

Détermination des équations climatiques du développement chez des espèces cultivées de jour court. Signification agronomique

P. Franquin

On se propose d'attirer l'attention sur un domaine de recherches quelque peu tombé en désuétude devant l'intérêt considérable des travaux consacrés au problème de l'eau pour l'alimentation des cultures. Ce domaine est celui du développement des plantes cultivées.

On ne considérera donc pas ici la croissance proprement dite ou "accroissement de masse" de la plante. On se limitera au développement défini comme l'"accroissement de nombre" des organes de cette plante, qui résulte uniquement de la multiplication cellulaire, tandis que la croissance dépend aussi du grandissement cellulaire, par voie de photosynthèse nette essentiellement, en rapport avec la balance hydrique.

Il est d'autre part précisé que, en dépit de considérations théoriques préalables, les objectifs immédiats visés dans cette étude restent d'ordre méthodologique et pratique. Ils intéressent en effet étroitement la recherche appliquée et l'expérimentation agricole.

On montrera notamment comment il est possible d'ajuster les cycles de développement des cultures aux événements climatiques remarquables de la saison de végétation.

En régions tropicales, cette saison de végétation est la saison humide, qu'il est possible de représenter simplement en traçant les courbes de pluviosité P et d'évapotranspiration potentielle (ETP) et en considérant les trois périodes délimitées par les points où les courbes se recoupent: la période "préhumide" A_1-B_1 , la période "humide" B_1-B_2 et la période "post-humide" B_2-C_1 (voir fig. 9).

INTRODUCTION

La productivité d'une plante ou le rendement d'une culture annuelle dont on exploite l'appareil reproducteur sont finalement le produit de deux facteurs: le nombre de fruits et leur poids moyen.

Lorsque, de façon générale, en un lieu donné, les limites de la saison de végétation encadrent en totalité le cycle de développement des variétés les plus tardives, le facteur prépondérant est évidemment le poids moyen. Mais le nombre de fruits prend d'autant plus d'importance que le cycle de développement est moins bien ajusté aux caractéristiques d'étendue et de position de cette saison.

Cette dernière situation est très fréquente dans les régions tropicales. Le raccourcissement de la saison humide, quand la latitude augmente, détermine l'interruption avant terme du cycle de développement des variétés tardives, imposant la culture de variétés de cycle de plus en plus court, donc de moins en moins productives parce que portant de moins en moins de fruits.

D'autre part, en un lieu donné, les limites de la saison humide sont très fluctuantes. L'étendue et la position dans le temps de cette saison peuvent donc varier assez considérablement, déterminant la durée utile du développement et donc la quantité de fruits arrivant à maturité.

Il est ainsi très important de connaître la répartition, en cours de végétation, des quantités de fruits formées, en relation avec les éléments climatiques qui règlent la vitesse des processus du développement: la température et la photopériode.

Nous examinerons cette répartition pour trois plantes cultivées en régions tropicales et appartenant au groupe des espèces de jour court: cotonnier, arachide et sorgho.

COTONNIER

La relation de structure

La structure d'un cotonnier cultivé est extrêmement simple et peut être schématisée, en projection verti-

cale, comme dans la figure 1: les branches fruitières qui se succèdent, de bas en haut, à partir d'un nœud de rang déterminé de la tige principale, sont représentées alternativement à droite et à gauche de cette dernière; puis les boutons floraux formés sur ces branches, à raison d'un seul par nœud, sont marqués de façon à superposer ceux de même rang.

On constate alors (Franquin, 1952) que l'ordre d'apparition de ces boutons sur l'ensemble des branches fruitières est celui qui se trouve désigné par le numérotage du schéma de la figure 1: les boutons situés sur une même droite oblique, affectés du même chiffre, apparaissent simultanément, tout bouton apparaissant en même temps que celui, de rang immédiatement supérieur, situé deux branches au-dessous de la sienne.

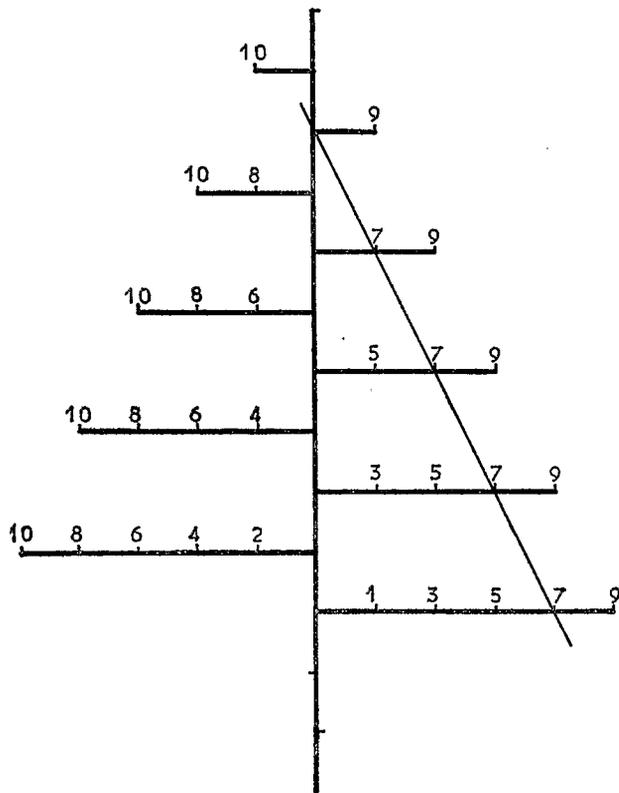


FIG. 1. La structure du cotonnier.

