

Formulation des phénomènes apparents de photopériodisme en conditions naturelles

Des modèles progressifs

PIERRE FRANQUIN

Office de Recherche scientifique et technique Outre-Mer
74, route d'Aulnay, 93140 Bondy.

(Manuscrit reçu le 20 octobre 1975)

RÉSUMÉ

Les modèles présentés intègrent des aspects progressivement plus nombreux du phénomène photopériodique. Héméroperiodiques ou nyctipériodiques, les plantes ne peuvent être classées en « facultatives » ou « absolues ». Toutes sont en effet sujettes au même « effet de seuil ». Le seuil est l'héméroperiode ou la nyctipériode critique (H_0 ou N_0), laquelle serait nulle chez une plante indifférente, qui ne serait qu'un cas-limite. Toute plante est caractérisée par trois constantes (celles de la fonction-modèle) : (1) H_0 ou N_0 , nulle chez une indifférente; (2) A , la phase juvénile; (3) k , une caractéristique liée au plastochrone, l'entre-nœud constituant une « unité de développement » morphogénétique et physiologique. Le plastochrone mesure un temps biologique absolu dont l'expression horaire, relative à la température, est un temps propre du génotype. Une plante héméroperiodique se comporterait, en éclaircissement permanent, comme une plante strictement indifférente. Si finalement l'on pose : $H_0 + N_0 = H + N = 24$, on peut conclure que ce qui importe, pour l'induction, ce sont les durées relatives H et N du jour et de la nuit par rapport aux valeurs relatives de H_0 et N_0 . Ceci permet de proposer une interprétation physique simple de l'action d'une brève interruption de la phase obscure. Ces premiers modèles nécessaires seront suivis d'une génération de modèles plus évolués.

in the same way as a strictly indifferent plant. If lastly one advances the expression : $H_0 + N_0 = H + N = 24$, it can be shown that what matters, for induction, are the relative durations, H and N , of day and night, in relation to the relative values of H_0 and N_0 . This may lead to a simple physical interpretation of the action of a brief interruption of the nocturnal phase. These first necessary models will be followed by a generation of more evolved types.

INTRODUCTION

Les conditions naturelles de développement de la plante sont à tout instant changeantes. Aussi ne peut-on traiter de la réaction photopériodique indépendamment de la température. Pourtant, la floraison se trouve induite à partir de durées critiques définies des phases diurne et/ou nocturne, durées qui ne dépendent, en première approximation du moins, *que du génotype* (assez peu de la température, apparemment). Mais le nombre de cycles de 24 heures nécessaire pour initier l'état reproducteur résulte, entre autres, de la température (on en avancera une explication dans une prochaine étude).

Par là-même, la question se rattache à celle de la « sommation des températures » ou principe des « degrés-jours », soulevée il y a plus de deux siècles (1735) par REAUMUR. Selon ce physicien, l'accomplissement du cycle de végétation d'une plante donnée devait nécessiter toujours *une même somme de températures* cumulées de jour en jour, soit :

$$\sum_{i=1}^n (T_i - T_0) = K, \quad K, \text{ Cte}; \quad n, \text{ nombre de jours}; \quad (1)$$

où T est la température journalière moyenne et T_0 la température origine (un zéro biologique) au-dessous de laquelle le phénomène se trouve ralenti à l'extrême : seuls sont donc sommés les degrés-jours supérieurs à T_0 qui est, comme K , une caractéristique variétale.

Il n'est pas inutile de revenir encore sur la légitimité du procédé qui consiste à additionner des températures, ce qui paraît être un non-sens. Diverses études le justifient. Récemment (communication personnelle écrite), pour Théodore Vogel, anciennement Directeur du Centre de Recherches physiques au C.N.R.S. (auteur notamment de *La Théorie des Systèmes Évolutifs*, Gauthiers-Villars, 1965), « les quantités de chaleur (donc d'énergie) s'expriment en $Q_i = cT_i$ et on ne peut rien reprocher à l'addition des températures lorsqu'elles sont multipliées par le coefficient (constant) de conductibilité de la plante. » Cependant, jusqu'au moment où, nécessairement, on en viendra à formuler la théorie du phénomène photopériodique en termes d'énergétique, elle se présentera ici en termes de cinétique : aussi la somme des températures y prendra la signification d'un « temps de réaction » à la photopériode, temps pondéré par la température.

