscillateur a l'avantage d'être bien connue dans ses multiples variétés: elle a donc l'avantage de se prêter à une variante d'hypothèses, quant aux modes d'intervention de la durée d'éclairage et de la température. En s'en tenant aux seuls oscillateurs linéaires, on peut en donner pour le moins 4 images abstraites:

- celle d'un oscillateur non amorti: $m\ddot{u} + ku = 0$ (a)
- celle d'un oscillateur non amorti excité de l'extérieur $m\ddot{u} + ku = F \cdot \sin w t$ (b)
- celle d'un oscillateur amorti (en raison d'un frottement) $m\ddot{u} + h\dot{u} + ku = 0$ (c)
- celle d'un oscillateur amorti et excité de l'extérieur $m\ddot{u} + h\dot{u} + ku = F \cdot \sin w t$ (d)

expressions dans lesquelles u est l'état du système à l'instant t , F une fonction d'excitation extérieure, w une vitesse angulaire.

- SORDET J. 1970. Les modèles, instruments de décision. Collection "La vie de l'entreprise", Dunod, Paris.
- TOURNOIS J. 1912. Influence de la lumière sur la floraison du Houblon japonais, du Maïs et du Chanvre. C.R.Acad.Sc.Paris, 155, 297-300.
- VOGEL Th. 1973. Pour une théorie mécaniste renouvelée. Collection "Discours de la Méthode" Gauthier-Villars, 1973.

PHYTOTRONIC NEWSLETTER, n° 20, Septembre 1979

Secrétariat Phytotronique
Phytotron. C.N.R.S.
91190 GIF-sur-Yvette
France