Ecophysiologie du sorgho

Compte-rendu de l'expérience de semis mensuels De Juillet 2000 à Août 2002

B. Clerget, M. Sidibe

Projet de recherche ICRISAT/CIRAD

CIRAD

ICRISAT

2002

Ecophysiologie du sorgho

Compte-rendu de l'expérience de semis mensuels
Conduite de Juillet 2000 à Août 2002

B. Clerget, M. Sidibe
Bamako, Mali, Novembre 2002

Introduction

Ce projet d'étude de l'écophysiologie du sorgho, conjoint CIRAD et ICRISAT, a débuté en juin 2000. Il a pour objectifs **(1)** de quantifier et de modéliser les interactions du photopériodisme sur la croissance du sorgho en Afrique de l'Ouest en mettant particulièrement l'accent sur les sorghos locaux de race guinea, pour lesquels il n'a pas été publié de modèle opérationnel. **(2)** de proposer à l'aide de simulation un compromis architectural optimal pour une variété de sorgho améliorée et photosensible en fonction de la variabilité du climat par zone d'adaptation.
Ce projet s'inscrit dans une démarche large visant une meilleure utilisation de la biodiversité des sorghos locaux dans les processus régionaux d'intensification des cultures de céréale, en zone de production cotonnière en particulier. Il intéresse plusieurs équipes de sélection, d'agronomie, d'agro-météorologie et de technologie à l'IER (Mali), à l'ICRISAT, au CERAAS (Sénégal) et au CIRAD.

Les sorghos guinea d'Afrique de l'Ouest sont beaucoup plus photopériodiques que les autres sorghos cultivés dans le monde. Dans le but de mieux connaître et quantifier cette réponse à la photopériode une expérience de semis mensuels a été conduite à Samanko, Mali pendant 26 mois de Juillet 2000 à Août 2002. Suggéré par Michael Dingkhun du CIRAD-AMIS, cet essai a été organisé, suivi et analysé par B. Clerget, en charge du projet. L'enregistrement des données pendant les 30 mois qu'a duré l'expérience a reposé pour l'essentiel sur Mamourou Sidibé, technicien du programme.

Ce document peu expurgé (mais non-exhaustif) vise à regrouper et à analyser l'ensemble des informations qui ont été recueillies au cours de l'expérience, pour en conserver la mémoire. Un document déjà diffusé concernant quelques expériences complémentaires qui ont été menées en parallèle à cet essai, et qui apportent un éclairage important pour l'analyse des résultats a été ajouté en annexe.

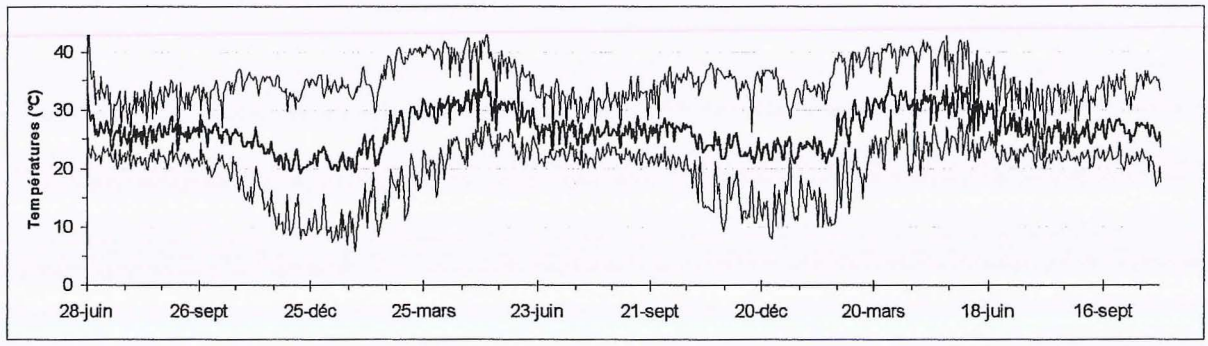

Fig. 1 : Moyenne quotidienne des températures enregistrées à la station de Samanko, encadrée par les températures maximales et minimales quotidiennes, du 28 Juin 2000 au 31 Octobre 2002.

