

Formulation des phénomènes apparents de photothermopériodisme en conditions naturelles. Principes de base

P. FRANQUIN

S.S.C. de l'ORSTOM

70-74, route d'Aulnay, 93140-Bondy (France)

Avec la collaboration technique de Mme B. SORIN

RÉSUMÉ

Une formalisation de la définition de plante photopériodique liée à l'utilisation des trois paramètres de la fonction homographique (hyperbole équilatère) conduit à une formulation du comportement photothermopériodique en conditions naturelles (de photopériode et températures variables) cohérente pour les deux groupes de plantes : celles de jour court et celles de jour long. Selon ce modèle, une variété est caractérisée non seulement par sa photopériode critique (l'un des paramètres de la fonction) mais aussi par deux autres constantes (les deux autres paramètres), l'une figurant la période juvénile, l'autre étant liée au plastochrone, lequel constitue une « unité de développement ». L'écart de la photopériode à la photopériode critique détermine la durée du développement, durée mesurée, en temps absolu, par le nombre d'entrenœuds ou de plastochrones, la durée du plastochrone lui-même mesurant le temps propre de la variété, lequel est relatif à la température : cette durée du plastochrone se déroulera en effet d'autant plus vite, en temps horaire, que la température sera, entre certaines limites, plus élevée, la somme des températures journalières constituant une autre mesure du temps absolu. Qu'elles soient strictes ou facultatives (préférantes), de jour court ou de jour long, toutes les plantes sont sujettes au même « effet de seuil », le seuil étant la photopériode critique, laquelle peut prendre toutes les valeurs de 0 à 24 heures (et plus peut-être). Une variété indifférente (neutre) n'est qu'un cas-limite. La vernalisation, préalable éventuel à la réaction photopériodique de jour long, pourrait être décrite de même par un effet de seuil (de température) et, comme telle, intégrée au modèle. Ce premier modèle nécessaire ne rend pas compte de tous les phénomènes apparents.

ABSTRACT

A formalization of the photoperiodic plant definition linked to the use of three parameters of the homographic function (equilateral hyperbola) leads to a formulation of the photothermoperiodic behaviour under natural conditions (variable photoperiod and temperature) coherent for the two groups of plants: short day and long day plants. According to this pattern, a variety is characterized not only by its critical photoperiod (one of the function parameters) but also by two other constants

(the two other parameters) — one representing the juvenile period and the other being linked to the plastochrone, which constitutes a « development unit ». The difference between the photoperiod and the critical photoperiod determines the duration of the development, a duration measured in absolute time by the number of internodes or of plastochrones — the duration of the plastochrone itself measuring the time proper to the variety which is linked to the temperature. In fact, this plastochrone duration will take place as fast in hourly time as the temperature, within certain limits, is higher — the sum of the daily temperatures constituting another measure of the absolute time. Whether they are strict or facultative, of a short or long day, all the plants are liable to the same « threshold effect » — the threshold being the critical photoperiod, which can range from 0-24 hours. An indifferent (neutral) variety is only a limit case. The vernalisation, which may be preliminary to the photoperiodic reaction of long day, could be described by a threshold effect (of temperature) in the same way and, as such, integrated into the pattern. This necessary first pattern does not take into consideration all the phenomena.

INTRODUCTION

Sont dits photopériodiques les phénomènes dont le déterminisme ressortit non à l'intensité de l'éclaircissement mais à sa durée ou, plus justement, à l'alternance, dans le cycle des 24 heures, de phases diurne et nocturne de durées inégales et variables.

Bien que l'effet photopériodique ait été mis en évidence pour la première fois par GARNER et ALLARD il y a une cinquantaine d'années déjà, on accorde une importance croissante à cette alternance dans la réalisation des phénomènes de la croissance et du développement. Cela peut s'expliquer par le rôle, plus général qu'on ne le croyait à l'origine, du photorécepteur qu'est le phytochrome : dans l'induction de la floraison, la dormance des bourgeons, l'allongement des entrenœuds, l'abscission des feuilles, le phénomène d'étiollement, l'expression du sexe, etc. C'est aussi que le puissant synchroniseur qu'est l'alternance des jours et des nuits retentit sur le complexe de rythmes dont la plante est le siège.

On s'en tiendra ici au rôle des durées du jour et de la nuit dans le déterminisme du déclenchement de la floraison.

Dès l'abord, cependant, il faut préciser qu'en conditions naturelles à tout instant variables, on ne peut traiter de la question des *photopériodes* indépendamment de celle des *températures*, bien que la floraison d'une variété photopériodique soit induite à partir d'une durée critique bien définie des phases diurne et nocturne, durée qui ne dépend que de la variété et non pas, notamment, de la température. Mais le nombre de cycles de 24 heures nécessaire pour initier l'état reproducteur résulte en particulier de la température nocturne (chez les variétés « de jour court » ou, plutôt, « de nuit longue » du moins). Par là-même, la question se rattache à celle, bien connue en agriculture, de la « sommation des températures » ou principe des « degrés-jours », soulevée il y a plus de deux siècles par le physicien REAUMUR (1735), selon qui l'accomplissement du cycle de végétation d'une plante donnée devait nécessiter toujours une même somme des températures cumulées de jour en jour.

En dépit cependant de la masse considérable des recherches qui leur ont été consacrées, ces deux questions liées posent encore bien des interrogations : un problème sans solution générale inspire des solutions multiples, plus empiriques que fondées, limitées chacune dans son application à un cas particulier, dont la littérature abonde concernant le présent sujet.

Aussi n'est-il pas inutile de remettre une fois de plus l'affaire en chantier : d'abord pour essayer de tendre vers la solution générale ; mais aussi parce que l'aspect méthodologique — et même simplement logique — en est très instructif. Le phénomène photopériodique est en effet des rares que, dès l'origine, des physiologistes — et des météorologistes et sans doute sous leur influence — aient tenté de formuler mathématiquement. Aussi est-il intéressant d'examiner la façon dont ils s'y sont pris, façon qui illustre bien cette réalité qu'une théorie ne rend jamais, du moins dans sa phase élémentaire de développement, que ce que l'on a mis dedans.

Sans doute la rend-elle — tout particulièrement si la théorie a été formulée mathématiquement — sous une forme élaborée mieux assimilable et plus efficace. Mais au mieux constituera-t-elle, si elle se trouve alors vérifiée convenablement par les faits, une base solide pour un nouveau bond en avant, pour l'invention d'une nouvelle hypothèse à tester et à incorporer éventuellement au modèle.

C'est à parvenir à une telle base que l'on s'efforcera ici, en montrant ce que, compte tenu de l'état des connaissances en leur temps, biologistes et physiciens ont ou n'ont pas mis dans la théorie mathématique du phénomène photopériodique tel qu'il apparaît dans les conditions naturelles. De proche en proche, on verra à formuler une théorie unitaire, c'est-à-dire ordonnant de façon cohérente, et pour commencer, tous les phénomènes « apparents » recensés, phénomènes que l'on pourrait aussi dire « externes » par opposition aux phénomènes « internes » mis en évidence par l'analyse biochimique.

Contrairement à la conception selon laquelle de plus en plus l'on tend à ne s'intéresser qu'à ces phénomènes internes, alors que les faits apparents constituent un domaine resté incertain parce que insuffisamment formalisé, on ne cherchera à intégrer les premiers dans la théorie que lorsqu'elle rendra compte avec suffisamment de rigueur des seconds. Elle devrait même constituer alors un guide pour l'étude et l'interprétation des mécanismes internes.

BREF HISTORIQUE

Il paraît inutile de revenir sur la légitimité du procédé qui consiste à additionner des températures, à quelque échelle de temps, horaire ou journalière, que ce soit, ce qui physiquement n'a pas de sens. Tout a été dit en effet et de nombreuses études le justifient (DURAND 1967, plus particulièrement). Les spécialistes du chauffage le font d'ailleurs aussi.