Les boutons floraux situés sur une même oblique et désignés par le même nombre sont formés simultanément. Il en résulte, entre les quantités cumulées U de branches fruitières (ou de nœuds "fructifères") de la tige principale et Y de boutons floraux, une "relation de structure" théorique de nature parabolique:

$$Y = \frac{U^2 + 2U}{4}$$

Soit alors U le nombre, cumulé de 2 en 2, des branches fruitières. Soit $2y$ l'accroissement du nombre de boutons floraux toutes les deux branches et Y leur total cumulé. On peut dresser le tableau suivant:

| Nombre de branches fruitières | Accroissement du nombre de boutons, de 2 en 2 branches | Total cumulé de boutons floraux |
|-------------------------------|--|---------------------------------|
| U | $2y$ | Y |
| 0 | 0 | 0 |
| 2 | 2 | 2 |
| 4 | 4 | 6 |
| 6 | 6 | 12 |
| 8 | 8 | 20 |
| 10 | 10 | 30 |
| ... | ... | ... |
| U | $2y$ | $S(2y)$ |

Or $S(2y)$ est la somme des n premiers nombres pairs, qui constituent une progression arithmétique de premier terme 2, de dernier terme $2y$ et de raison 2, ce qui permet d'écrire:

$$Y = S(2y) = \frac{(2+2y)y}{2} = y^2 + y$$

Mais on peut constater, dans le tableau ci-dessus, que l'accroissement $2y$ du nombre de boutons floraux toutes les deux branches est égal au nombre même U de ces branches, de sorte que: $y = U/2$ et:

$$Y = \frac{U^2 + 2U}{4} \tag{1}$$

En fonction du nombre U de branches fruitières, ou de nœuds "fructifères" (c'est-à-dire portant une branche fruitière) de la tige principale, le nombre Y de boutons floraux, ou de nœuds portant ces boutons, croît comme la branche positive d'une parabole d'équation 1.

L'expression fondamentale 1, qu'on peut appeler une "relation de structure" parce qu'elle relie la structure de l'appareil reproductif à celle de l'appareil végétatif, est l'équation interne ou absolue du développement du cotonnier.

C'est un "modèle" mathématique théorique du développement auquel il sera possible de rapporter le développement réel, tel qu'il est finalement déterminé par des facteurs spécifiques et variétaux et par des facteurs de milieu.

Mais cette relation permet aussi de répercuter au niveau de l'appareil reproducteur, et donc à celui de la productivité et du rendement, les impulsions que reçoivent du milieu les méristèmes terminaux de l'appareil végétatif.

Les équations thermiques

Dans le domaine des impulsions de nature climatique, on peut montrer (fig. 2, 3 et 4) que le nombre cumulé U de branches fructières — ou de nœuds "fructifères" — de la tige principale est une fonction linéaire de la somme de température X :

$$U = bX + a \quad (2)$$

dont les coefficients sont caractéristiques de l'espèce et de la variété. (On verra plus loin que, pour une variété photopériodique donnée de sorgho, ces coefficients sont fonction de la photopériode.)

Si alors on porte dans l'équation 1 cette expression de U , il vient:

$$Y = \frac{b^2 X^2 + 2b(1+a)X + a(a+2)}{4} \quad (3)$$

Les équations 2 et 3 sont les équations "thermiques" du développement. Le nombre de nœuds, boutons, fleurs, fruits ou feuilles théoriquement formés par un cotonnier sur l'ensemble des branches fructières issues de sa tige principale est une fonction du second

degré de la somme de température X , comme en témoignent les figures 2, 3 et 4. On peut voir, sur ces figures, la parabole "modèle" théorique (Y) et la parabole réelle (Y_0) ajustée aux données observées. Mais on reviendra plus loin sur le détail et la signification de ces figures.

Les équations thermiques corrigées

Soit N le nombre de nœuds total de la tige principale, comptés à partir du nœud cotylédonaire, préformé dans la graine, pris comme origine zéro.

Il y a V nœuds végétatifs à la base, plus U nœuds fructifères au-dessus: $N = V + U$, et donc:

$$U = N - V.$$

Portant dans l'équation 2 cette expression de U , il vient:

$$N - V = bX + a \quad (4)$$

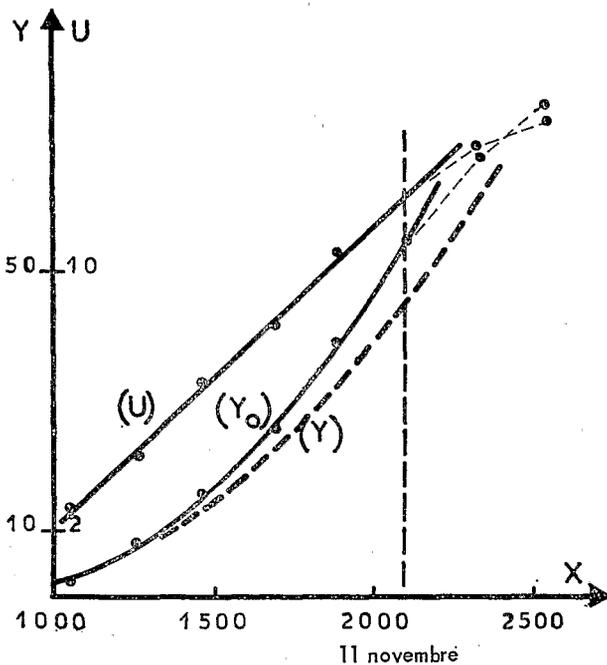


FIG. 2. Cotonnier (Bouaké, Côte-d'Ivoire). Variété NK 4307. Semis du 24 août. Sol n° 1. Conditions naturelles.

X = Somme de température
 Y et Y_0 = Nombres théoriques et observés de boutons floraux.

$$U = 0,00952 X - 7,4$$

$$Y = 0,0000226 X^2 - 0,0304 X + 10,0$$

$$Y_0 = 0,0000308 X^2 - 0,0472 X + 18,2$$

Le développement se trouve ralenti dès le 11 novembre par la saison sèche. (Données de l'auteur.)