Vérifiée pour les plantes indifférentes (aphotopériodiques), la formulation (1) ne devait devenir applicable aux photopériodiques que bien plus tard (GESLIN, 1944; NUTTONSON, 1948) avec l'introduction de la photopériode ou durée du jour dans la formule de sommation. Selon que l'on somme les produits journaliers $(T - T_0)H$ ou que l'on fait le produit de la somme des températures totale par la photopériode moyenne \bar{H} , la relation s'écrit :

$$\sum [(T - T_0)H] = K, \quad (2)$$

ou bien

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

Ces deux expressions qui ne sont pas mathématiquement identiques n'ont pas non plus la même signification physiologique. Elles se complètent d'ailleurs d'une certaine façon, on le montrera ultérieurement.

FORMALISATION DE LA DÉFINITION DE PLANTE PHOTOPÉRIODIQUE

Une première étude (FRANQUIN, 1974), prenant pour point de départ les expressions (1) et (3), montrait les insuffisances de (3). Cette dernière ne peut en effet être ajustée qu'occasionnellement aux plantes « de jours longs » et *jamais à celles « de jours courts »*. Or une condition de validité de la théorie serait qu'elle se réfère

Il n'y a pas de plantes *facultativement* (dites encore « préférantes »; « quantitative » en anglais) ni *strictement* (« absolues »; « qualitative » en anglais) photopériodiques. Toutes sont sujettes à un identique « effet de seuil ». Le seuil est la photopériode critique H_0 . Celle-ci se trouve simplement placée plus ou moins bas chez les plantes de jours longs qui ne sont induites à fleurir que pour des photopériodes supérieures au seuil. Chez une plante dite « facultative » elle est placée très bas. Chez les plantes de jours courts qui ne fleurissent que pour des photopériodes inférieures au seuil, elle se trouve au contraire placée plus ou moins haut : très haut pour une « facultative ». Une plante neutre, indifférente, aphotopériodique ne serait elle-même qu'*un cas-limite*, à supposer qu'il en existe réellement : H_0 serait très faible ou *nulle* du côté des plantes de jours longs et très forte, voire *infinie*, du côté des plantes de jours courts.

Tout ce qui précède et qui suit s'applique à toute phase ou succession de phases du développement s'étendant de la germination à la floraison (définie par l'initiation, l'épiaison, l'anthèse...). De plus, concernant la détermination des *vraies valeurs* des constantes, ces modèles ne valent que pour une plante *végétant depuis la germination sous photopériodes inductives*. Ils ne valent par ailleurs que pour une plante *ne présentant pas*, hormis l'accomplissement de la phase juvénile, *d'exigence préalable autre que l'induction photopériodique* : ceci ne serait pas assuré, par exemple, en cas de vernalisation obligatoire chez certaines plantes de jours longs. La première de ces deux restrictions, sinon la deuxième, ne s'applique pas à la *forme* de la fonction-modèle qui ne dépend pas des origines.

Notre *objectif*, enfin, est de parvenir *de proche en proche*, en partant de la définition de ce qu'est (ou paraît être) une plante photopériodique, à ordonner de façon cohérente les phénomènes apparents consistants. Cela, en raisonnant sur modèle mathématique, compte tenu des acquis expérimentaux. Ces phénomènes sont dits « apparents » relativement aux phénomènes moléculaires, qu'on ne cherchera à intégrer à la théorie que lorsqu'elle rendra compte avec suffisamment d'intégralité et de rigueur des premiers. Les faits apparents constituent en effet un domaine resté incertain faute d'avoir été systématiquement analysés et critiqués, en dépit — ou à cause — d'une inflation de l'expérimentation. Comme chaque fois qu'il y a lieu de

Considérons d'abord le modèle (4) relatif aux plantes *de jours longs*. Si l'on fait (4) égal à (1), il vient :

$$\sum(T - T_0) = A + \frac{k}{\bar{H} - H_c} = K$$

Une plante de jours longs ne fleurit qu'en photopériodes supérieures à H_0 . Une plante aphotopériodique le faisant en toutes conditions de durée d'éclairement aura donc nécessairement une photopériode critique H_0 nulle. Or, si l'on fait $H_0 = 0$ dans l'expression précédente, il vient :

$$\sum(T - T_0) = A + \frac{k}{H} = K$$

qui ne peut convenir puisque le second membre n'est pas constant mais varie avec \bar{H} , la durée d'éclairement. Mais on voit que pourrait être appropriée la formulation (qui entraîne un changement de valeur des constantes) :