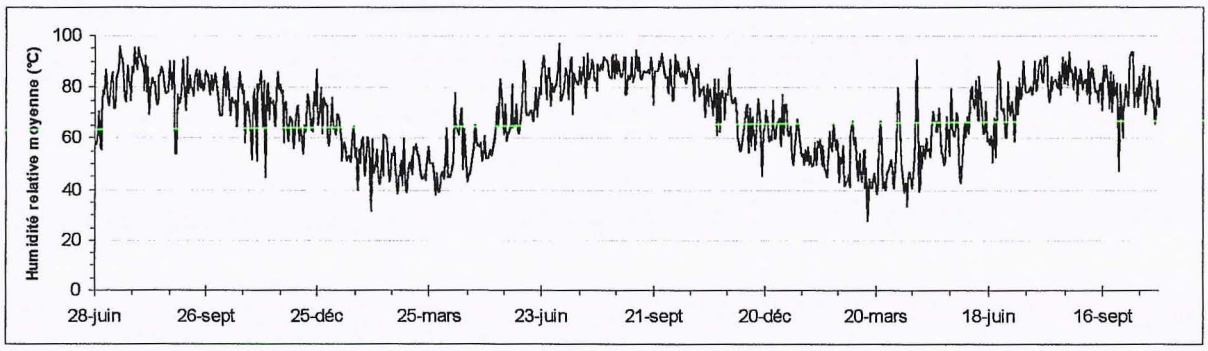

Fig. 2 : Moyenne quotidienne de l'humidité relative mesurée à la station de Samanko du 28 Juin 2000 au 31 Octobre 2002.

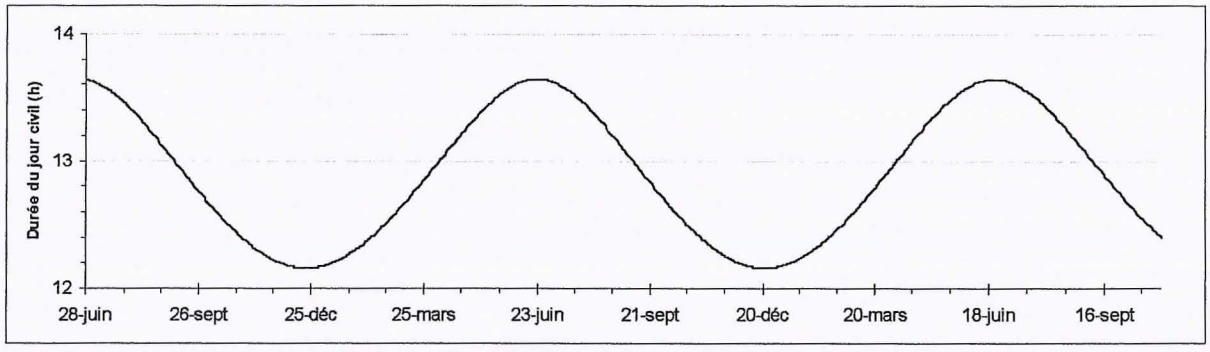

Fig. 3 : Durée du jour civil à la station de Samanko (12°34 N) du 28 Juin 2000 au 31 Octobre 2002.

