N

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 acceptation, 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 parait 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 fait qu'ajuster la logistique à ses données ne fait pas un modèle.

Il faut considérer qu'il y a , dans leur conception, deux catégories de modèles numériques: les modèles "empiriques" d'une part et, de l'autre, ceux que l'on dit "mécanistes", ou encore, "théoriques", non seulement par opposition à empirique mais aussi parce que bâtir un vrai modèle c'est bâtir une théorie: l'hypothèse confirmée, ou plutôt non infirmée par les faits, peut devenir une théorie.

Au départ des modèles mécanistes, il y a en effet toujours une "axiomatique", généralement inspirée par des faits d'expérience ou d'observation. C'est un ensemble d'hypothèses - qui peuvent n'être pas nouvelles, sinon dans leur association - et/ou de principes bien établis (les principes de moindre action, de conservation de masse et d'énergie... sont souvent mis à contribution) qui se rapportent à la nature des constituants du "système" que l'on se propose de modéliser, 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 dénieraient 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 ième jour. Dans le symbolisme mathématique actuel, on écrit comme suit cette hypothèse:

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

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 caractéristique spécifique distincte du zéro thermométrique. Soit T° ce zéro biologique, au-dessous duquel les processus de végétation se trouvent inhibés. L'hypothèse s'écrit alors:

$$\sum_{i=1}^{n}(T_i - T_\circ) = K \qquad (1)$$

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:

$$\sum [(T_i - T_\circ)H_i] = K \qquad (2)$$

ou bien :

$$[\Sigma(T_i - T_\circ)]\overline{H}_i = K \qquad (3)$$

H_i étant la durée du ième jour et $\overline{H}_I$ la durée moyenne du jour entre la germination et la floraison définie par un critère comme l'initiation, l'épiaison, l'anthèse..

Durant les trois décennies qui ont suivi, les très nombreuses tentatives d'interprétation et/ou d'application de ces deux formules n'ont abouti qu'à des remaniements remettant en question la modalité - parfois le principe - de sommation des températures. On a fait remarquer, entre autres choses: qu'il fallait compter non seulement avec un T° minimal (zéro de végétation) mais aussi avec un T° maximal au dessus duquel les températures seraient dépressives; que pour avoir une signification physiologique réelle, la sommation des températures devait être effectuée non pas à l'échelle journalière mais horaire; que la vitesse du développement étant fonction exponentielle de la température, on ne saurait se satisfaire d'une sommation linéaire des températures, qui ne constitue qu'une approximation; que ce ne sont pas des quantités d'énergie que l'on somme, avec les températures des jours successifs, mais des développements élémentaires proportionnels à ces températures. Sur la base de ces deux derniers arguments, on a même proposé de substituer aux sommes de températures des sommes de Q_{10}.

En dépit de leur intérêt, ces considérations relatives à l'expression de la température n'ont rien de fondamental, au point d'avancement du moins où en était restée la théorie. Il eût été plus avisé de rechercher ce qui distingue l'une de l'autre, pour la signification physiologique, les formules (2) et (3), qui ne sont pas mathématiquement identiques; et surtout de remarquer qu'elles ne valent (encore qu'éventuellement) que pour les plantes de jours longs, jamais pour celles de jours courts, observation que personne ne semble avoir faite. Or, 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):

Pl. de JL $$\sum(T_i - T_o) = \frac{K}{\overline{H}_i - H_o} \qquad (4)$$

Pl. de JC $$\sum(T_i - T_o) = \frac{K}{H_o - \overline{H}_i} \qquad (5)$$

Deux paramètres au moins sont évidemment nécessaires pour distinguer plantes de JL et plantes de JC, le deuxième paramètre, H_o, 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 $\overline{H}_i$ supérieures à la photopériode critique H_o et qu'une plante de JC le fera pour des photopériodes inférieures.

- Formulation comportant les 3 paramètres de la fonction homographique:

Pl. de JL $$\sum(T_i - T_o) = k_o + \frac{k}{\overline{H}_i - H_o} \qquad (6)$$

Pl. de JC $$\sum(T_i - T_o) = k_o + \frac{k}{H_o - \overline{H}_i} \qquad (7)$$

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_o, qui s'interprête comme représentant la durée de la phase juvénile.