$$\sum(T - T_0) = A' + \frac{k' \bar{H}}{\bar{H} - H_0} \tag{6}$$

Si, en effet, on y fait $H_0 = 0$, il vient :

$$\sum(T - T_0) = A' + k' = K, \quad K, \text{ Cte.}$$

On aurait, par analogie à (6), pour les plantes *de jours courts* :

$$\sum(T - T_0) = A' + \frac{k' \bar{H}}{H_0 - \bar{H}} \tag{7}$$

Une plante de jours courts ne fleurit qu'en photopériodes inférieures à H_0 . Dans ce cas, une plante aphotopériodique, qui le fait en toutes conditions de durée d'éclairement, même supérieure à 24 heures, aura nécessairement une photopériode critique H_0 très élevée. En fait, si l'on veut ramener l'expression (7) à une constante, il faut y faire H_0 infinie. Le terme $k' \bar{H}/(H_0 - \bar{H})$ s'annulant, il vient :

$$\sum(T - T_0) = A', \quad A', \text{ Cte.}$$

Ainsi les modèles (6) et (7) conduisent bien à une somme de températures constante, à l'initiation, pour toute plante aphotopériodique, comme le veut la relation (1).

Exactement comme les modèles (4) et (5) auxquels ils se substituent, ces nouveaux modèles s'ajustent de façon plus que satisfaisante aux mêmes données d'expériences et ils ne diffèrent que par un signe algébrique. Peut-on dès lors considérer qu'ils constituent un système cohérent?

DISCUSSION

a) Sans aller plus loin, on pourrait répondre déjà par la négative. En effet, la constante à laquelle revient la somme des températures indispensable à l'initiation des plantes aphotopériodiques serait soit $A' + k'$ soit seulement A' selon que l'on considère le modèle « jours longs » (6) ou le modèle « jours courts » (7). Il est d'ailleurs difficile d'admettre que certaines plantes aphotopériodiques aient une photopériode critique nulle et d'autres une photopériode critique infinie.

b) Mais écrivons les modèles (6) et (7) sous leurs formes identiques :

« Jours longs » :

$$\sum(T - T_0) = A' + \frac{k'}{1 - (H_0/\bar{H})}; \quad (8)$$

« jours courts » :

$$\sum(T - T_0) = A' + \frac{k'}{(H_0/\bar{H}) - 1}. \quad (9)$$

Dans les modèles (4) et (5), on avait donné au dénominateur $(H - \bar{H}_0$ ou $H_0 - \bar{H})$ la signification d'une *vitesse* dont résulte un temps de développement $\sum(T - T_0)$. Cette vitesse était nulle pour $\bar{H} = H_0$ et maximale ($24 - H_0$ ou $H_0 - 0$) en éclaircissement permanent ou nul. Dans les modèles (8) et (9), le dénominateur $1 - (H_0/\bar{H})$ ou $(H_0/\bar{H}) - 1$ garde la signification d'une vitesse. Mais ce ne peut être qu'une vitesse *relative* (en termes non plus de cinétique mais d'énergétique, ce serait un rendement). Cette vitesse relative varierait, quand \bar{H} est supérieure à H_0 (condition de l'induction), de 0 pour $\bar{H} = H_0$ à $1 - (H_0/24)$ en éclaircissement permanent. Or une vitesse relative (ou un rendement) varie théoriquement de 0 à 1 : on verra, au paragraphe (c) qui suit, comment cela se trouve réalisé. En attendant, remarquons que l'on ne peut tenir le même raisonnement dans le cas du modèle « jours courts » (9). En effet, le dénominateur $(H_0/\bar{H}) - 1$ y prend, quand \bar{H} est inférieure à H_0 (condition de l'induction), des valeurs supérieures à 1 : ce ne peut être une vitesse relative (ni un rendement). Le système (8) et (9) n'est donc pas cohérent.

c) Il convient enfin d'examiner la variation de la fonction $\sum(T - T_0)$ pour les valeurs que peut prendre la photopériode dans l'intervalle 0 à 24 heures. Remarquons d'abord que la variable \bar{H} ne rend pas compte de la limitation de la durée de l'éclaircissement à 24 heures dans des cycles successifs, comme le fait par contre la variable $\bar{H}_p = \bar{H}/(24 - \bar{H})$. Cette homographie sur \bar{H} confère de plus à l'expression $1 - (H_0/\bar{H}_p)$, quand \bar{H} varie de 0 à 24 heures, la propriété de varier de 0 à 1 comme toute vitesse relative (ou rendement), propriété que n'avait pas l'expression $1 - (H_0/\bar{H})$. L'homographie est une