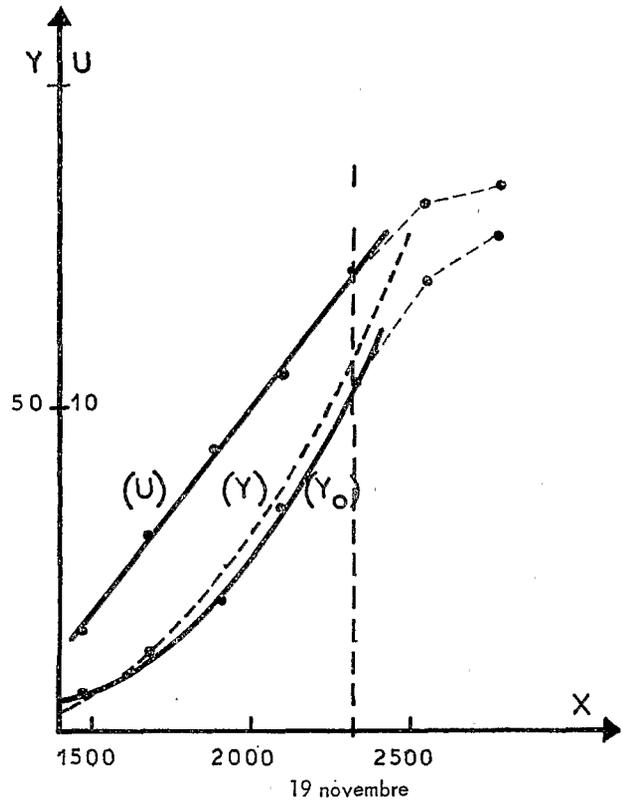


FIG. 3. Cotonnier (Bouaké, Côte-d'Ivoire). Variété TSI. Semis du 23 août. Sol n° 1. Conditions naturelles.

$$U = 0,01289 X - 15,6$$

$$Y = 0,0000415 X^2 - 0,0941 X + 53,0$$

$$Y_0 = 0,0000463 X^2 - 0,1186 X + 79,1$$

Le développement se trouve ralenti dès le 19 novembre par la saison sèche. (Données de l'auteur.)

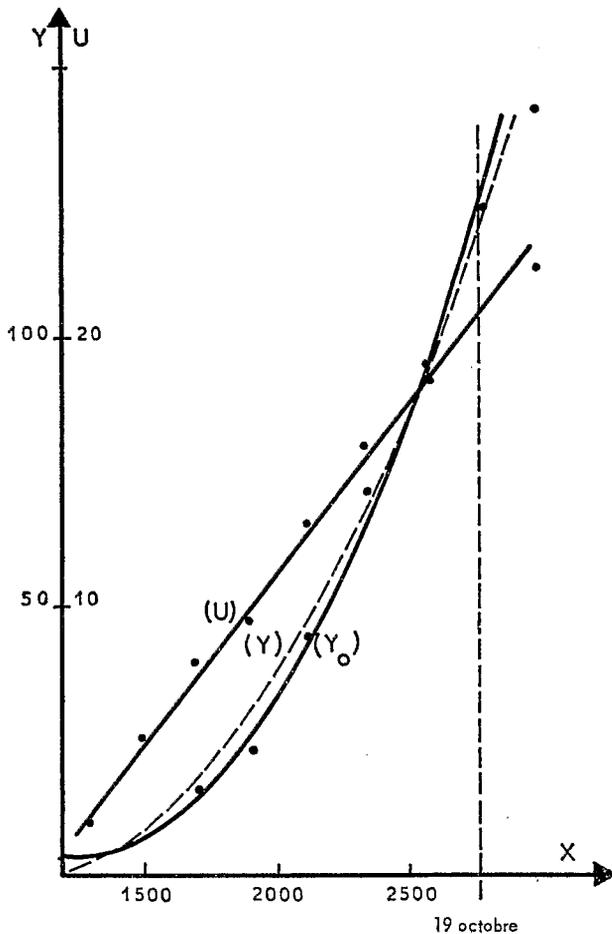


FIG. 4. Cotonnier (Bouaké, Côte-d'Ivoire). Variété TSI. Semis du 4 juillet. Sol n° 2. Conditions naturelles.

$$U = 0,01278 X - 14,2$$

$$Y = 0,0000408 X^2 - 0,0843 X + 43,3$$

$$Y_0 = 0,0000534 X^2 - 0,1330 X + 86,1$$

Le développement se trouve naturellement ralenti dès le 19 octobre par processus de régulation interne (Données de l'auteur.)

Supposons alors que les V nœuds végétatifs soient formés, proportionnellement à la somme de température X , comptée à partir de l'origine zéro prise au nœud cotylédonaire, au même rythme b que les U nœuds fructifères dans l'équation 2. L'ordonnée à l'origine étant nulle, on pourra écrire: $N = bX$.

Portant dans l'équation 4 cette expression de N , il vient: $bX - V = bX + a$, d'où: $a = -V$.

Ainsi, l'ordonnée à l'origine a de l'équation 2 représenterait, en valeur absolue, le nombre de nœuds végétatifs V .

Or l'observation ne confirme ce résultat qu'à une certaine différence près par défaut. Mais cette différence entre les nombres calculé a et observé V

résulte de ce que, pour le calcul des équations de régression, on a pris, pour origine zéro de la somme de température X , la date du semis et non l'instant réel du départ de la multiplication cellulaire qui donne naissance à l'axe épicotylé. Or la première division cellulaire est nécessairement précédée de l'imbibition des téguments et du gonflement de la graine, phénomènes qui peuvent prendre plusieurs jours.

Connaissant b par le calcul de la droite de régression (équation 2) et V par l'observation, il sera toujours possible, a posteriori, en substituant V à a dans l'équation de cette droite, de déterminer l'instant exact du départ de la multiplication cellulaire et d'y rajuster la somme de température, soit $X - X_0$.

Finalement, substituant V à a et $X - X_0$ à X dans les équations 2 et 3, on aura:

$$U = b(X - X_0) - V \quad (5)$$

$$Y = \frac{b^2(X - X_0)^2 + 2b(1 - V)(X - X_0) - V(2 - V)}{4} \quad (6)$$

Ces équations 5 et 6 sont les équations "thermiques" corrigées du développement du cotonnier. Grâce au terme correctif X_0 , elles intègrent non seulement le développement "végétatif" et le développement "reproductif", mais aussi les conditions thermiques du passage de l'état végétatif à l'état reproductif.

En effet, en faisant $U = 1$ dans l'équation 5, on obtient la somme de température X_s pour laquelle se fait la sexualisation d'une variété déterminée de cotonnier, c'est-à-dire pour laquelle un nœud de la tige principale devient "fructifère".

ARACHIDE

Ces relations linéaire et quadratique ne sont pas spécifiques du cotonnier.

Il est en effet possible de les retrouver chez l'arachide, comme en témoignent les figures 5 et 6 établies à partir de données brutes empruntées à Prévot (1950) concernant une variété érigée (Rose de Loudima) du groupe "Spanish".