Matériel et méthodes

L'expérience a été conduite sur la station de recherche de l'ICRISAT à Samanko, Mali (12°34'N, 8°04'W, 330 m d'altitude). Le climat est typique des savanes soudaniennes, avec trois saisons distinctes : une saison chaude et humide de Juin à Octobre durant laquelle interviennent les cultures, puis une saison sèche et fraîche de Novembre à Février suivie d'une saison sèche et très chaude de Mars à Mai (Fig. 1 et 2). La durée du jour astronomique varie de 11h15mn à 12h45mn et celle du jour civil de 12h10mn à 13h38mn. Pour des raisons hydrologiques il était inévitable que les essais de saisons sèche et humide soient plantés dans des champs différents, afin d'éviter l'ennoiement en saison humide et de permettre l'irrigation en saison sèche. Le sol du site irrigué (saison sèche), situé sur le bourrelet de berge du fleuve Niger, était un sol ferrugineux lessivé hydromorphe à pseudogley de profondeur. Le sol du site pluvial (saison humide) était un sol ferrigineux tropical lessivé à faciès rouge. Les possibles différences de fertilité entre les sols ont été minimisées par l'application d'engrais (200, 100 et 200 kg/ha de Diamonium Phosphate, KCl et urée respectivement). L'humidité du sol n'a jamais été limitante pendant la saison sèche en raison d'irrigations bi-hebdomadaires, conservant le sol proche de la capacité au champ. Les sites étaient distants entre eux de 1000 m et chacun à moins de 800 m de la station climatique.

Les trois variétés utilisées étaient CSM 335, écotype malien, très haut, de race guinea, très photopériodique ; Sariaso 10, lignée améliorée du Burkina, mi-naine, moins photopériodique de race caudatum ; IRAT 174, autre lignée du Burkina, naine, très photopériodique, issue d'un croisement entre races Kafir et Durra. Les semis mensuels ont été initiés le 5 Juillet 2000, suivi par des semis aussi proches que possible du 10 de chaque mois, jusqu'au 9 Août 2002. De la levée à l'initiation paniculaire (IP), 3 plantes par parcelle était prélevées et disséquées chaque semaine afin de compter le nombre de feuilles déjà initiées par l'apex. La hauteur de la tige était mesurée dans le même temps, puis à des intervalles plus larges après IP. Dix plantes par parcelle et par variété étaient marquées et le nombre de feuilles apparues, ligulées et sénescentes étaient compté chaque semaine pour chaque tige. Les dates d'IP, de l'apparition de la feuille drapeau et de la floraison étaient enregistrées.

Les températures de l'air à 2m et du sol à 10cm étaient mesurées chaque minute, moyennées chaque heure et stockées par une centrale de mesure (Campbell 21X). Les températures quotidiennes maximale, minimale et moyenne ont été reportées (Fig. 1). L'humidité relative de l'air était mesurée à l'aide d'un psychromètre chaque jour à 8 et 18 heures. La moyenne quotidienne de ces deux mesures a été reportée (Fig. 2).

Le temps thermique a été calculé sur une base en utilisant 11, 34 et 54 °C comme températures de base, optimale et maximale. La première a été calculée par Lafarge (1998) et les deux autres par Alagarswamy (1991) pour les variétés de sorgho tropical. La linéarité est supposée entre les températures cardinales et le temps thermique prend la valeur zéro pour les températures inférieures à la température de base ou supérieures au maximum. La température quotidienne est la moyenne des 24 données horaires transformées avec le modèle décrit.

Les durées de jour astronomique ou civil (± 6° au dessous de l'horizon) ont été calculées à l'aide des équations proposées par Keisling (1982) (Fig. 3).