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

Pl. de JL $$\sum(T_i - T_o) = k_o + \frac{k}{1 - \frac{H_o}{\overline{Hi}}} \qquad (8)$$

Pl. de JC $$\sum(T_i - T_o) = k_o + \frac{k}{\frac{H_o}{\overline{H}_i} - 1} \qquad (9)$$

- Formulation conférant au système (12) et (13) une cohérence mathématique et physique qu'il n'a pas. En effet, la somme des températures $\sum(T_i - T_o)$ ayant la signification d'un temps (le temps à la floraison), le dénominateur sous k a la dimension d'une vitesse: vitesse relative variant, si l'on considère (12) de 0 (pour $\overline{H}_i = H_o$ et donc $\overline{N}_i = N_o$) à 1 (pour $\overline{H}_i = 24$ et donc $\overline{N}_i = 0$). Or ce même raisonnement on ne peut le tenir pour (13) dont le dénominateur peut être supérieur à 1. Ce dénominateur n'aura la signification identique de vitesse relative pour les plantes de JL et celles de JC que dans le système (12) et (14) où N se substitue à H et inversement:

Pl. de JC $$\sum(T_i - T_o) = k_o + \frac{k}{1 - \frac{N_o/H_o}{\overline{N}_i/\overline{H}_i}} \qquad (14)$$

Dans ce système cohérent (12) et (14),, plantes de JL et plantes de JC, que l'on devrait plutôt dénommer "héméropériodiques" et "nyctipériodiques", se distinguent donc par le rapport inverse de H et de N. Pour les unes et les autres la confrontation à des données d'expérience (FRANQUIN, 1976) des modèles (12) et (14) est tout à fait satisfaisante.

Parvenu à ce point, on peut essayer de retrouver ce résultat à partir d'une axiomatique.

L'idée directrice de cette axiomatique est que le problème fondamental sous-jacent au phénomène photopériodique est celui du "temps", c'est à dire celui de la nature et de la mesure du temps. Notre propos rejoint par là ce domaine de la physique qui se rapporte à la notion et à l'évaluation du temps, la Mécanique.

Les partisans de la théorie des rythmes, en photopériodisme, voient d'ailleurs dans la plante un oscillateur. L'oscillateur-plante, caractérisé comme tout oscillateur par un temps propre (ici la photopériode critique H_o) devrait donc avoir même image abstraite que celle de l'oscillateur mécanique, qui est, dans sa forme la plus simple, la différentielle bien connue:

$$m\ddot{u} + ku = 0$$

Quant aux partisans de la théorie du phytochrome, leur souci n'est-il pas de comprendre comment, au moyen des changements d'état de ce pigment, la plante mesure ce signal qu'est pour la plante la durée de la phase nocturne?

Ainsi, oscillateur et/ou phytochrome, le temps est bien un élément fondamental du problème.

Or, ce concept de temps, il convient de le préciser dès lors que l'on se propose de batir un modèle, c'est à dire une théorie.

On ne saurait évaluer correctement le temps de réponse à la photopériode- qui est généralement pris pour mesure de la réaction photopériodique - si on néglige les effets de la température et ceux de l'intensité d'éclairement.

Pour la température, on sait déjà qu'en dépend le nombre de cycles de 24 heures nécessaire pour déterminer l'induction florale. C'est, en fait, la somme des températures journalières $\sum(T_i - T_o)$ qui mesure le temps de réponse. C'est là un temps biologique, endogène, qui n'est autre que le temps astronomique (ou temps d'horloge) pondéré par la température. On peut en effet écrire approximativement:

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

$$\sum(T_i - T_o) = k_o + k/\overline{H}_i$$

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 $\overline{H}_i$. Par contre, si on fait $H_o = 0$ dans (8), on obtient:

$$\sum(T_i - T_o)\ k_o + k = K$$

expression dans laquelle la somme des températures à la floraison, indépendante de H, est égale à la somme de deux paramètres; k_o, durée de la phase juvénile; k, temps nécessaire à la plante neutre (et qui ne dépend que de la température) pour parvenir à floraison, une fois passée la phase juvénile. Si alors on fait cette somme égale à K (constante), on retrouve l'hypothèse originelle de REAUMUR (relation (1), au T_o près).