On ne connaît pas, jusqu'ici, faute de l'avoir recherchée, la "relation de structure", ou équation interne, caractéristique du groupe Spanish, qui permettrait d'établir directement l'expression théorique de Y en fonction du nombre de nœuds de la tige principale d'une part et de la somme de température d'autre part, comme il a été fait pour le cotonnier, mais on a pu ajuster aux données observées une courbe du second degré (Y_0).

Il faut néanmoins remarquer que, dans le cas de l'arachide, Y ne représente pas les quantités de fleurs aériennes et souterraines, mais les nombres de nœuds formés sur les tiges issues des nœuds de la tige principale. Mais il doit exister une relation mathématique entre les quantités de fleurs et les quantités de nœuds.

On peut constater (fig. 5 et 6), enfin, que la relation entre nombre de nœuds de la tige principale et somme de température est ici encore linéaire.

SORGHO

Rien ne prépare à retrouver, chez une monocotylédone telle qu'un sorgho, à tige simple (non ramifiée) et à floraison terminale ou définie, une "relation de structure" comme il en a été mis en évidence chez le cotonnier, dicotylédone à tige ramifiée et à floraison axillaire ou indéfinie.

Or si on porte en abscisses le nombre définitif N de nœuds de la tige principale (nombre de nœuds ou de feuilles réalisé à l'épiaison) et en ordonnées le

nombre observé Y_0 de grains de la panicule, pour des semis successivement plus précoces (données brutes empruntées à Bezot, 1963), la courbe de régression est encore une parabole (fig. 7).

Une relation de structure existe donc, qui n'est pas apparente, mais qui pourrait être mise en évidence par une étude de la dichotomie de la panicule en relation avec le nombre de nœuds de la tige.

Une différence essentielle réside cependant dans le fait que, chez cette plante à floraison terminale définie, la parabole atteint un maximum, tandis qu'elle part d'un minimum chez le cotonnier et l'arachide, plantes à floraison axillaire indéfinie.

La relation de structure s'écrira donc, chez un sorgho, Y étant le nombre de grains de la panicule

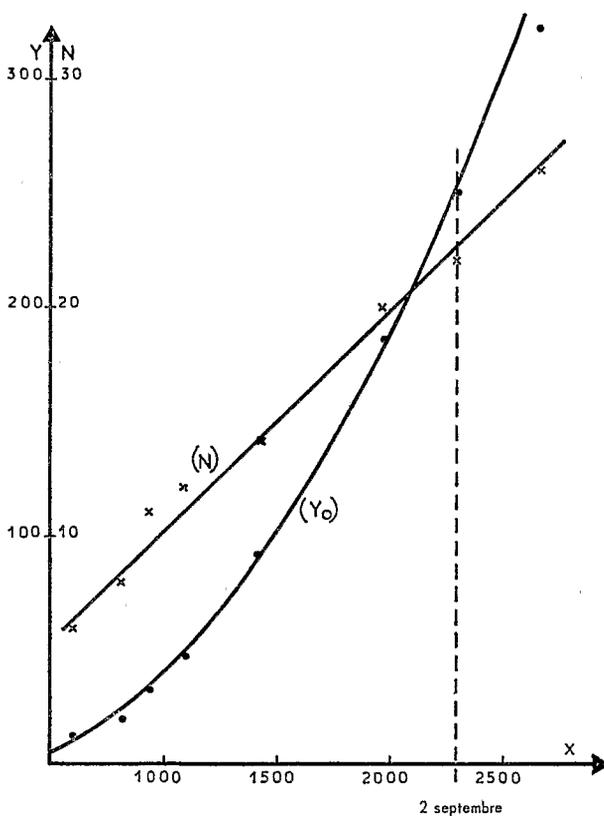


FIG. 5. Arachide (Antibes, France).
Variété Rose de Loudina. Irrigation complémentaire.

X = Somme de température
 N = Nombre cumulé de nœuds (ou de feuilles) de la tige principale ($0,0096 X + 0,64$)
 Y_0 = Nombre cumulé observé de nœuds (ou de feuilles) des ramifications issues des nœuds de la tige principale. ($0,0000547 X^2 - 0,0148 X - 0,4$)
 (Données brutes de Prévot.)

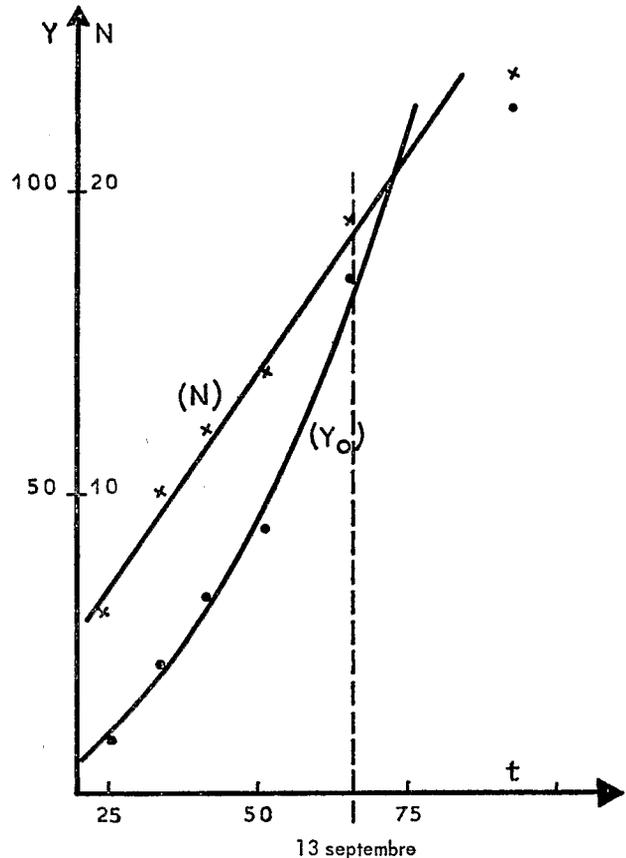


FIG. 6. Arachide. (Bambey, Sénégal.)
Variété Rose de Loudina. Conditions naturelles.

t = Temps, en nombre de jours. Le défaut de données quotidiennes de température ne permettant pas de passer rigoureusement aux sommes, la régression a été calculée en fonction du temps, la somme de température lui étant proportionnelle en saison humide.

$$N = 0,2889 t - 0,3$$

$$Y_0 = 0,02186 t^2 - 0,1850 t + 0,4$$

Le développement a été ralenti dès le 13 septembre par la raréfaction des pluies. (Données brutes de Prévot.)