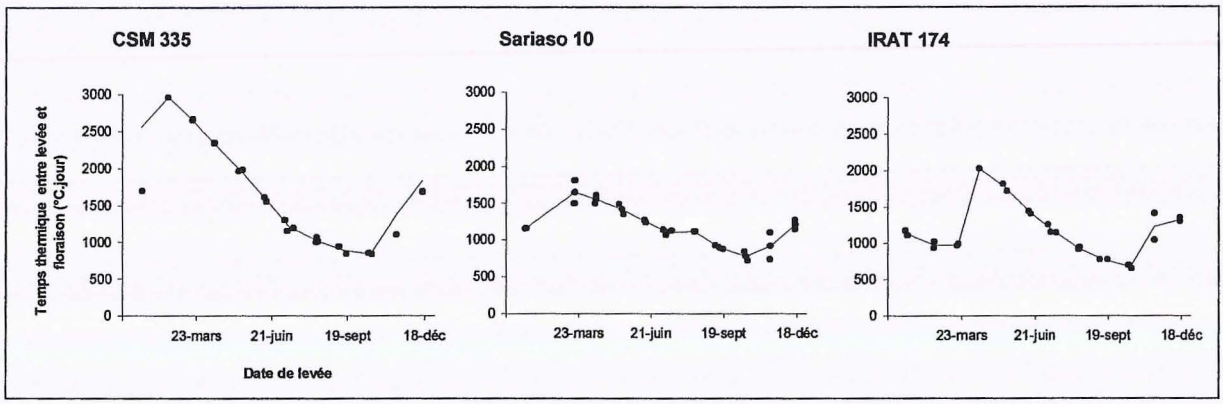

Fig. 4 : Temps thermique écoulé entre la levée et la floraison en fonction de la date de semis pour les 3 variétés. La courbe est tracée entre les valeurs moyennes sur deux ans pour chaque date de levée.

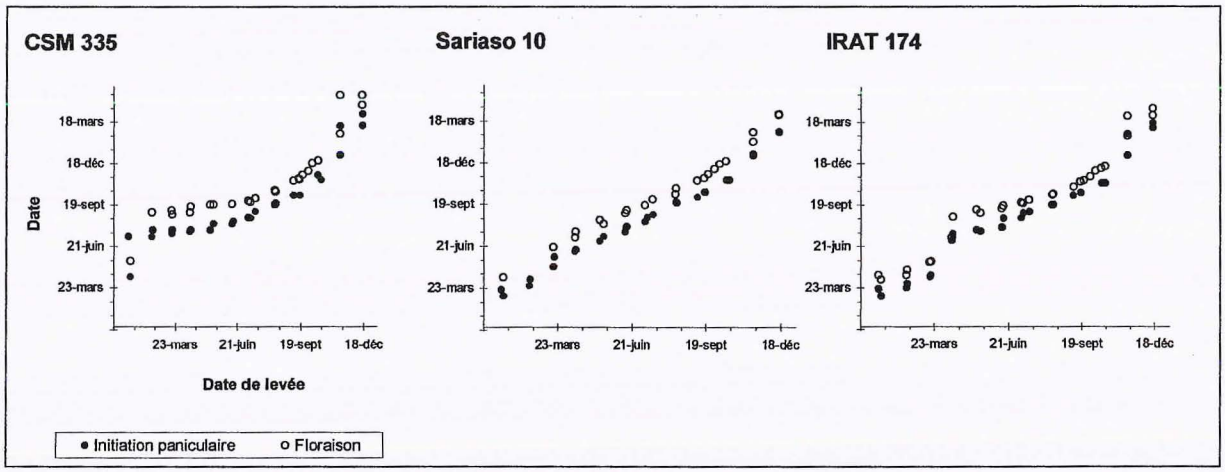

Fig. 5 : Dates d'initiation paniculaire et de floraison en fonction de la date de levée.