Mais il faut rappeler que la méthode de sommation des températures n'est qu'une approximation lorsque, comme c'est généralement le cas, la vitesse du phénomène considéré n'est pas fonction linéaire de la température (DURAND 1967). Entre des limites de température déterminées, elle peut néanmoins souvent être considérée comme telle, de sorte que les alternatives proposées : la méthode « thermophysique » de Livingston (1916), assurément mieux fondée, et la théorie du Q_{10} , toutes deux d'application d'ailleurs plus laborieuse, la première surtout, ne donnent souvent pas de meilleurs résultats (sinon vraisemblablement pour l'extrapolation en conditions bien différentes).

Cela dit, dans l'ignorance où l'on était, jusqu'au début du xx^e siècle, des phénomènes physiologiques (photopériodisme, vernalisation, ...) susceptibles d'en fausser l'application, les cas devaient nécessairement être assez peu fréquents auxquels pouvait s'ajuster avec une rigueur acceptable la proposition de Reaumur, que l'on peut formuler comme suit :

$$\sum_i^f T = K \quad (1)$$

c'est-à-dire : somme des températures (moyennes) journalières ou « degrés-jour », de l'état initial à l'état final de tout ou partie du cycle de végétation, égale constante. Deux amendements majeurs allaient cependant, plus tard, en confirmer le bien-fondé :

1) La prise en considération d'une température « seuil » ou « de base », T_0 , au-dessous de laquelle le phénomène se trouverait inhibé. Seuls sont alors sommés les degrés-jour supérieurs à T_0 , qui est une caractéristique variétale, la formulation devenant :

$$\sum_i^f (T - T_0) = K \quad (2)$$

Ce progrès ouvrait l'application de la méthode à des espèces dont le T_0 (dit encore « zéro de végétation » ou « zéro biologique ») est notablement supérieur au

zéro physique mais qui sont *non photopériodiques*, c'est-à-dire non déterminées dans leur développement par la photopériode (durée du jour, approximativement), phénomène que GARNER et ALLARD découvraient en 1920.

2) L'introduction de cette photopériode H dans la formule de sommation (GESLIN 1944 ; NUTTONSON 1948) dans le cas de plante photopériodique. On constatait en effet qu'une modification des photopériodes, du fait d'un changement de latitude ou d'époque de végétation, se traduisait par une variation du temps, donc de la somme des températures, nécessaire à l'accomplissement du cycle de végétation ou de l'une de ses phases.

Selon que l'on somme les produits journaliers $(T-T_0)H$ ou que l'on multiplie la somme des températures de la phase considérée par sa photopériode moyenne H, la formulation s'écrira :

$$\sum_i^f [(T-T_0) H] = K \quad (3)$$

ou :

$$\left[\sum_i^f (T-T_0) \right] \bar{H} = K \quad (4)$$

ces expressions ne revenant pas au même, mathématiquement. Mais on va voir qu'elles n'ont probablement pas non plus la même signification physiologique.

Depuis ce dernier pas, et malgré de très nombreux travaux (voir, en particulier, la revue de WANG, 1967), la situation n'a guère évolué. Les plantes photopériodiques qui ont vérifié ces relations sont finalement peu nombreuses, les constantes K et T_0 sont rarement extrapolables, en latitude notamment, et la détermination de T_0 reste une difficulté majeure, toutes choses qui ont conduit ROBERTSON (1970) à écrire : « *It can be concluded from this that the thesis that crops require a fixed amount of heat (accumulated degree-day) or photothermal units is not correct and that the values of these so-called summation constants are not genetical characteristics of the crop* ». Pourtant ces constantes ne peuvent être que des caractéristiques variétales, mais que l'on n'évalue que très imparfaitement pour diverses raisons : DURAND l'ayant bien montré (1967) sous le rapport des températures, on se propose de la faire ici sous celui des photopériodes.

Il faut ajouter — ce qui semble n'avoir jamais été dit — que ces formules ne sont applicables (éventuellement) qu'aux plantes de jour long, *non à celles de jour court*. Or une condition exclusive de validité de la théorie est qu'elle se généralise à l'ensemble des plantes photopériodiques, comme d'ailleurs aussi à celles qui ne le sont pas.

PRINCIPES DE BASE

Concernant la formule (2) relative aux plantes non photopériodiques, on adoptera ici, et confirmera d'ailleurs, l'interprétation selon laquelle, en sommant des

températures, on ne somme pas des « quantités de chaleur » (« *amount of heat* » de ROBERTSON 1970, par exemple) mais, en réalité, des « développements élémentaires » (GESLIN 1944-1956 ; DURAND 1967) auxquels on identifie les températures des jours successifs, ces développements élémentaires étant supposés proportionnels à ces températures qui règlent la vitesse du phénomène.

Mais étendre cette interprétation à la relation (3) dans laquelle les développements élémentaires seraient proportionnels aux produits journaliers $(T-T_0)H$ paraît plus discutable, *tout au moins dans la perspective où l'on se place ici*. Dans cette perspective, en effet, la photopériode ne joue pas, comme cette formulation le laisserait penser, un rôle symétrique de celui de la température (température et photopériode semblant se compenser). Comme on le sait, la photopériode a en effet un rôle d'induction de la floraison, au contraire de la température (hormis peut-être, indirectement, cas de vernalisation, auquel on reviendra plus loin). Ainsi la photopériode détermine, à l'état inductif, la durée en temps absolu (temps mesuré par le nombre d'entrenœuds ou de plastochrones) du développement, durée qui peut être mesurée aussi par la somme des températures équivalente (correspondant à la production de ce nombre d'entrenœuds) et qui sera couverte d'autant plus vite, en temps horaire (temps propre), que la température sera plus élevée, entre certaines limites. Autrement dit, on sommerait toujours des développements élémentaires $(T-T_0)$ dont le total nécessaire sera fonction de la photopériode (et de la variété, évidemment) ce qui peut s'écrire :

$$\Sigma (T-T_0) = f(H)$$

ou, plus précisément, selon la relation (4) :

$$\Sigma (T-T_0) = K/\bar{H} \quad (5)$$

\bar{H} étant la moyenne¹ des photopériodes inductives des jours successifs, en conditions naturelles (en conditions contrôlées de photopériode H constante, H se substitue à \bar{H} dans les formules).

On a vu, cependant, que ce modèle (4) ou (5) ne saurait être vérifié que par des plantes de jour long (éventuellement), non par celles de jour court. Or, à condition de mettre dans la théorie un minimum de biologie en même temps qu'un minimum de mathématique, il est possible de la formuler de façon cohérente à la fois pour les unes et pour les autres, qu'elles soient telles de façon stricte ou seulement facultative (selon la terminologie actuelle).

¹ L'effet de ces photopériodes inductives successives est assimilé à celui qu'aurait une photopériode égale à leur moyenne, ce qui n'est pas évident, une même moyenne pouvant caractériser deux suites identiques de photopériodes, l'une croissante, l'autre décroissante, et même une suite de photopériodes successivement croissante puis décroissante ou vice versa. C'est peut-être là une première raison de la difficulté d'extrapoler temporellement et spatialement les constantes estimées à partir de ces moyennes. Il devrait être possible d'étudier ce problème en conditions contrôlées variables.

— Ce minimum de biologie réside simplement dans la définition de ce qu'est une plante dite « de jour long » et de ce qu'est une plante dite « de jour court ». La mathématique étant l'application des règles de la logique à des objets *parfaitement définis*, il n'est pas surprenant que, faute d'avoir essayé d'énoncer et de formaliser les définitions, les intéressés n'aient jamais dépassé le modèle (4).

Une plante « de jour long » (de nuit courte, si l'on préfère) n'est pas une plante qui fleurit strictement ou préférentiellement en jours longs mais *pour des photopériodes « supérieures » à une valeur critique H_c* , caractéristique de la variété, c'est-à-dire pour $\bar{H} > H_c$, d'où l'importance présumée de la différence $H-H_c$.

Une plante « de jour court », au contraire, fleurit *pour des photopériodes « inférieures » à une valeur critique H_c* , soit pour $H < H_c$, d'où l'importance présumée de l'écart H_c-H .