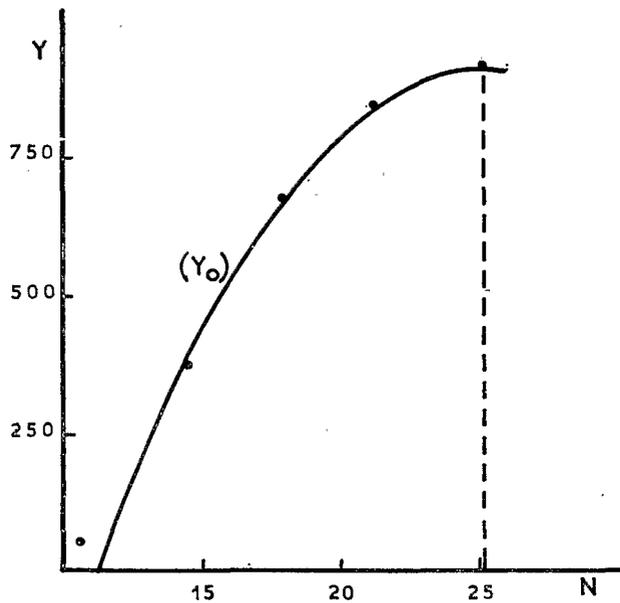


FIG. 7. Sorgho (Deli, Tchad).
Moyenne de 9 espèces et variétés, échantillon de 180 plantes.
Compléments d'irrigation.

N = Nombre définitif de nœuds (ou de feuilles) du chaume
 Y_0 = Nombre total observé de grains de la panicule
 $(4,5924 N^2 + 231,59 N - 2006)$
 (Données brutes de Bezot.)

et N le nombre de nœuds ou de feuilles de la tige principale:

$$Y = -eN^2 + fN + g \quad (7)$$

Concernant d'autre part la régression du nombre N de nœuds de la tige sur la somme de température X , on constate (fig. 8) qu'elle est encore linéaire, soit:

$$N = cX + d \quad (8)$$

Portant alors dans l'équation 7, cette expression de N , on obtient encore évidemment une fonction du deuxième degré en X :

$$Y = -ec^2X^2 + c(f - 2ed)X + d(f - ed) + g \quad (9)$$

comme en témoigne l'ajustement direct, aux données observées Y_0 , d'une branche de parabole (fig. 8).

Ces équations 8 et 9 sont encore des équations thermiques du développement. Mais ce sont des équations thermiques conditionnelles car, comme on l'a montré par ailleurs, dans le cas d'un sorgho photopériodique les coefficients c et d dépendent de la photopériode, pour une variété donnée.

Si, comme il est probable, on parvient à déterminer c et d en fonction de la photopériode, on obtiendra finalement les équations photothermiques du développement.

SIGNIFICATION AGRONOMIQUE

Ces résultats ont des significations agronomiques générales, ou particulières à chacune des espèces considérées, qui leur confèrent un intérêt pratique immédiat en recherche appliquée et en agroclimatologie systématique.

Une première application d'ordre général résulte de l'existence d'une relation mathématique simple entre la structure de l'appareil végétatif et celle de l'appareil reproductif. Cette "relation de structure" permet d'analyser la productivité et le rendement au niveau de l'appareil végétatif ou par son intermédiaire, et en fonction de ses réactions aux facteurs du milieu. C'est ainsi que la somme de température (et ultérieurement peut-être la photopériode) devient une variable directement liée à la productivité et au rendement. Or une relation de structure, qui ne sera pas forcément de nature parabolique comme dans les trois cas étudiés, existe probablement dans chaque espèce ou sous-espèce ou genre.

Une autre application générale est celle qui découle de la notion de "modèle" mathématique théorique du développement. A ce modèle, il est possible de rapporter le développement réel, tel qu'il se trouve finalement déterminé par des facteurs spécifiques ou variétaux et par des facteurs du milieu, ce qui devrait faciliter l'analyse du comportement comparé de plusieurs variétés en conditions de milieu identiques, ou d'une même variété en conditions variables.

Les figures 2 et 3, par exemple, représentent le développement de deux espèces et variétés de cotonnier testées (Blocs de Fisher) en conditions de milieu identiques (mêmes sols, écartement, date de semis, etc.) Les pentes des droites (U) diffèrent significativement, la variété TSI (*G. barbadense*) développant plus rapidement sa tige principale que la variété NK 4307. (*G. hirsutum*). Au contraire, le développement reproductif réel tend à être plus rapide que théoriquement chez la deuxième variété, la courbe observée (Y_0) se situant au-dessus de la courbe théorique (Y), alors qu'il est plus lent que théoriquement chez la première, la courbe observée restant située au-dessous de la courbe théorique.

Les figures 3 et 4 d'autre part, représentent le développement d'une même variété (TSI) en conditions de milieu variables (sol et date de semis). Ici les pentes des droites ne diffèrent pas et le développement réel, relativement au développement théorique, est le même dans les deux cas, en dépit de conditions d'éclairement, de température et d'humidité différentes (dans le cas de la figure 3, le développement a été précocement interrompu par la saison sèche, survenue après le 3 novembre).

Troisième exemple d'application, la régression du nombre de fruits sur la somme de température étant

parabolique, chez les trois espèces en question, une conséquence générale concerne l'incidence de la durée de la saison humide sur la productivité et le rendement: dans leur déterminisme, cette durée intervient de façon quadratique (du moins théoriquement), et non pas linéaire (comme on a tendance à le croire).

Et ceci devra être pris en considération tant pour le calcul des équations de régression multiple du rendement que pour le choix d'une date de semis, de même qu'en sélection, etc.