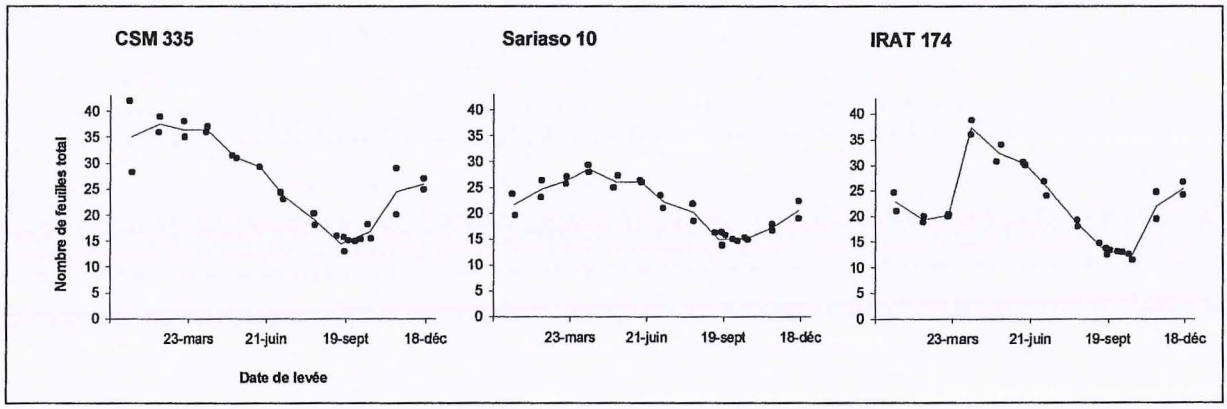

Fig. 6 : Nombre total de feuilles émises par la tige principale en fonction de la date de semis pour les 3 variétés. La courbe est tracée entre les valeurs moyennes sur deux ans pour chaque date de levée.

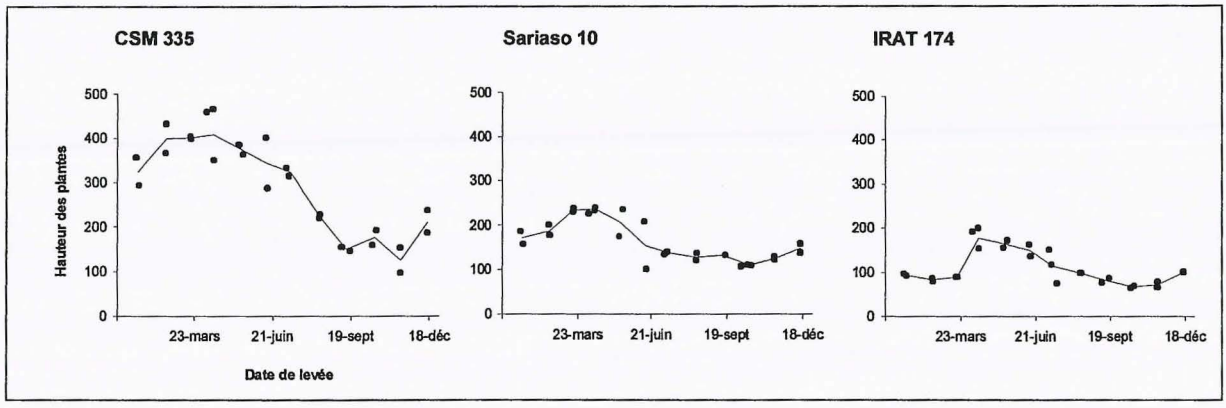

Fig. 7 : Hauteur finale atteinte par la tige principale en fonction de la date de semis pour les 3 variétés. La courbe est tracée entre les valeurs moyennes sur deux ans pour chaque date de levée.

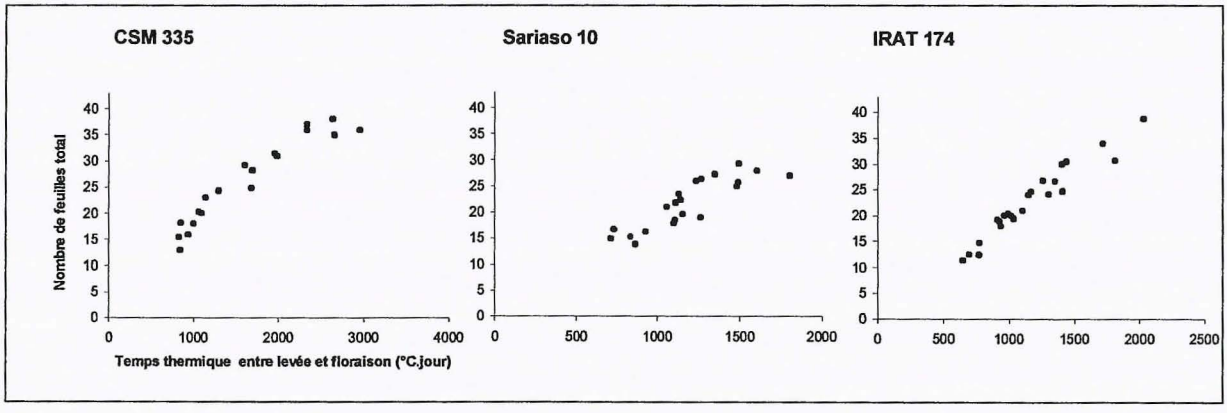

Fig. 8 : Relations entre la durée du cycle levée-floraison et le nombre total de feuilles émises par la tige principale pour les 26 dates d'observation.