— Le minimum de mathématique, c'est que la fonction homographique (hyperbole équilatère, par laquelle on figure la relation de la somme des températures à la photopériode) comporte *trois* paramètres. Elle peut s'écrire avec quatre paramètres :

$$y = \frac{ax + b}{dx + c}$$

mais il est possible de les diviser tous par l'un quelconque d'entre eux, soit en divisant par d , par exemple :

$$y = \frac{Ax + B}{x + C} \quad (6)$$

C'est sous cette forme (6), avec un coefficient égal à 1 pour le terme x au dénominateur, qu'on l'utilisera désormais. Ainsi qu'on se propose maintenant de le montrer, on ne peut, sans user de ces trois paramètres, tirer parti des deux définitions énoncées et formalisées ci-avant pour les plantes de jour long et de jour court respectivement.

Ce qui suit s'appliquera, sauf nouvel ordre, à toute phase ou succession de phases aboutissant à la floraison (définie par l'initiation, l'épiaison, l'anthèse...), à l'exclusion de tout besoin de vernalisation (pour l'instant), thermopériodisme, etc. que l'on se propose d'inclure ultérieurement. On se place enfin en conditions *naturelles* de photopériode et de température *variables*.

Au départ, on ne fera pas l'hypothèse — qui a constitué en son temps un progrès mais aussi une impasse — qu'il y a « constance du produit de la somme des températures $\Sigma (T-T_0)$ par la photopériode moyenne \bar{H} », hypothèse formulée par la relation (4). On se contentera de poser que, dans la relation de $\Sigma (T-T_0)$ à \bar{H} , il y a « peut-être quelque chose de constant », ce qui revient à ajuster aux données d'observation non plus le modèle (4) mais celui de l'hyperbole équilatère avec ses trois constantes, c'est-à-dire (6).

Considérons d'abord cette hyperbole sous les trois formes simplifiées, ne comportant que deux¹ paramètres (notés dans tous les cas u et v), qu'elle peut prendre dans le premier quadrant des axes de coordonnées (on écrira pour commodité la somme des températures sans le terme soustractif T_0) :

$$\Sigma T = \frac{1}{u \bar{H} + v} \quad (7)$$

$$\Sigma T = u + v/\bar{H} \quad (8)$$

$$\frac{1}{\Sigma T} = u + v/\bar{H} \quad (9)$$

A ces trois relations correspondent :

(7) : une hyperbole à une asymptote parallèle à l'axe des ordonnées, l'autre asymptote étant l'axe des abscisses (fig. 1a).

(8) : une hyperbole à une asymptote parallèle à l'axe des abscisses, l'autre asymptote étant l'axe des ordonnées (fig. 1b).

(9) : une hyperbole à deux asymptotes parallèles aux deux axes (fig. 1c).

Supposons que la phase considérée du développement commence avec la germination (ou la levée). Alors une des trois possibilités peut être écartée : le modèle la qui n'a pas d'asymptote parallèle à l'axe des abscisses. En effet, même en conditions de photopériode inductive dès la germination de la graine, une espèce de jour long ou de jour court traversera une phase purement végétative avant de fleurir : à cette phase « juvénile » incompressible, qui assure peut-être à la plante un minimum trophique et qui peut être évaluée *en nombre d'entrenœuds* (ou de plastochrones) *ou en somme de températures*, correspond l'asymptote horizontale puisque l'on somme ces températures dès la germination (ou la levée).

Restent donc les modèles 1b et 1c possédant la nécessaire asymptote horizontale. Ces deux modèles à deux paramètres permettent déjà — bien que grossièrement, sauf cas particuliers — de distinguer le cas des espèces de jour court et celui des espèces de jour long. A ces dernières qui fleurissent d'autant plus *tard*, passée la phase juvénile, que la photopériode est moins longue (photopériode et somme des températures croissent *en sens inverse*), s'applique évidemment le modèle 1b. Aux premières, qui fleurissent d'autant plus *tôt* que la photopériode est moins longue (photopériode et somme des températures croissent *en sens inverse*), s'ajuste le modèle 1c.

Il faut donc *au moins* deux paramètres pour distinguer plantes de jour court et plantes de jour long,

¹ L'un des trois paramètres est dans bien des cas assez petit pour être négligeable en première approche, ce qui facilite considérablement l'ajustement aux données, une hyperbole à deux paramètres pouvant aisément être calculée par l'intermédiaire d'une droite, selon la méthode des moindres carrés.

ce qui explique que les modèles jusqu'ici proposés n'aient pu s'appliquer aux plantes de jour court. « Au moins », parce qu'il ne s'agira, sauf cas particulier où le troisième est nul ou négligeable, que d'une approximation : le troisième paramètre est toujours nécessaire pour obtenir le meilleur ajustement et définir complètement la variété par ses trois constantes. Suivent maintenant des exemples relatifs aux deux types de réaction photopériodique.

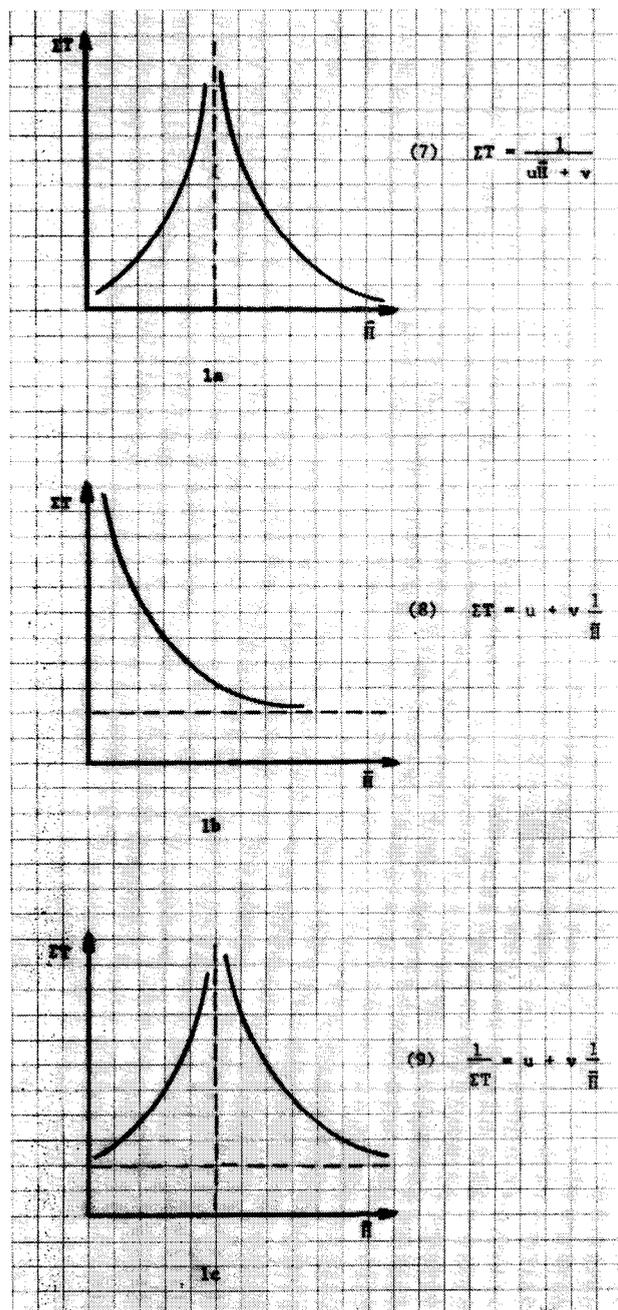


Fig. 1

PLANTES DE JOUR LONG

Les données qui permettraient de tester ces propositions sont rarement publiées intégralement par leurs auteurs lorsqu'elles sont en grand nombre, comme il est souhaitable. Cette condition est réalisée dans « 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 » de GESLIN (1944)¹. A cette étude a été emprunté le tableau I, dont les données ont été pointées sur la figure 2, concernant les photopériodes moyennes \bar{H} (notées d_{jm} dans ce tableau) et les sommes des températures ΣT (Σt_0 dans le tableau) considérées pour la période allant de la levée à l'épiaison de la variété de blé semi-alternative Vilmorin 23.