Par exemple, on a vu que dans le cas d'un cotonnier la fonction $Y = f(X)$ est une parabole à minimum, mais que dans celui d'un sorgho c'est une parabole à maximum, ce qui signifie que chez le cotonnier le développement reproductif est uniformément accéléré tandis que chez le sorgho il est uniformément ralenti. Si alors, comme pour le mouvement d'un mobile, on prend la dérivée première de la fonction, on aura la vitesse, variable, du développement et la dérivée seconde donnera son accélération constante, positive ou négative. Cette vitesse ira croissant chez le cotonnier et décroissant chez le sorgho. Il s'ensuit que, théoriquement, on devrait avoir intérêt à semer toujours plus tôt le cotonnier (mais non pas pratiquement parce qu'il n'est pas possible de récolter du coton par temps pluvieux, et parce que le modèle parabolique du développement cesse d'être vrai au moment du fléchissement — pour raisons de régulation interne — de la floraison). Au contraire, même si les conditions hydriques le permettent, il sera inutile de semer un sorgho photopériodique (pour lui faire former le maximum de nœuds) antérieurement à une date telle qu'au moment de l'épiaison la vitesse de son développement serait nulle ou déjà bien ralentie. Il vaudra mieux, pour utiliser pleinement la durée, et donc le potentiel de productivité, de la saison humide, rechercher une variété de cycle plus long.

Un modèle quadratique pour la durée de la saison humide permet aussi de confirmer, ce que montre par ailleurs l'analyse de régression du rendement, que pour une culture à floraison axillaire comme celle du cotonnier tout au moins, la durée de la saison humide a plus d'importance que sa hauteur d'eau totale (dans la mesure où ces deux variables ne sont pas liées). A hauteur de pluie égale, une différence d'une décennie dans cette durée aura une incidence considérable sur le rendement. Au contraire, à durée égale, une différence de 100 mm qui, n'allongeant pas la saison, surviendrait donc en grande partie durant une période où la pluviosité est déjà en excès sur l'évapotranspiration potentielle, n'aura qu'une incidence minime et peut-être même défavorable.

Comme exemple d'application particulière à une espèce déterminée, on considère le problème de l'ajustement du cycle de développement d'un sorgho photopériodique à la saison humide définie en étendue et en position. Cette saison est représentée, comme on l'a déjà vu,

par les courbes de pluviosité et d'évapotranspiration potentielle et leurs points remarquables (fig. 9).

Considérant alors les figures 7 et 8, on en déduit, pour des conditions de photopériode (donc de latitude) déterminées: a) le nombre minimal de nœuds (ou de feuilles) qu'une variété donnée de sorgho devra accumuler avant de commencer à produire; b) le nombre optimal de nœuds qu'elle peut accumuler si les conditions hydriques permettent le semis à la date requise; c) le nombre maximal correspondant de grains de la panicule; d) la somme optimale de température, antérieure à l'épiaison, qui lui permettra de former ces quantités de nœuds et de grains.

La date fixe E d'épiaison étant connue, on déduit de cette dernière somme, reportée antérieurement au jour E , la date de semis optimale S_0 (fig. 9).

Il reste alors à examiner si cette date S_0 est compatible avec les conditions hydriques, c'est-à-dire si elle se situe, en début de saison pluvieuse, postérieurement donc à A_1 (fig. 9), à une époque permettant de semer avec une fréquence acceptable (8 années sur 10 par exemple).

S'il n'en est rien, la variété sera de cycle trop long au lieu considéré. S'il en est ainsi, au contraire, on pourra encore examiner si la date fixe (chez un sorgho photopériodique) d'épiaison E est bien adaptée elle-même aux conditions hydriques de fin de saison. Il sera en effet possible (comme on le montrera par

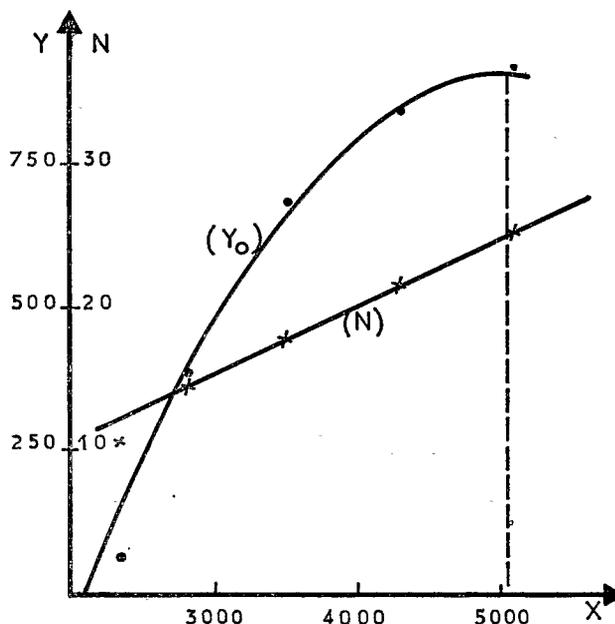


FIG. 8. Sorgho (Deli, Tchad). Moyenne de 9 espèces et variétés, échantillon de 180 plantes. Irrigation complémentaire.

X = Somme de température
 $N = 0,0046 X + 1,63$
 $Y_0 = 0,000104 X^2 + 1,051 X - 1 744$
 (Données brutes de Bezot.)

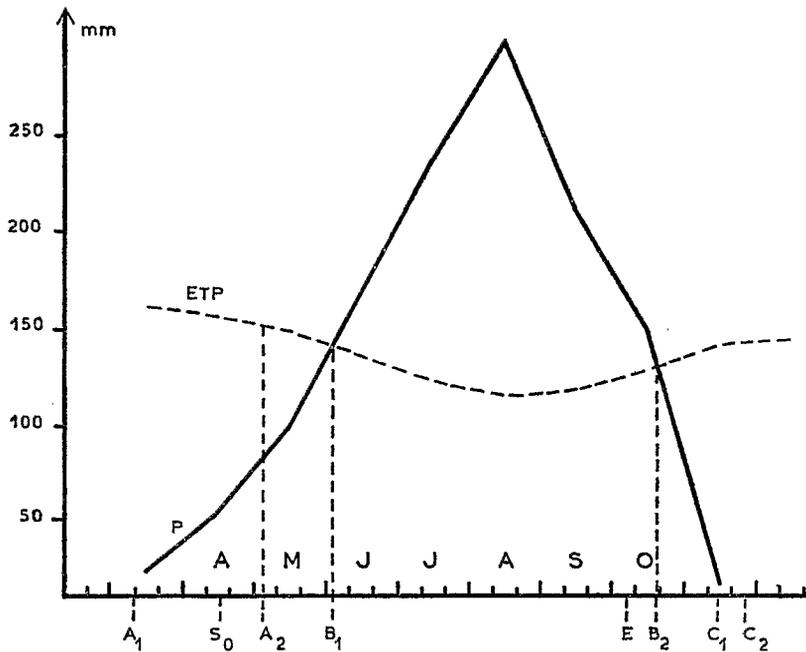


FIG. 9. Représentation de la saison "pluvieuse" A_1-C_1 et de la saison "humide" A_2-C_2

S_0 = Date de semis optimale, E = Date d'épiaison.

ailleurs), si on possède des données de rendement, de rechercher la valeur optimale de l'écart entre cette date E et, par exemple, la date B_2 variable à laquelle se termine ce qu'on a appelé la "période humide" (fig. 9).