Mais cette opération s'accompagne d'un changement de valeur des constantes A' et k' . Substituant donc l'expression de H_p à H dans les modèles (8) et (9), on aura :

« Jours longs » :

$$\sum(T - T_0) = A'' + \frac{k''[1 - (H_0/24)]}{1 - (H_0/H)}; \tag{10}$$

« Jours courts » :

$$\sum(T - T_0) = A'' + \frac{k''[1 - (H_0/24)]}{(H_0/H) - 1}. \tag{11}$$

Suivent les représentations de variation de ces deux fonctions (10) et (11) (fig. 1) :

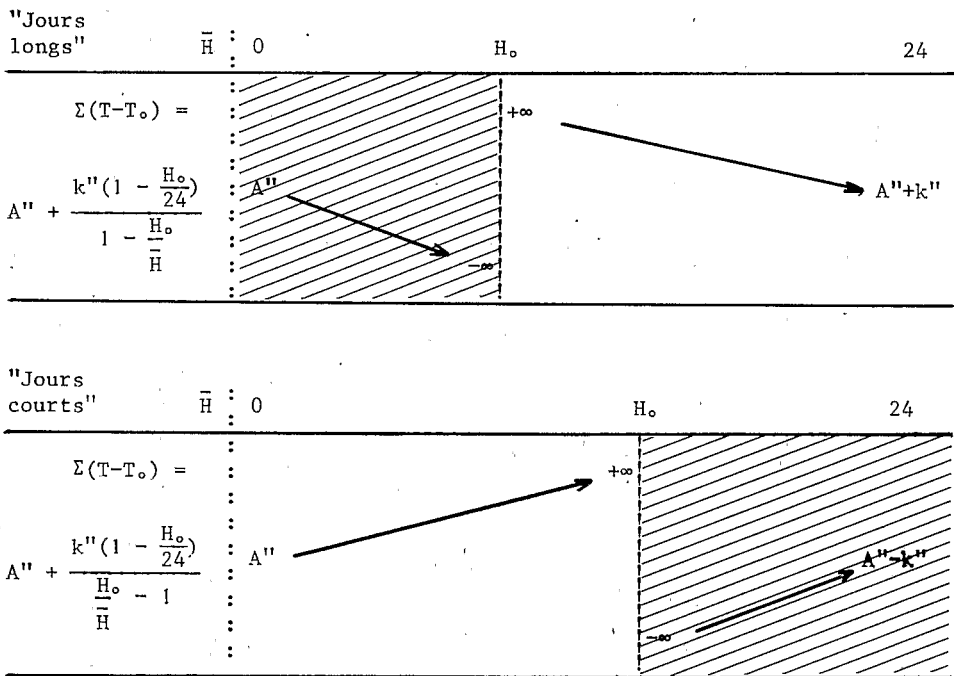


FIG. 1. — Variations de la fonction (10), concernant les plantes de jours longs, et de la fonction (11), concernant les plantes de jours courts, quand l'héméroperiode \bar{H} varie entre 0 et 24 heures, prenant en particulier la valeur H_0 de l'héméroperiode critique. Dans le premier cas, la somme des températures, à l'initiation de la floraison, décroît de plus infini à la limite asymptotique $A'' + k''$ quand \bar{H} passe de H_0 à 24, c'est-à-dire pour les valeurs supérieures à H_0 qui seules sont inductives. Dans le second cas, elle décroît de plus infini à la limite asymptotique A'' quand \bar{H} passe de H_0 à 0, c'est-à-dire pour les valeurs inférieures à H_0 qui seules sont inductives. La variation n'étant pas symétrique par rapport à H_0 (car la limite est soit $A'' + k''$, soit A''), le système des modèles (10) et (11) n'apparaît pas cohérent.

Les parties hachurées correspondent aux valeurs non inductives de l'héméroperiode \bar{H} .