Ont été exclus des calculs d'ajustement, évidemment, les points (figurés par des croix à l'intérieur d'une ligne fermée, fig. 2) correspondant à des semis de printemps n'ayant pas reçu leur nécessaire dose de froid (vernalisation) mais qui sont doublés par d'autres semis effectués, généralement aux mêmes dates, avec des semences vernalisées artificiellement (semis figurés par des croix qui se rangent à peu près normalement le long des courbes calculées). Sans chercher pour l'instant à déterminer la température de base T_0 (que GESLIN a d'ailleurs évaluée très proche du zéro physique), ont été ajustées à ces données, par les moindres carrés :

Hyperbole à un paramètre :

$$\Sigma T = \frac{14\ 840}{\bar{H}} \quad i^2 = 0,89 \quad (10)$$

Hyperbole à deux paramètres :

$$\Sigma T = -217 + \frac{17\ 686}{\bar{H}} \quad i^2 = 0,91 \quad (11)$$

L'ajustement, déjà bon avec un seul paramètre, est un peu meilleur avec deux ($i^2 = 0,91$ contre $0,89$), quoique dans notre perspective une limite négative (-217) pour la somme des températures n'ait pas de sens. Mais il reste maintenant à ajuster aux mêmes données une hyperbole à trois paramètres de la forme :

$$\Sigma T = \frac{A\bar{H} + B}{\bar{H} + C} \quad (12)$$

que l'on peut écrire encore, en posant $B = AC + K$:

$$\Sigma T = A + \frac{K}{\bar{H} + C} \quad (13)$$

ce qui donne :

$$\Sigma T = 707 + \frac{1\ 696}{\bar{H} - 8,7} \quad i^2 = 0,94 \quad (14)$$

¹ Précisons que cet auteur, étudiant la croissance et non le développement, a utilisé, dans la première partie de sa thèse, la durée du jour non en tant que photopériode mais en tant que variable énergétique. Par la suite, il devait d'ailleurs substituer à la durée du jour les mesures directes du rayonnement, pour aboutir à la définition d'un facteur physique d'action, à partir de la température et de la radiation globale, auquel se trouve lié directement le développement élémentaire du blé.

hyperbole qui est bien la meilleure, d'ailleurs excellente ($i^2 = 0,94$), que l'on puisse ajuster aux données en question (fig. 2). On remarquera que le terme $A = 707$ est positif ici, avec trois paramètres, alors qu'il était négatif avec deux seulement, ce qui n'aurait pas de sens pour une phase juvénile.

Quant à la signification de l'asymptote verticale $C = -8,7$, c'est évidemment d'être la *photopériode critique* H_c (comme on la notera désormais) *au-dessus*

de laquelle la floraison pourra être induite. En effet, pour $\bar{H} = -C$, ΣT est infini : la plante reste à l'état végétatif comme pour les valeurs inférieures. On verra plus loin pourquoi, s'agissant de ce que l'on appellerait une plante de jour long « stricte », cette photopériode critique $H_c = 8,7$ apparaît aussi faible. On discutera enfin ultérieurement la signification de K , constatant simplement pour l'instant que *trois* constantes au moins caractérisent une variété photopériodique : A , K et H_c .

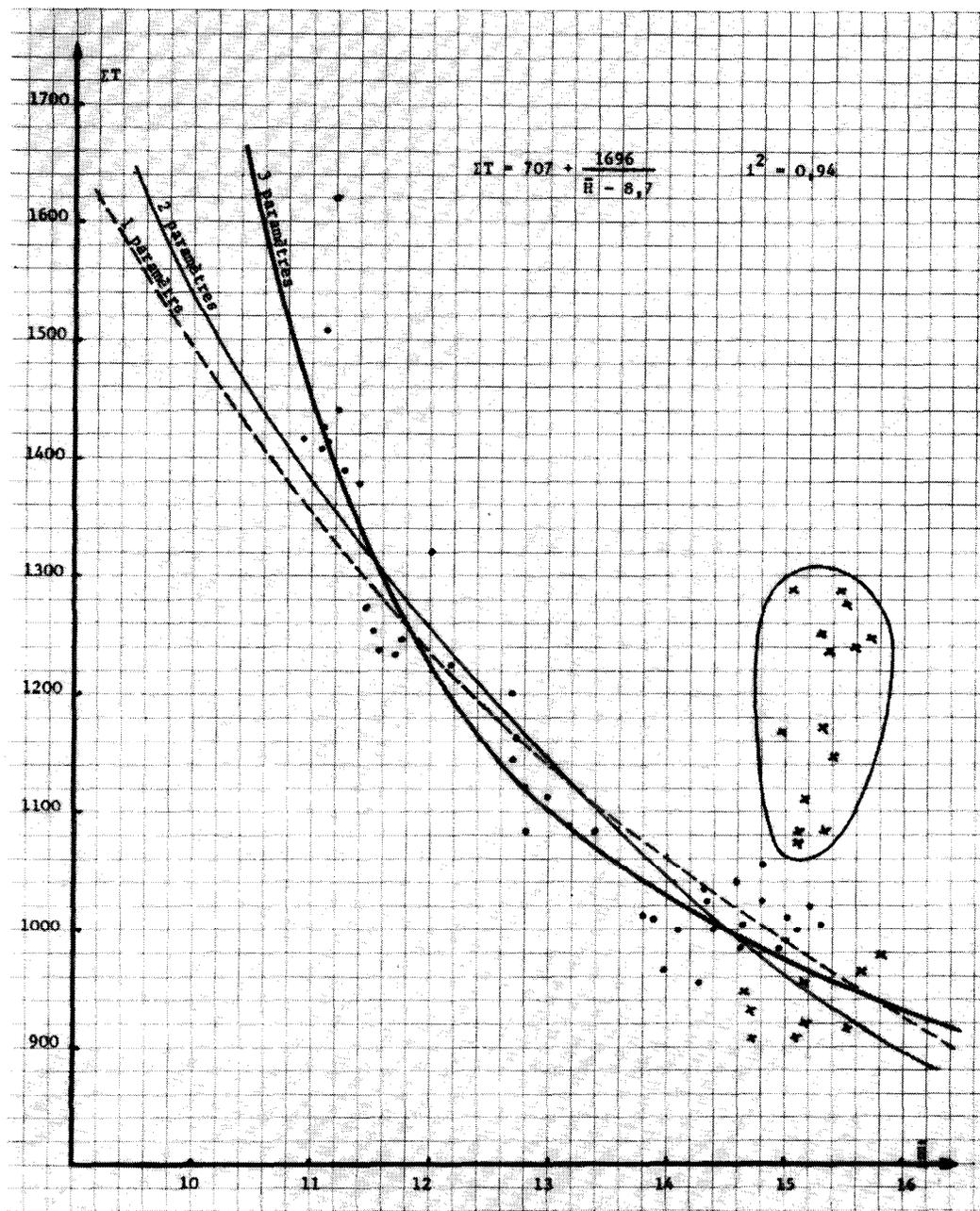


Fig. 2

Formulation des phénomènes apparents de photothermopériodisme en conditions naturelles