Cette méthodologie fournit donc tous les éléments indispensables pour la définition du cycle de développement des variétés de sorgho (et vraisemblablement de péricillaires) et pour la détermination de leurs réactions aux conditions climatiques.

Enfin il est encore intéressant de remarquer que si, pour un cotonnier par exemple (qui n'est jamais photopériodique), dont le semis a été retardé par une arrivée tardive des pluies, une persistance de celles-ci en arrière-saison aura un effet de compensation en prolongeant la floraison utile, il n'en va pas du tout de même pour un sorgho photopériodique. En effet, au jour fixe E le volume de la floraison est définitivement déterminé par l'importance du développement végétatif antérieur, lui-même fonction de la précocité de la date de semis et donc des pluies. Des précipitations tardives ne pourront rien y changer et auront peut-être même un effet défavorable sur l'état sanitaire d'une panicule déjà réduite. Ceci explique bien le souci des cultivateurs africains de semer avant tout leurs cultures de céréales.

De ces résultats peut être dégagée encore la notion de "productivité relative", elle-même utilisable en agroclimatologie systématique. Pour toute culture particulière, il sera possible de se définir, à la fréquence

désirable, un début A_2 et une fin C_2 de la saison humide (distincte de la saison pluvieuse A_1-C_1 [fig. 9]). Ou encore, on pourra se contenter de se fixer, indépendamment de la plante cultivée, un début et une fin de saison humide qui ne seront fonction que des caractéristiques climatiques: par exemple, on situera, toujours à la fréquence désirable, le point A_2 au moment où la pluviosité P devient égale à la moitié de l'évapotranspiration potentielle (on a montré par ailleurs l'intérêt de se référer à cet événement), et on fixera la fin de la saison humide par exemple au point B_2 (C_2 et B_2 étant alors confondus).

Dans tous les cas, en première approximation (c'est-à-dire en admettant qu'entre A_2 et B_2 les conditions hydriques sont partout les mêmes), la somme de température cumulée entre le début A_2 de la saison humide et sa fin B_2 apparaîtra comme un indice climatique relatif de productivité.

Cette somme-indice permettra de distinguer, dans une aire donnée, des régions plus ou moins favorables au développement optimal et donc à la culture de telles espèces ou variétés. Il en résultera un découpage de l'aire en régions agroclimatiques caractérisées par un intervalle de variation de la somme-indice et par la possibilité correspondante de réussir telle culture particulière avec un taux de productivité déterminé, relativement à la productivité d'une région quelconque prise comme base de comparaison, toutes autres choses étant supposées égales.

Ces régions pourront à leur tour être subdivisées en fonction des valeurs du rapport ETR/ETP durant la saison humide telle que définie ci-dessus, ce rapport conditionnant la croissance proprement dite, ou "accroissement de masse" (produit du grandissement cellulaire), laquelle se superpose au développement, ou "accroissement de nombre" (produit de la multiplication cellulaire). Il faut en effet se représenter le développement, tel que figuré par les "modèles" (équations et courbes) proposés dans cette étude, comme une trame, un squelette, servant de support à la matière sèche. Celle-ci s'accumule d'autant plus que d'une part la trame est plus étendue et que d'autre part la photosynthèse est plus active (en rapport avec la balance hydrique à tout instant, c'est-à-dire avec ETR/ETP).

Le découpage agroclimatique d'une aire se trouvera ainsi dicté, comme il est logique et fondamental, par les possibilités qu'offrent les éléments du climat aux deux processus biologiques distincts qui concourent de façon relativement indépendante à la production végétale: multiplication (développement) et grandissement (croissance) cellulaires.

L'ETR cependant ne dépend pas que du climat, mais aussi, assez considérablement, du sol et de la culture.

A durée égale de la saison des pluies et à hauteur d'eau identique et semblablement répartie, l'ETR sera généralement plus élevée sur les sols à meilleure capacité de rétention, plus perméables, etc.

Ceci rend compte de la difficulté d'estimer l'ETR autrement qu'expérimentalement. De façon relative, toujours, au niveau du climat atmosphérique, c'est-à-dire en considération du bilan hydrique théorique, on pourra se satisfaire des valeurs du rapport P/ETP qui suppose que toute la lame d'eau est évapotranspirée. Mais, en fin de compte, un découpage agroclimatique doit nécessairement être effectué au niveau du milieu climatique intégral (avec ses deux composantes: climat atmosphérique et climat du sol), c'est-à-dire en considération du bilan hydrique réel qui intègre aussi les effets des caractéristiques physiques du sol. Or l'ETR reste une des grandes inconnues de l'agroclimatologie.

Une partie des principes qui viennent d'être exposés ont été élaborés à l'occasion du projet FAO/Unesco/WMO d'étude agroclimatique de l'Afrique sèche au sud du Sahara (auquel l'auteur a collaboré avec J. Cochemé), pour servir à l'analyse de l'adaptation des cultures aux conditions climatiques de l'aire d'investigation, ainsi qu'au découpage de cette aire en régions agroclimatiques.

Summary

Determination of the climatic equations of development in short-day cultivated species. Agronomic significance (P. Franquin)

Taking three species cultivated in tropical zones—two dicotyledons (cotton and ground-nut) and one monocotyledon (sorghum)—the case considered is that of one of the factors of productivity and yield, namely the number of the fruits, the other being the average weight of the fruits.

A parabolic "structural relationship" was formed between the theoretical number of the fruits (resultant of the reproductive system's development) and the number of nodes on the main stem (resultant of the vegetative system's development).