La partie gauche du bas de la figure 1, correspondant aux \bar{H} inférieures à H_0 qui induisent la floraison des plantes de jours courts, n'est pas la réplique de la partie droite du premier tableau, correspondant aux \bar{H} supérieures à H_0 qui induisent le même changement d'état chez les plantes de jours longs. Ici encore le système des deux modèles (10) et (11) apparaît incohérent. Mais substituons la « nyctipériode » N à l' « héméropériode » \bar{H} dans le modèle (10) :

$$\sum(T - T_0) = A'' + \frac{k'' [1 - (N_0/24)]}{1 - (N_0/N)}. \quad (12)$$

Comme la formulation (10) pour les plantes « héméropériodiques », cette dernière formulation pour les plantes « nyctipériodiques » satisfait aux trois conditions précédentes :

a) quand la nyctipériode critique N_0 est nulle chez une plante nyctipériodique, on a bien, comme lorsque l'héméropériode critique H_0 est nulle chez une plante

Il reste, dans l'immédiat, à examiner comment varie le même temps de réponse $\sum(T - T_0)$ quand l'héméroperiode H_0 ou la nyctipériode N_0 critique varie de 0 à 24 heures. La figure 3, établie pour une plante héméroperiodique, serait identique pour une nyctipériodique, N se substituant à H .

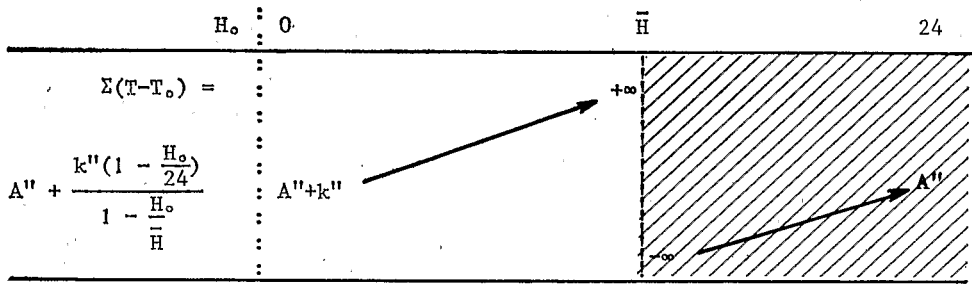


FIG. 3. — Variation de la fonction (10), concernant les plantes héméroperiodiques, quand l'héméroperiode critique varie entre 0 et 24 heures. La somme des températures, à l'initiation, décroît de plus infini à la limite $A'' + k''$ quand H_0 passe de \bar{H} à 0. Une plante dite à tort « facultative » ou « quantitative » a tout simplement une héméroperiode critique H_0 faible, plus ou moins