TABLEAU I

Date du semis 1	Date de la levée 2	Date de l'épéaison 3	Nombre de jours n 4	Σt° 5	d_{jm} 6	Indice P $\Sigma t^{\circ} d_{jm}$ 7	Indice I $\Sigma_{1,n} (t^{\circ} dj)$ 8
				°C	heures		
16-10-30	27-10-30	3- 6-31	219	1 509	11,1	167	185
16-10-31	4-11-31	9- 6-32	217	1 390	11,25	156	174
19-10-37	29-10-37	1- 6-38	215	1 440	11,0	159	172
20-10-32	31-10-32	25- 5-33	206	1 415	10,9	154	168
22-10-37	31-10-37	1- 6-38	213	1 417	11,1	157	172
22-10-38	7-11-38	4- 6-39	209	1 626	11,15	181	192
25-10-40	11-11-40	15- 6-41	216	1 378	11,4	157,5	176
26-10-34	11-11-34	1- 6-35	202	1 409	11,1	157	169
29-10-36	16-11-36	29- 5-37	194	1 427	11,1	158	177
10-11-27	6-12-37	3- 6-38	179	1 253	11,5	144	156
14-11-30	30-11-30	6- 6-31	188	1 277	11,45	146	157
15-11-37	18-12-37	4- 6-38	168	1 243	11,75	146	165
16-11-31	6-12-31	13- 6-32	189	1 234	11,7	144,5	160
16-11-32	15-12-32	30- 5-33	166	1 236	11,55	143	156
25-11-36	31-12-36	2- 6-37	153	1 321	12,0	158	171
30-11-35	4- 1-36	5- 6-36	152	1 227	12,15	149	161
10-12-40	10- 2-41	16- 6-41	126	1 083	13,4	145,5	150
11-12-37	23- 1-38	7- 6-38	135	1 144	12,7	145,5	151
15-12-37	20- 1-38	7- 6-38	138	1 167	12,7	148	153
17-12-30	24- 1-31	9- 6-31	136	1 122	12,8	144	156
17-12-31	18- 1-32	16- 6-32	149	1 085	12,8	130,5	155
17-12-38	21- 1-39	7- 6-39	137	1 195	12,65	151	159
12- 1-38	31- 1-38	8- 6-38	128	1 117	13,0	145	149
20- 1-38	28- 2-38	9- 6-38	101	1 016	13,8	140	141
25- 1-39	27- 2-39	11- 6-39	104	1 090	13,8	144	144
30- 1-34	10- 3-34	7- 6-34	89	967	14,0	137	141
12- 2-41	9- 3-41	21- 6-41	104	1 036	14,3	148	149
13- 2-39	8- 3-39	11- 6-39	96	1 012	13,9	141	147
14- 2-33	12- 3-33	8- 6-33	88	998	14,1	141	144
20- 2-36	21- 3-36	21- 6-36	92	1 039	14,6	149	154
26- 2-38	17- 3-38	17- 6-38	92	1 003	14,4	144,5	144
1- 3-33	17- 3-33	13- 6-33	88	1 023	14,35	145	150
3- 3-39	27- 3-39	15- 6-39	80	986	14,65	144,5	144
5- 3-41	26- 3-41	26- 6-41	92	1 023	14,8	151	153
6- 3-34	27- 3-34	15- 6-34	80	1 005	14,65	147	149
{Printanisé	17- 3-34	9- 6-34	84	954	14,3	136	144
12- 3-41	1- 4-41	26- 6-41	86	987	14,95	147,5	148
15- 3-38	28- 3-38	20- 6-38	90	1 053	14,8	152	157
15- 3-41	3- 4-41	26- 6-41	85	991	15,0	148,5	150
10- 3-32	3- 4-32	27- 6-32	86	1 011	15,0	152	155
16- 3-35	1- 4-35	30- 6-35	90	1 165	14,95	174,5	177
{Printanisé	25- 3-35	18- 6-35	85	943	14,65	138	142
17- 3-33	2- 4-33	5- 7-33	94	1 284	15,05	179	181
{Printanisé	30- 3-33	13- 6-33	75	928	14,7	136	139
21- 3-39	8- 4-39	30- 6-39	83	1 111	15,15	168	168
20- 3-41	6- 4-41	20- 6-41	84	1 001	15,1	151	152
21- 3-38	3- 4-38	1- 7-38	89	1 074	15,1	156	163
24- 3-34	8- 4-34	24- 6-34	77	1 081	15,1	157	164
{Printanisé	2- 4-34	12- 6-34	71	907	14,75	133,5	136
25- 3-41	10- 4-41	1- 7-41	82	1 018	15,2	155	154
28- 3-39	10- 4-39	10- 7-39	91	1 250	15,3	191	192
29- 3-35	14- 4-35	10- 7-35	87	1 233	15,35	190	190
{Printanisé	11- 4-35	24- 6-35	74	957	15,15	145	144
29- 3-41	13- 4-41	6- 7-41	84	1 085	15,3	166	166
31- 3-33	—	—	—	—	—	—	—
{Printanisé	11- 4-33	21- 6-33	71	921	15,15	139,5	142
1- 4-38	12- 4-38	3- 7-38	80	1 007	15,3	154	158
5- 4-34	15- 4-34	4- 7-34	80	1 169	15,3	179	183
{Printanisé	12- 4-34	17- 6-34	66	907	15,1	137	139
5- 4-41	17- 4-41	10- 7-41	86	1 144	15,4	177	179
7- 4-39	15- 4-39	17- 7-39	93	1 280	15,45	199	199
9- 4-41	22- 4-41	18- 7-41	87	1 240	15,55	192,5	193
11- 4-39	21- 4-39	20- 7-39	90	1 274	15,5	197	199
15- 4-33	—	—	—	—	—	—	—
{Printanisé	24- 4-33	28- 6-33	65	916	15,5	142	142
15- 4-41	28- 4-41	26- 7-41	84	1 245	15,7	195	193
20- 4-35	—	—	—	—	—	—	—
{Printanisé	29- 4-35	3- 7-35	65	965	15,65	151	151
1- 5-33	—	—	—	—	—	—	—
{Printanisé	6- 5-33	9- 7-33	64	979	15,8	154,5	155

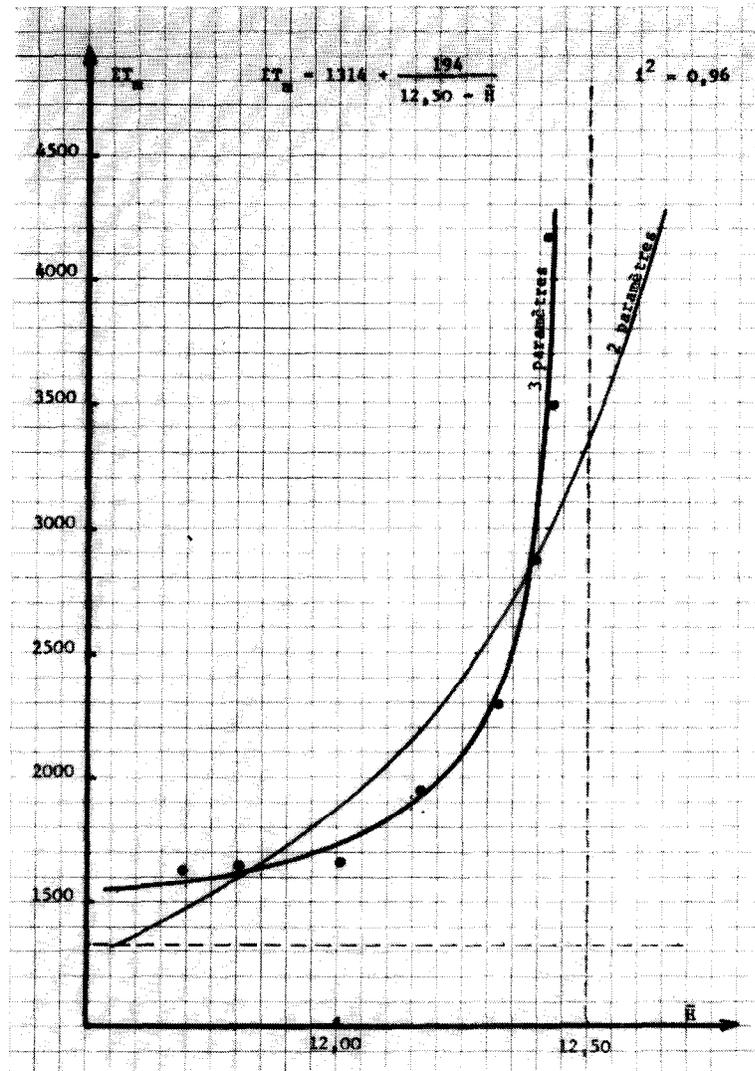


Fig. 3

PLANTES DE JOUR COURT

Les données disponibles dans la littérature, sans être rares, sont bien moins fréquentes que pour les plantes de jour long, mais surtout elles constituent des échantillons de bien plus faible effectif, utilisables néanmoins quand ils sont de bonne qualité.