- Formulation permettant de passer du champ de variation de la photopériode H, entre 0 et 24, à l'intérieur d'un cycle de 24 heures, à la même variation dans une succession de cycles, les 24 heures prenant alors la dimension de l'infini, ce que l'on obtient par une "homographie" transformant H en H/(24-H):

Pl. de JL $$\sum(T_i - T_o) = k_o + \frac{k\left(1 - \frac{H_o}{24}\right)}{1 - \frac{H_o}{\overline{H}_i}} \qquad 10)$$

Pl.de JC $$\sum(T_i - T_o) = k_o + \frac{k\left(1 - \frac{H_o}{24}\right)}{\frac{H_o}{\overline{H}_i} - 1} \qquad (11)$$

et comme 24-H = N (durée de la nuit), ces modèles peuvent encore s'écrire:

Pl. de JL $$\sum(T_i - T_o) = k_o + \frac{k}{1 - \frac{H_o/N_o}{\overline{H}_i/\overline{N}_i}} \qquad (12)$$

Pl. de JC $$\sum(T_i - T_o) = k_o + \frac{k}{\frac{H_o/N_o}{\overline{H}_i/\overline{N}_i} - 1} \qquad (13)$$

Cela revient encore à dire que toute plante peut être caractérisée par une héméropériode H_o et une nyctypériode N_o critiques complémentaires: $H_o + N_o = 24$.

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 hu 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, $\sum (T_i - T_o)$ représente bien un temps, k un espace parcouru et le dénominateur sous k une vitesse (relative). La signification physiologique de k_o, on l'a déjà vu, est d'être la durée de la phase juvénile, à l'issue de laquelle la plante, arrivée à maturité de floraison, sera en mesure d'y être initiée à la vitesse relative 1 dans le temps minimal k/1 en l'absence de forttements (plante neutre ou plante héméropériodique pour $\overline{H}_i = 24$ ou plante nyctipériodique (en principe) pour $\overline{N}_i = 24$). Ce temps minimal k/1 = k représente vraisemblablement, en somme de températures, l'équivalent d'un plastochrone.

En biologie, le développement d'une théorie n'implique évidemment pas le passage par la modélisation mathématique. Mais celle-ci présente bien des avantages, "le langage mathématique étant le langage naturel du raisonnement rigoureux, que l'on doit employer chaque fois qu'il est possible, c'est à dire chaque fois que les concepts sont clairs et bien définis "(VOGEL, 1973). L'effort entrepris pour formaliser le concept de plante photopériodique contribuera nécessairement à le clarifier et à le bien définir.

En matière de modélisation mathématique en physiologie végétale, enfin, un ouvrage fait autorité: "Mathematical Models in Plant Physiology" , de J.H.M. THORNLEY, Academic Press, London, New York, San Francisco, 1976.

-FRANQUIN P.1974. Formulation des phénomènes apparents de photopériodisme en conditions naturelles. Principes de base. Cah.ORSTOM, sér.biol. , 23, 31-42.

-FRANQUIN P.1976. Formulation des phénomènes apparents de photopériodisme en conditions naturelles. Des modèles progressifs. Physiol.vég. 14 (1), 179-191.

-GARNER W.W. et ALLARD H.A. 1920. Effect of relative length of day and night and other factors of the environment on growth and reproduction in plants. J.Agr.Res. 18, 553-606.

-GESLIN H. 1944. Etude des lois de croissance d'une plante en fonction des facteurs du climat (température et radiation solaire); contribution à l'étude du climat du Blé. Thèse, Doctorat d'Etat (Fac.Sc.) Paris.

-NUTTONSON M.Y.1948. Some preliminary observations of phenological data as a tool in the study of photoperiod and thermal requirements of various plant material. Vernalisation and Photoperiodism: a symposium. Chronica Botanica Waltham Mass, 129-143.

$$\sum(T_i - T_\circ) = t\,(\overline{T}_i - T_\circ)$$

expression où t est le temps astronomique mesuré en nombre de jours et $\overline{T}_i$ 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 connait 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/éclairement" 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'éclairement 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 $m\ddot{u} + ku = F.\sin w\,t$ (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 $m\ddot{u} + h\dot{u} + ku = F.\ \sin w\,t$ (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