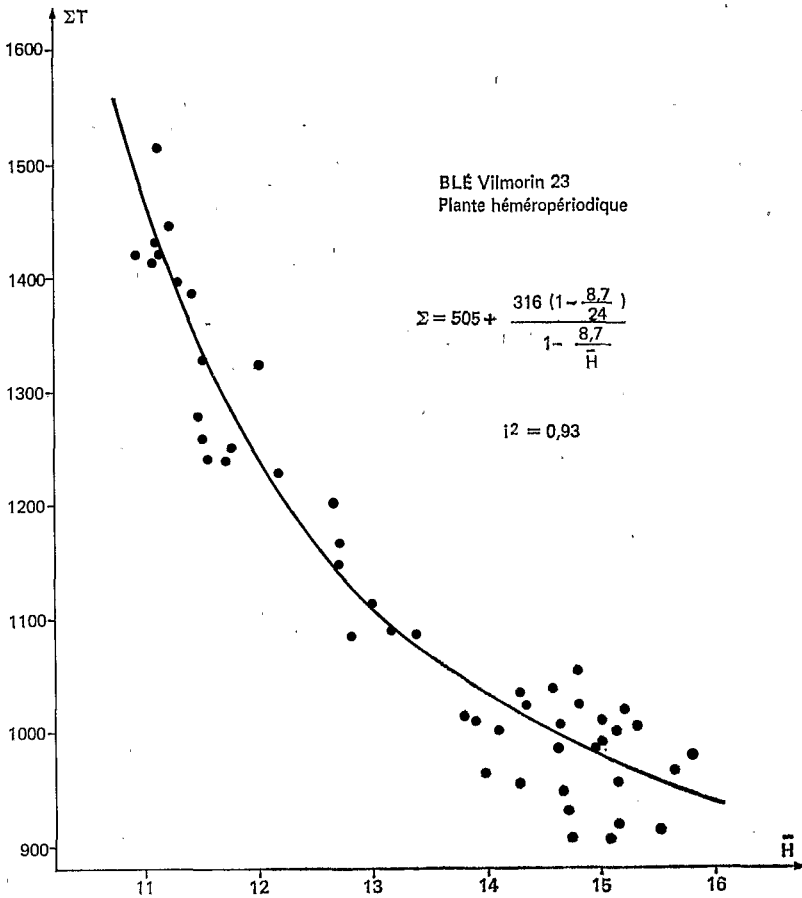


FIG. 4. — Ajustement du modèle (10-13) à des données d'expérience relatives à une plante hémériodique (données reprises de GESLIN, 1944). ΣT : somme des températures, ou temps de réaction à l'hémériodisme moyenne \bar{H} , de la levée à l'épiaison. Avec un i^2 égal à 0,93, l'accord peut être considéré comme très bon.

L'indice de corrélation curvilinéaire i est, pour une *courbe* de régression (ici une hyperbole équilatère), l'équivalent du coefficient de régression linéaire r pour une *droite* de régression. Son carré, i^2 , constitue une mesure de la proportion dans laquelle sont liées les fluctuations respectives de la variable dépendante (ici ΣT) et de la variable indépendante (\bar{H}). Ainsi, la fluctuation de la photopériode moyenne explique pour 93 % celle de la somme des températures ou temps de réponse de la plante.

on peut les récrire en fonction à la fois de H et de N :

Plante « hémériodique » :

$$\Sigma(T - T_0) = A'' + \frac{k''}{1 - [(H_0/N_0)/(\bar{H}/\bar{N})]}; \quad (13)$$

Plante « nyctipériodique » :

$$\sum(T - T_0) = A'' + \frac{k''}{1 - [(N_0/H_0)/(\bar{N}/\bar{H})]} \quad (14)$$

On peut vérifier que, comme avec (10) et (12) :

- pour $H_0 = 0$ (13) ou $N_0 = 0$ (14), c'est-à-dire dans le cas d'une plante aphotopériodique, $\sum(T - T_0) = A'' + k'' = K$, comme prévu par Reaumur;
- pour $\bar{H} = 24$ (13) ou $\bar{N} = 24$ (14), on a aussi : $\sum(T - T_0) = A'' + k'' = K$;
- pour $\bar{H} = H_0$ (13) ou $\bar{N} = N_0$ (14), $\sum(T - T_0)$ tend vers l'infini.

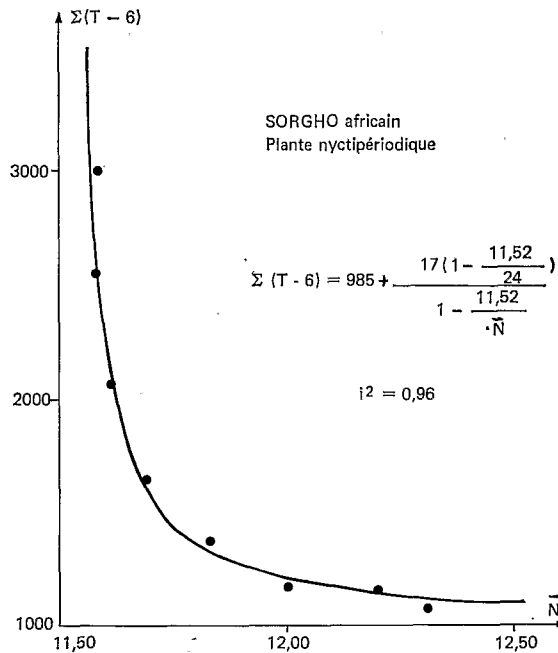


FIG. 5. — Ajustement du modèle (12-14) à des données d'expérience relatives à une plante nyctipériodique [données reprises de BEZOT, (1963). $\Sigma(T-6)$: somme des températures ou temps de réaction à la nyctipériode moyenne \bar{N} , du semis à l'épiaison. Voir la figure précédente pour la signification de l'indice $i^2 = 0,96$].

Toute plante photopériodique pouvant, finalement, être caractérisée par une hémériopériode et une nyctipériode critiques complémentaires, hémériopériodiques et nyctipériodiques ne se distinguent que par le rapport inverse de ces caractéristiques. Il apparaît alors que ce qui importe, pour l'induction, ce sont les durées relatives du jour et de la nuit par rapport aux durées relatives des photopériode et nyctipériode critiques : \bar{H}/\bar{N} doit être supérieur à H_0/N_0 en (13) et, inversement, c'est \bar{N}/\bar{H} qui doit être supérieur à N_0/H_0 en (14).