It was also found that the number of nodes on the main stem was a linear function of the temperature sum.

The conclusion from the above is that the increase in the number of fruits with the temperature sum is theoretically a function of the second degree. This conclusion is confirmed by the direct fitting of a curve of the second degree to the observed data. The theoretical

function constitutes a "model" of the development to which the observed function is comparable.

The two equations giving respectively the number of nodes on the main stem (linear equation) and the number of fruits (quadratic equation) as functions of the temperature sum are said to be "thermic" in the case of a non-photoperiodic variety and "conditionally thermic"—because valid only for specific photoperiodic conditions—in the case of a photoperiodic variety.

A further distinction to be made is between the plants with axial flowering (cotton/plants, ground-nuts) and the one with terminal inflorescence (sorghum). With the first, the parabola starts from a minimum, with development uniformly accelerated. With the second, it attains a maximum, with development uniformly slowed down.

The agronomic value of these findings lies in the possible applications of them—of the "structural relationship"; of the mathematical growth "model", notably for matching the varieties' growing cycles to the climatic conditions; of the methodology proposed for the study of plant material; of the notion of "relative productivity" in systematic agroclimatology.

Discussion

R. DURAND. Le "modèle" présenté par M. Franquin me paraît très séduisant. Il est cependant limité puisque le nombre de fleurs porté par un cotonnier n'est pas infini, alors que la fonction parabolique croît indéfiniment. Aussi je serais heureux si M. Franquin pouvait me dire comment se termine la courbe. Il me semble, en effet, que le nombre total de fleurs est le facteur agronomique intéressant. Prescott, vers 1930, je crois, avait ajusté la courbe de floraison du coton à une sigmoïde; je pense que ce modèle doit mieux rendre compte de la totalité de la courbe, même s'il est un peu inexact au début.

P. FRANQUIN. Si le modèle parabolique, comme le prévoit la théorie, représente le mieux le développement de la floraison jusqu'à une fraction située entre les deux tiers et les trois quarts de son volume total normal, il est très juste qu'il ne saurait être valable au-delà, sauf en cas de suppression continue, artificielle ou naturelle (*shedding*), des boutons floraux ou des fleurs lors de leur apparition. La croissance des capsules déjà formées exerce en effet sur le développement (ou multiplication cellulaire) un effet d'inhibition qui introduit un phénomène de saturation dans le haut de la branche de parabole, ce qui lui donne une allure de sigmoïde.

Mais, théoriquement, l'ajustement à une sigmoïde, courbe à double symétrie, n'est pas légitime, parce que la limitation de vitesse dans le bas de la courbe observée n'obéit pas au même déterminisme biologique que dans le haut. Au départ, cette limitation résulte en effet de la segmentation active de quelques méristèmes terminaux seulement, progressivement plus nombreux, tandis que la saturation résulte de l'activité progressivement ralentie de méristèmes très nombreux.

Pratiquement, cependant, on pourra artificiellement user d'une sigmoïde chaque fois que ce sera nécessaire. Mais, pratiquement, il faut aussi considérer que le phénomène d'inhibition dont résulte le ralentissement de l'activité méristématique, et donc la saturation de la courbe, peut aller jusqu'à provoquer le *shedding* de la plupart des fleurs correspondant à la partie saturée du haut de la courbe, ce qui en diminue plus ou moins l'utilité. D'autre part cette même partie a d'autant moins d'intérêt que la période de végétation possible (saison humide) est plus courte.

P. E. RIJTEMA. In my opinion the use of the temperature sum for describing growth may be convenient for practical purposes as long as we do not forget that the factor really describing growth is radiation. Experiments performed by Dr. Bierhuizen in the Netherlands, using vegetables, did show this temperature sum-growth relationship both in

spring and autumn, but both curves did not coincide. Both linear relationships coincide when using the radiation sum.

In particular, when one wants to transfer these relationships to different climates, one must realize that one must use the factor which really describes the process.

D. M. BROWN. In defence of Mr. Franquin's use of temperature instead of radiation, it should be pointed out, as he has done quite clearly in his introduction, that he is dealing with crop development and not growth or yield. It is agreed that yield is not closely related to temperature accumulation. However, development phenomena are related to temperature as well as photoperiod. Straight day-degree or temperature accumulations are not correct, as the development processes in shoots have an optimum temperature requirement as well as a minimum below which no growth or development occurs. If the proper relationships (models) between development and temperature and/or day length are derived, then accumulated units during the respective development periods should result in a "constant sum" for any given crop variety.

A "heat unit index" of this type is used for maize variety recommendations in Ontario (Canada). Areas have been subdivided into climatic zones based on the index in which day and night temperatures are handled separately. The minimum and optimum temperatures are 50°F (10°C) and 86°F (30°C) for the day-time relationships and a minimum of 40°F (approx.) (5°C) for the night-time temperatures. We have been able to predict the progress of the maize crops in this way to within + 2 days during the past three growing seasons.

R. W. GLOYNE. Physicists, in their proper preoccupation with energy transformations and exchanges, often give the impression that air temperature can only play a minor supporting role.

It seems to me that air temperature acts as an important direct environmental agent governing certain morphological changes in plants; possibly stem elongation; respiration; and rates of change of internal chemical processes; whilst solar radiation is clearly the prime factor in relation to all photosynthetic processes and the accumulation of dry matter.

We are all aware of cases where temperature may be the only guide to a radiation-dominated process, but there are others which are less clear cut, e.g., to what extent are concepts such as "threshold temperatures", "temperature limited growing season" wholly empirical, and to what extent do they describe direct physical and biological processes?

Bibliographie / Bibliography

BEZOT, P. 1963. L'amélioration des sorghos au Tchad. *Agronomie tropicale*, vol. 18, n° 10, p. 985-1007.

FRANQUIN, P. 1952. *Essais de comportements physiologique*

et parasitaire du cotonnier en Côte-d'Ivoire. Paris, IRCT. 66 p. Rapport non publié.

PREVOT, P. 1950. Croissance de l'arachide en France et au Sénégal. *Oléagineux*, 57^e année, n° 1, p. 24-28.

.....
Extr. de la Publ. UNESCO "Actes
du colloque de Reading" 1966.
Méthodes agroclimatologiques.