C'est le cas notamment d'une série de données phénologiques tirées de « L'Amélioration des Sorghos au Tchad » de BEZOT (1963), données rassemblées dans le tableau II (où photopériodes et sommes de températures ont été calculées par le présent auteur). Pour tenir compte du fait (COCHEME et FRANQUIN, 1967) que ce sont les températures nocturnes (ou températures de la phase obscure de l'alternance éclaircissement/obscurité) qui règlent la vitesse du phé-

nomène, on a utilisé ici la somme des températures minimales ΣT_m . Ces données ont été pointées sur la figure 3.

Deux paramètres au moins, a-t-on vu, doivent caractériser une hyperbole ajustée à des données relatives à une plante de jour court, cette hyperbole étant de la forme (9). Encore celle-ci ne peut-elle convenir que dans les cas particuliers où l'asymptote verticale se trouve assez proche de la photopériode critique, ce qui n'est pas le cas présentement (fig. 3). Généralement, seule peut donner un ajustement satisfaisant l'hyperbole à trois paramètres :

$$\Sigma T = A + \frac{K}{C - \bar{H}} \quad (15)$$

qui ne diffère de celle applicable aux plantes de jour long que par les signes de \bar{H} et de C, lesquels doivent être contraires, évidemment, pour que soit respectée la condition que somme des températures et photopériode croissent dans le même sens. L'ajustement de ce modèle conduit à l'hyperbole :

$$\Sigma T_m = 1\,314 + \frac{194}{12,50 - \bar{H}} \quad i^2 = 0,96 \quad (16)$$

que l'on comparera (fig. 3) avec l'hyperbole ajustée avec deux paramètres seulement. Cette finesse d'ajustement ($i^2 = 0,96$) pourrait paraître due à ce que les données concernées, ainsi que l'indique le tableau II, sont des moyennes pour 9 variétés (peu différentes). Mais si l'on considère une seule de ces mêmes variétés, le n° 956 du même tableau, un ajustement presque aussi bon est obtenu avec l'hyperbole :

$$\Sigma T_m = 1\,371 + \frac{73}{12,45 - \bar{H}} \quad i^2 = 0,94$$

La signification de l'asymptote $C = 12\text{ h }50$ est ici d'être la photo-période critique H_c au-dessous de laquelle il y aura induction de la floraison. Il apparaîtra pourquoi, s'agissant d'une plante de jour court que l'on dirait « stricte », cette photopériode peut sembler trop forte.

Ainsi, en utilisant les trois paramètres de l'hyperbole équilatère, est-on bien parvenu à une solution générale cohérente de la formulation mathématique

des phénomènes de photothermopériodisme en conditions naturelles.

DISCUSSION

Il reste cependant à discuter cette formulation dans son principe et dans l'application qui vient d'en être faite à une plante de jour court et à une plante de jour long.

La photopériode critique

Un premier point capital est que ce « quelque chose » présumé constant dans notre hypothèse de départ est assez différent du « produit de la photopériode moyenne par la somme des températures » voulu par la théorie limitée formulée en (4). La distinction porte sur les deux termes du produit, qui s'écrit :

$$J. \text{ long} : (\Sigma T - A) (\bar{H} - H_c) = K \quad (17)$$

$$J. \text{ court} : (\Sigma T - A) (H_c - \bar{H}) = K \quad (18)$$

D'une part, le terme « somme des températures » est, en réalité, la somme des températures diminuée de sa valeur limite A , qui représente le temps minimal, modulé par la température, nécessaire à la variété pour être initiée (dans le cas où le repère de fin de phase est l'initiation de la floraison et non l'épiaison comme ici).

TABLEAU II

	Semis	Avril	Mai	Juin	Juil.	Août	Sept.	Octob.	Novem.	Décem.	Janv.	Févr.	Mars
528 hâtif	Date d'épiaison	07/06	10/07	02/08	29/08	26/09	23/10	22/11	28/12	05/02	05/04	02/05	10/05
	Nombre de jours semis-épiaison	69	71	64	60	58	54	53	(59)	67	96	92	71
	Somme des températures minimales	1 615	1 580	1 380	1 260	1 205	1 130	1 125	1 110	1 050	1 805	1 975	1 860
	Durée du jour moyenne	12,43	12,54	12,59	12,48	12,30	12,09	11,86	11,70	11,68	11,90	12,08	12,23
Moyenne de 9 variétés	Date d'épiaison	05/10	10/10	13/10	18/10	30/10	16/11	21/12	01/02				
	Nombre de jours semis-épiaison	189	163	136	110	92	78	82	94				
	Somme des températures minimales	4 140	3 505	2 875	2 305	1 925	1 645	1 635	1 630				
	Durée du jour moyenne	12,42	12,42	12,39	12,31	12,17	12,00	11,80	11,69				
956 tardif	Date d'épiaison	07/10	08/10	08/10	16/10	22/10	03/11	07/12	15/01	03/03	22/04		
	Nombre de jours semis-épiaison	191	161	131	108	84	67	(68)	77	(93)	113		
	Somme des températures minimales	4 180	3 465	2 770	2 265	1 750	1 415	1 400	1 360	1 570	2 200		
	Durée du jour moyenne	12,42	12,42	12,40	12,31	12,19	12,04	11,63	11,69	11,95	12,38		

D'autre part, le terme « photopériode » n'est pas la photopériode moyenne, comme supposé par la formulation (4), mais l'écart entre cette photopériode moyenne \bar{H} et la photopériode critique H_c : écart supérieur ($\bar{H} - H_c$) chez les plantes de jour long, écart inférieur ($H_c - \bar{H}$) chez les plantes de jour court. Ce résultat précise le minimum de biologie, rappelé au départ, qui doit nécessairement rentrer dans le modèle si on le veut applicable aux deux groupes de plantes. Dans un même groupe, la caractéristique H_c va enfin permettre de classer très simplement les espèces et variétés de même espèce quant à leur réponse à une photopériode de durée *quelconque*, sans qu'il soit nécessaire de distinguer entre strictes et non strictes (facultatifs).

Une parenthèse est cependant nécessaire pour répondre d'abord à l'objection que, dans les exemples ici traités, les photopériodes critiques se montrent trop longue (12 h 30') pour le sorgho et beaucoup trop courte (8 h 42') pour le blé; plus longue, d'ailleurs, pour le premier, de jour court « stricte », que pour le deuxième, de jour long « stricte », alors que l'on se fût attendu au contraire.

Telles qu'elles sont sommées, en effet, pour l'établissement de la moyenne, sur la totalité du cycle depuis la levée, les photopériodes journalières sont un mélange: d'une part, de photopériodes *non-inductives* et/ou *non-efficaces* (en cas d'exigence de vernalisation préalable), très inférieures, en automne et en hiver pour le blé, à la photopériode critique vraie; d'autre part, de photopériodes *inductives*, au printemps pour le blé. Il en résulte, pour le blé, des moyennes *sous-estimées* et, pour le sorgho, de jour court, des moyennes *surestimées* au contraire, d'où des photopériodes critiques calculées elles-mêmes sous et surestimées. Si d'ailleurs, dans le tableau I, on élimine les semis antérieurs au 1/03, l'ajustement aux données restantes (semis postérieurs au 28/02) conduit à une valeur de H_c égale à 12 h 06 mn (encore un peu faible) contre 8 h 42 mn pour l'ensemble. C'est là une autre raison encore qui fait que les paramètres calculés ne se montrent généralement pas extrapolables.