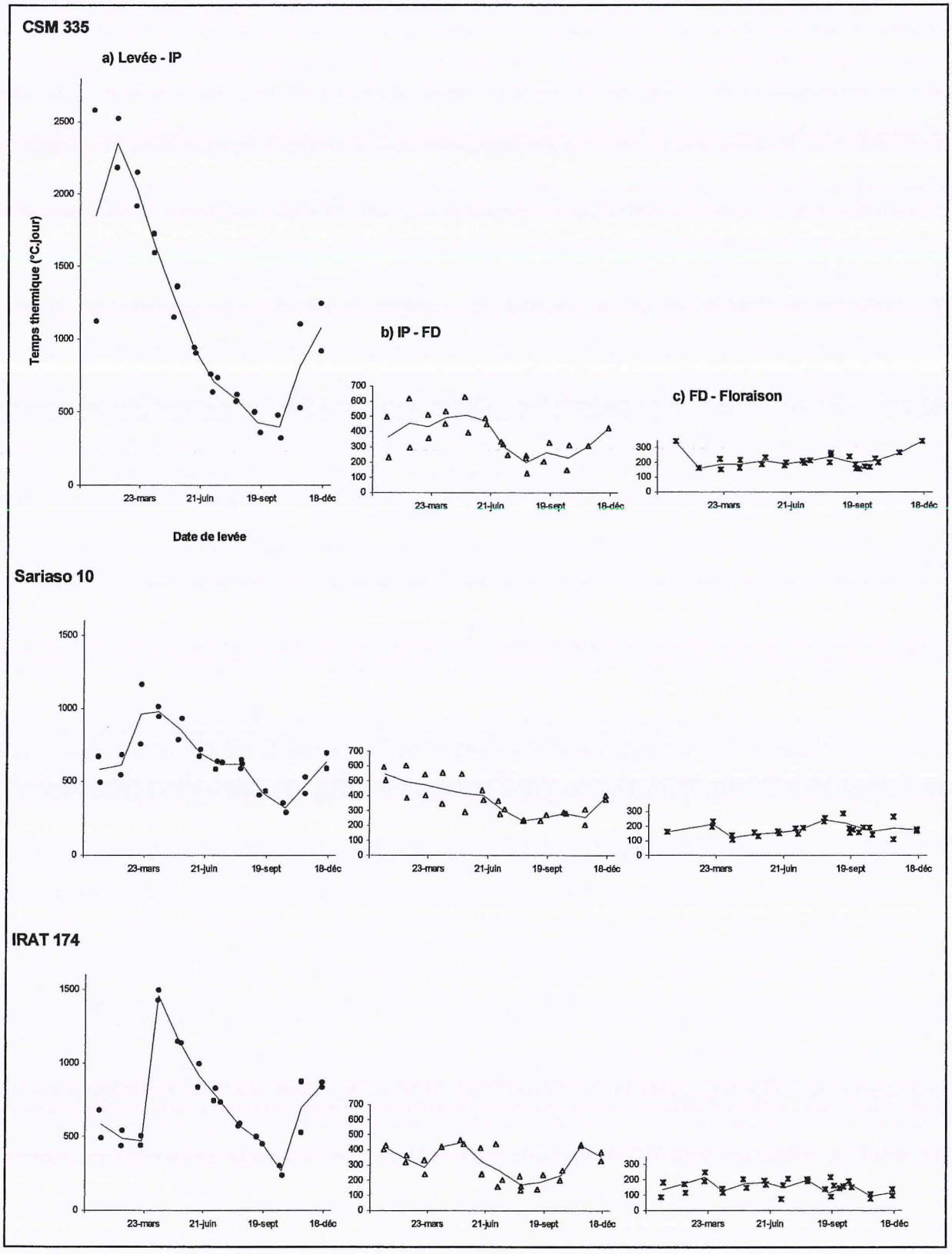

Fig. 9 : Décomposition de la phase levée-floraison en trois phases **a)** levée-initiation paniculaire, **b)** initiation paniculaire-apparition de la feuille drapeau et **c)** feuille drapeau-floraison en fonction de la date de levée.