Cela suggère enfin une tentative d'explication de l'action d'une brève interruption (quelques secondes à quelques minutes selon, vraisemblablement, l'importance du « bruit » de fond) de la phase nocturne. On sait qu'elle déterminera l'induction d'une plante hémériopériodique en dyspériode et la non-induction d'une

plante nyctipériodique en eupériode. On sait aussi que la phase nocturne constitue un signal dont la plante mesure la durée (d'une façon qui n'importe pas actuellement).

On fera maintenant l'hypothèse la plus simple, comme toujours, compatible avec l'état d'avancement de nos derniers modèles : du fait de l'interruption de la phase nocturne, la plante perçoit en fait deux signaux successifs au cours du cycle des 24 heures, mais c'est le plus long qui domine. S'il en va bien ainsi, les conclusions suivantes, tirées de la figure 3, devraient se trouver vérifiées :

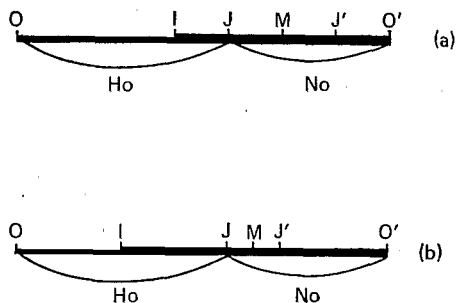


FIG. 6. — OO' : cycle des 24 heures; OI et IO' : phases diurne et nocturne appliquées; OJ et JO' : héméropériode et nyctipériode critiques complémentaires; M : milieu de JJ' et de IO' ; on a porté J' tel que $IJ' = JO'$. L'efficacité d'une interruption de la phase nocturne devrait dépendre des durées relatives de la phase nocturne et de la nyctipériode critique (des positions relatives de I et de J). Si $IJ = 0$ (I et J étant confondus), toute interruption entre I et O' se montrera active. Si $IJ > JO'$, aucune ne le sera. Si $0 < IJ < JO'$, une interruption ne sera active qu'entre J et J' , avec maximum d'efficacité au milieu M .

Soit le segment OO' figurant le cycle des 24 heures; OJ et JO' l'héméropériode et la nyctipériode critiques complémentaires (H_0 et N_0); OI (trait mince) et IO' (trait épais) les phases diurne et nocturne appliquées, IO' étant plus grand que JO' , en sorte que la plante sera induite si elle est nyctipériodique mais ne le sera pas si elle est héméropériodique. On porte le point J' tel que $IJ' = JO' = N_0$.

Si l'on coupe la phase nocturne IO' extérieurement au segment JJ' , des deux signaux que percevra la plante, l'un sera toujours de durée supérieure à $JO' = N_0$: cette interruption sera inactive. Si au contraire on coupe la même phase entre J et J' , les deux signaux seront de durée inférieure à $JO' = N_0$: l'interruption se montrera active; le maximum d'efficacité se présentera (ce qui semble bien être le cas) pour une coupure en M , milieu de JJ' et de la phase nocturne IO' , les deux signaux étant alors de durée égale.

De plus, le segment JJ' sur lequel une coupure se montrera toujours plus ou moins active devrait être d'autant plus étroit que IO' est plus grand par rapport à JO' : comparer (a) et (b). Pour IO' supérieur à $2JO'$, il ne devrait plus se trouver d'interruption active. Au contraire, si I et J sont confondus (la floraison se faisant à l'infini pour les deux types de plantes), toute coupure se montrera active. C'est là une expérience que l'on suggère si, comme le croit l'auteur, elle n'a jamais été faite compte tenu des durées relatives IO' et JO' de la phase nocturne et de la nyctipériode critique. Mais aussi l'expérience qui consisterait à interrompre la phase lumineuse par une brève période d'obscurité, compte tenu toujours des durées relatives de la phase diurne et de l'héméropériode critique (fig. 6).

CONCLUSION

Si n'est reconnue vraie qu'une théorie que ne réfute aucune expérience, on trouvera sans peine, dans la vaste collection des faits souvent controversés accumulés depuis plus de 50 ans, de nombreuses preuves à l'encontre de celle qui