Cela dit, il doit être bien clair que chez les plantes dites « de jour long », la photopériode critique H_c peut prendre toute valeur supérieure à zéro. Il n'y a donc pas de raison de considérer deux sortes de plantes, les strictes et les facultatives (dites encore « préférantes »), dont on ne saurait d'ailleurs situer qu'arbitrairement la frontière: dans leur réaction à une même photopériode, elles diffèrent essentiellement par leur photopériode critique H_c (mais aussi par les paramètres A et K liés au plastochrone), laquelle peut être comprise entre zéro et peut-être l'infini (plantes des régions boréales), la floraison, dans tous les cas, ne pouvant être induite que pour des photopériodes *supérieures* à ce seuil-limite H_c . Cela suffit pour expliquer que les plantes de H_c faible fleurissent *sûrement* — sous condition d'un minimum d'activité photosynthétique, en conditions naturelles en tous cas — là où la durée du jour ne devient *jamais inférieure* à ce seuil, et *d'autant mieux que le jour va croissant*: il serait donc plus juste de dire non pas « de jour

long » mais « de jour croissant ». Selon ce principe, c'est la valeur $H_c = 0$ qui caractériserait une plante *indifférente* (neutre) appartenant à ce groupe.

Chez les plantes « de jour court », la photopériode critique H_c peut prendre toute valeur inférieure à 24 heures, *sinon même à l'infini*. Dans leur réaction à une même photopériode, ces plantes diffèrent essentiellement par leur H_c , la floraison ne pouvant survenir dans tous les cas que pour des photopériodes *inférieures* à ce seuil-limite. Les plantes de H_c élevée fleurissent sûrement — en conditions naturelles — là où la durée du jour ne devient *jamais supérieure* à ce seuil et d'autant mieux que le jour va décroissant (jusqu'à une limite compatible avec un minimum d'activité photosynthétique, en conditions contrôlées): il serait donc plus juste de dire non pas « de jour court » mais « de jour décroissant ». Les plantes *indifférentes* de ce groupe, enfin, auraient une photopériode critique H_c très élevée sinon infinie.

Il y aurait ainsi non pas une seule mais deux catégories de plantes *indifférentes* (neutres) selon que leur photopériode critique tend vers zéro ou l'infini.

Celles qui sont dites non strictes ou « préférantes », de jour long ou court, sont donc, comme les strictes, sujettes à un « effet de seuil ». Ainsi la variété de blé de printemps Litic 62, qui épie en 53, 48, 44, 43 et 42 jours respectivement sous des photopériodes de 9, 11, 13, 15 et 17 heures (appliquées en milieu de serre, LEVY et PETERSON 1972), présente une photopériode critique $H_c = 4,70$ heures d'après l'ajustement:

$$\text{Nombre de jours} = 35 + \frac{76}{\bar{H} - 4,70} \quad i^2 = 0,998$$

C'est aussi le cas de la variété de sorgho 528 (tableau II) considérée comme peu sensible aux jours courts parce qu'elle est susceptible d'épier, sous 8° 37' N au Tchad, tout au long de l'année, contrairement aux autres variétés du même tableau qui n'épient qu'en jours inférieurs à 12 heures environ. Pour cette variété 528, l'hyperbole ajustée aux données relatives aux essais ayant végété en jours décroissants (le cas des jours croissants devant être discuté ultérieurement), c'est-à-dire semés le 1^{er} des mois de juin, juillet, août, septembre, octobre, novembre, est la suivante:

$$\Sigma T_m = 1\,045 + \frac{75}{12,84 - \bar{H}} \quad i^2 = 0,99$$

La limite 12,84 heures est supérieure, quoique de peu, au plus long jour de cette latitude, soit 12 h 42 mn le 20 juin. En fait, le critère de changement d'état étant ici l'épiaison et non l'initiation de la floraison, qui lui est antérieure, cette valeur est quelque peu sous-estimée. Il en va de même pour un mil « souna » (hâtif) du Sénégal, à Bambey (14°40' de latitude N). Sur la base de six essais décalés de 10 jours, du 10/6 au 30/7 (RAMOND 1968), l'ajustement donne:

$$\Sigma T_m = 1\,000 + \frac{179}{13,05 - \bar{H}} \quad i^2 = 0,99$$

Or le jour le plus long à Bambey fait 12,97 heures. Il semble donc que ce soit de justesse, sa photopériode critique paraissant égale à 13,05 heures, que ce mil puisse épier toute l'année sous cette latitude. Mais ici encore l'épiaison et non l'initiation de la floraison a constitué le critère de changement d'état : aussi cette valeur est-elle sous-estimée. Enfin, l'on a sommé non pas les températures nocturnes mais les températures minimales T_m , ce qui introduit une autre erreur.

La température de base T_0

La notion de température « de base » ou « zéro biologique » est liée à celle des sommes des températures « limite », ou paramètre A figurant la phase juvénile dans les relations (17) et (18). Il est en particulier toujours possible de tirer de ces relations une valeur T_A qui annule A, ce qui donne :

$$J. \text{ long} : [\Sigma(T - T_A)] (\bar{H} - H_c) = K \quad (21)$$

$$J. \text{ court} : [\Sigma(T - T_A)] (H_c - \bar{H}) = K \quad (22)$$

En fait, les trois paramètres A, K et H_c sont interdépendants. A toute valeur de H_c correspondra donc une valeur particulière de T_A . Selon la formulation (4), où $H_c = 0$, la valeur de T_A pour la phase semis-épiaison de la variété de blé Vilmorin 23 serait égale à $0^\circ 72$, soit, passant de (11) à (23) et de (23) à (24) :

$$(\Sigma T + 217) \bar{H} = 17\,686 \quad i^2 = 0,91 \quad (23)$$

$$[\Sigma(T - 0,72)] \bar{H} = 13\,675 \quad i^2 = 0,86 \quad (24)$$

Dans notre perspective les relations (21) à (24) n'ont pas de sens, la limite A ne pouvant être nulle. Mais la relation (24) peut n'être pas sans intérêt en agriculture (aux réserves près faites plus avant concernant les sommations de températures et de photopériodes) et, dans cette vue, le calcul d'hyperboles à deux paramètres A et K permettra d'estimer $T_0 = T_A$, ce qui, expérimentalement, est très laborieux.

Dans le cadre de notre propos, le modèle relatif aux plantes de jour long s'écrira, compte tenu de la température de base T_0 , différente de T_A puisque A ne peut être nul :

$$\Sigma(T - T_0) = A + \frac{K}{\bar{H} - H_c} \quad (25)$$

ou encore :

$$[\Sigma(T - T_0) - A] (\bar{H} - H_c) = K$$

Si l'on applique cette relation à la variété de blé en question (Vilmorin 23) en faisant T_0 successivement égal à 0, 1, 2, 3, 4, avec $H_c = 8,7$, valeur de la photopériode critique correspondant au meilleur ajustement ($i^2 = 0,94$), on constate que A reste constant :

	i^2
$[\Sigma(T - 0) - 707] (\bar{H} - 8,7) = 1\,696$	0,937
$[\Sigma(T - 1) - 706] (\bar{H} - 8,7) = 1\,188$	0,936
$[\Sigma(T - 2) - 705] (\bar{H} - 8,7) = 679$	0,90
$[\Sigma(T - 3) - 705] (\bar{H} - 8,7) = 170$	0,75
$[\Sigma(T - 4) - 708] (\bar{H} - 8,7) = -349$	0,15

Mais dès $T_0 = 2$, le i^2 diminue très rapidement, l'ajustement rendant de plus en plus mal compte de l'observation. Ici le meilleur i^2 correspond effectivement au T_0 vrai, déterminé déjà par GESLIN, situé entre 0° et 1° .

Concernant les plantes de jour court, le modèle, s'écrira de même, à un signe près, compte tenu de T_0 :

$$\Sigma(T - T_0) = A + \frac{K}{H_c - \bar{H}} \quad (26)$$

ou encore :

$$[\Sigma(T - T_0) - A] (H_c - \bar{H}) = K$$

VERNALISATION

Ces modèles (25) et (26) ne valent que pour une plante *végétant dès la germination sous photopériode inductive et ne présentant pas*, hormis l'accomplissement d'une phase juvénile, *d'exigence préalable autre que l'induction photopériodique à l'initiation de la floraison*, comme en cas de vernalisation obligatoire chez certaines plantes de jour long.

Dans cette dernière circonstance, la connaissance de l'état physiologique de la plante à tout moment permettrait théoriquement de repérer celui où, l'exigence de vernalisation ayant été remplie, l'induction photopériodique devient possible et donc de fixer une origine de sommation des photopériodes et des températures. La difficulté majeure tient peut-être à ce que la réalisation de cet état qualitatif procède de façon quantitative, le phénomène étant fonction à la fois de la température de vernalisation et de son temps d'application, selon une relation inconnue a priori. Mais il n'est que de considérer des courbes du nombre de jours à l'initiation ou à l'épiaison d'une graminée en fonction de la température appliquée durant un temps fixe commençant avec la germination (ou du temps d'application d'une température fixe donnée) pour comprendre qu'elles peuvent être décrites par une relation du type (15), relative aux plantes de jour court, relation ou la température moyenne T durant le temps de vernalisation serait substituée à la photopériode H, le paramètre C ayant la signification d'un « seuil de température », soit T_v . Ce seuil doit nécessairement être *supérieur* à T puisque constituant la température pour laquelle et au-dessus de laquelle l'exigence de vernalisation ne sera jamais remplie, quel que soit le temps d'application. La formule, devient, avec des notations propres à la vernalisation :

$$\Sigma (T - T_0) = Av + \frac{Kv}{T_v - \bar{T}} \quad (27)$$

Mais l'exigence de vernalisation et l'exigence photopériodique sont liées, ce qui amène à tester, parmi d'autres, la formulation :

$$\Sigma (T - T_0) = A + \frac{K}{(T_v - \bar{T})(\bar{H} - H_c)} \quad (28)$$

De 0,94 dans l'ajustement (14), lorsque l'on élimine les semis de printemps non vernalisés (figurés par 14 croix à l'intérieur d'une ligne fermée, fig. 2), le i^2 tombe à 0,59, selon l'hyperbole :

$$\Sigma T = 728 + \frac{2386}{\bar{H} - 7,5} \quad i^2 = 0,59 \quad (29)$$

quand ces 14 essais, s'ajoutant aux 50 vernalisés naturellement ou artificiellement (au nombre de 9), sont inclus dans les calculs. D'après l'hypothèse (28), le i^2 devrait remonter de façon significative après introduction au dénominateur de (29) d'un terme $(T_v - T)$, ce qui pourtant ne se vérifie pas. Mais dans le cas de (14) et (29), le critère de fin de phase végétative est l'épaisseur, alors qu'en fait la vernalisation est un préalable à l'induction même de la floraison : un meilleur critère de changement d'état devrait donc être l'initiation. L'ajustement donne alors, pour les 64 valeurs (données de GESLIN 1944 non reproduites ici) :

$$\Sigma T = 542 + \frac{271}{\bar{H} - 8,8} \quad i^2 = 0,42$$

Du $i^2 = 0,42$ de cet ajustement, on passe alors à 0,52 avec le suivant :

$$\Sigma T = 182 + \frac{32\ 690}{(21 - \bar{T})(\bar{H} - 6,5)} \quad i^2 = 0,52 \quad (30)$$

qui fait intervenir, avec $(21 - \bar{T})$, un effet de seuil de température relatif à la vernalisation. Ce $i^2 = 0,52$ est obtenu pour une valeur de la photopériode critique (évidemment erronée mais qui n'importe pas) égale à 6,5 contre 8,8 précédemment. On peut donc encore le comparer avec le $i^2 = 0,37$ de l'ajustement :

$$\Sigma T = 446 + \frac{1\ 124}{\bar{H} - 6,5} \quad i^2 = 0,37$$

pour lequel la diminution est de $0,52 - 0,37 = 0,15$, vraisemblablement significative, et il ne fait guère de doute que si, pour ce test, l'on avait pu considérer comme températures vernalisantes, non pas la température moyenne de la phase « levée — initiation » mais celle (que l'on ne possédait pas) d'une période de temps constante, d'un à deux mois, comptée depuis la germination, l'ajustement de la formule (28) se trouverait vraisemblablement encore amélioré. Que, dans ces conditions, les paramètres calculés ($T_v = 21^\circ$,

par exemple, dans (30)), puissent être très erronés ne peut valoir contre la représentativité théorique du modèle : l'effet de vernalisation, comme l'effet photopériodique, peut être décrit par un « effet de seuil ». Comme tel, il devrait pouvoir être intégré, sous une forme ou une autre, au modèle général.

De façon plus générale, il est bien certain que les ajustements ici effectués ne permettent que rarement d'approcher les vraies valeurs des paramètres caractéristiques des variétés, cela pour des raisons, dont certaines ont été mentionnées, qui tiennent à l'imperfection de l'observation et non à l'interprétation. Cette déficience ne saurait cependant entâcher la représentativité des modèles. Ces premiers modèles, enfin, comme il sera montré par la suite, ne rendent pas compte encore de tous les phénomènes apparents.

REMERCIEMENTS

Bien qu'ayant accumulé déjà, à l'égard de M. Henri GESLIN, alors Chef du Département de Bioclimatologie de l'INRA., pour l'aide et le soutien qu'il ne m'a jamais ménagés, une lourde dette, il a bien voulu en outre mettre à ma disposition, pour ce travail, des données tirées de sa thèse qui sont sans doute les meilleures qui se puissent trouver encore actuellement. Je l'en remercie profondément. A cela se sont ajoutés des échanges de vues et des critiques, proposés aussi par D. DURAND, bioclimatologiste de l'INRA., dont j'ai tiré le plus grand profit, sans que pour autant l'on puisse leur imputer la moindre responsabilité dans mes concepts.

Le traitement, par des moyens rapides et sûrs, des quelque cent vingt hyperboles impliquées dans le test de diverses hypothèses n'a été rendu possible que grâce au programme original d'ajustement établi par D. LEY selon les principes exposés par lui-même dans l'article qui fait suite : Ajustement d'une hyperbole équilatère. Il convient de féliciter ce très jeune agronome, alors stagiaire de la Section de Biométrie de l'ORSTOM, pour sa capacité à penser et à opérer en termes de mathématique et d'informatique.

BIBLIOGRAPHIE

- BEZOT (P.) — 1963 — L'amélioration des Sorghos au Tchad. — *L'Agronomie tropicale*, 18(10) : 985-1007.
- COCHEME (J.), FRANQUIN (P.) — 1967 — Une étude agroclimatique de l'Afrique sèche au sud du Sahara. — Projet conjoint UNESCO/FAO/OMM, FAO, Rome, VIII — 236 p.
- DURAND (D.) — 1967 — Action de la température et du rayonnement sur la croissance. *Ann. physiol. vég.* INRA, 9 (1) : 5 — 27.
- 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, Fac. Sci. Paris.

- LEVY (J.), PETERSON (ML) — 1972 — Responses of spring wheats to vernalisation and photoperiod — *Crop Science*, 12, juillet-août : 487-90.
- LIVINGSTON (B.E.) — 1916 — Physiological temperature indices for the study of plant growth in relation to climatic factors. — *Phys. Res.*, 1 : 399-420.
- 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.
- RAMOND (C.) — 1968 — Pour une meilleure connaissance de la croissance et du développement des mils pennisetum. — *L'Agronomie tropicale*, 23 (8) : 844-863.
- ROBERTSON (C.) — 1968 — Development of simplified agroclimatic procedures for assessing temperature effects on crop development. Actes du Colloque d'Upsala. UNESCO.
- WANG (J.Y.) — 1967 — Agricultural Meteorology. — Omega Enterprises, 858, San Antonio Road, Palto Alto, California 94303, USA.