Résultats

1. La variation de la durée du cycle de développement

La variation de la durée du cycle levée-floraison

Les trois variétés ont répondu différemment aux modifications de l'environnement liées à la date de semis. CSM 335 a montré, ainsi qu'il était attendu, la réponse de plus grande amplitude, avec un cycle levée-floraison qui a varié de 830 à 2960 °C.jour, suivie par IRAT 174, variant de 650 à 2030 °C.jour, et enfin Sariaso 10, évoluant entre 710 et 1800 °C.jour (Fig. 4). Pour les trois variétés la durée minimale du cycle est intervenue pour le semis d'Octobre, tandis que la durée maximale était observée entre Février et Avril, en fonction des variétés. IRAT 174 a montré un comportement particulier, avec 2 durées minimales pour les semis de Mars et d'Octobre et 2 durées maximales pour les semis de Avril et Décembre. Cette modification de la durée de la phase végétative a concentré dans le temps du mois de Septembre la floraison de tous les plants de CSM 335 semés entre Février et Juilllet ainsi que les plants de IRAT 174 semés entre Avril et Juillet (Fig. 5).
La variation de la durée du cycle a eu des conséquences majeures sur l'architecture des plantes. En particulier sur le nombre de feuilles total de la tige principale (Fig. 6) et par conséquent sur la hauteur finale des plantes (Fig. 7). Cependant les relations entre ces caractères ne sont pas linéaires ainsi que le montre les graphiques établissant les relations entre la durée du cycle levée-floraison et le nombre de feuilles total (Fig. 8).

Les variations de durée des phases levée-IP, IP-FD et FD-floraison

En fonction de la date de semis

L'enregistrement des dates d'initiation paniculaire (IP) et d'apparition de la feuille-drapeau (FD) a permis de décomposer la durée du cycle végétatif levée-floraison en 3 phases successives, de la levée à IP (ou phase végétative *sensu stricto*) de IP à FD et enfin de FD à la floraison. Chez le sorgho, aucun suivi de la date de IP en fonction de semis effectués tout au long de l'année n'avait encore été publié. Ces travaux apportent donc des informations et une perception de la chronologie des évènements inédites.
La première phase, de la levée à IP a toujours été la plus longue, couvrant une proportion variable en fonction de la date de semis du cycle levée-floraison, entre 50 et 80 % chez CSM 335, de 40 à 60 % chez Sariaso 10 et de 40 à 70 % chez IRAT 174 (Fig. 9). Les importantes variations de durée de cette phase en fonction de la date de semis sont apparues visuellement très corrélées avec celles de la variation du cycle végétatif total, qu'elles expliquent donc en grande partie.
La deuxième phase, de IP à FD, a été moins longue et a occupé entre 15 et 30 % de la durée totale chez CSM 335, entre 20 et 45 % chez Sariaso 10 et entre 20 et 35 % chez IRAT 174.
La durée de cette phase a varié au cours de l'année entre un maximum voisin de 500 °C.jour (ou 35 jours) pour les semis du début de l'année et un minimum voisin de 200 °C.jour (ou 15 jours) pour les semis de Septembre, chez CSM 335 et Sariason 10. Les maximum et minimum ont été de l'ordre de 30 et 10 jours pour IRAT 174. La durée de cette phase correspond au temps de sortie des feuilles qui sont en cours de croissance à l'intérieur des gaines au moment de IP. Leur nombre, compris entre 5 et 8, varie et leur vitesse d'apparition (ou son inverse le phyllochrone) sont fonction de la durée de la phase levée-IP (Voir plus loin le paragraphe sur le phyllochrone et Fig. 15). Plus la première phase était longue, plus il

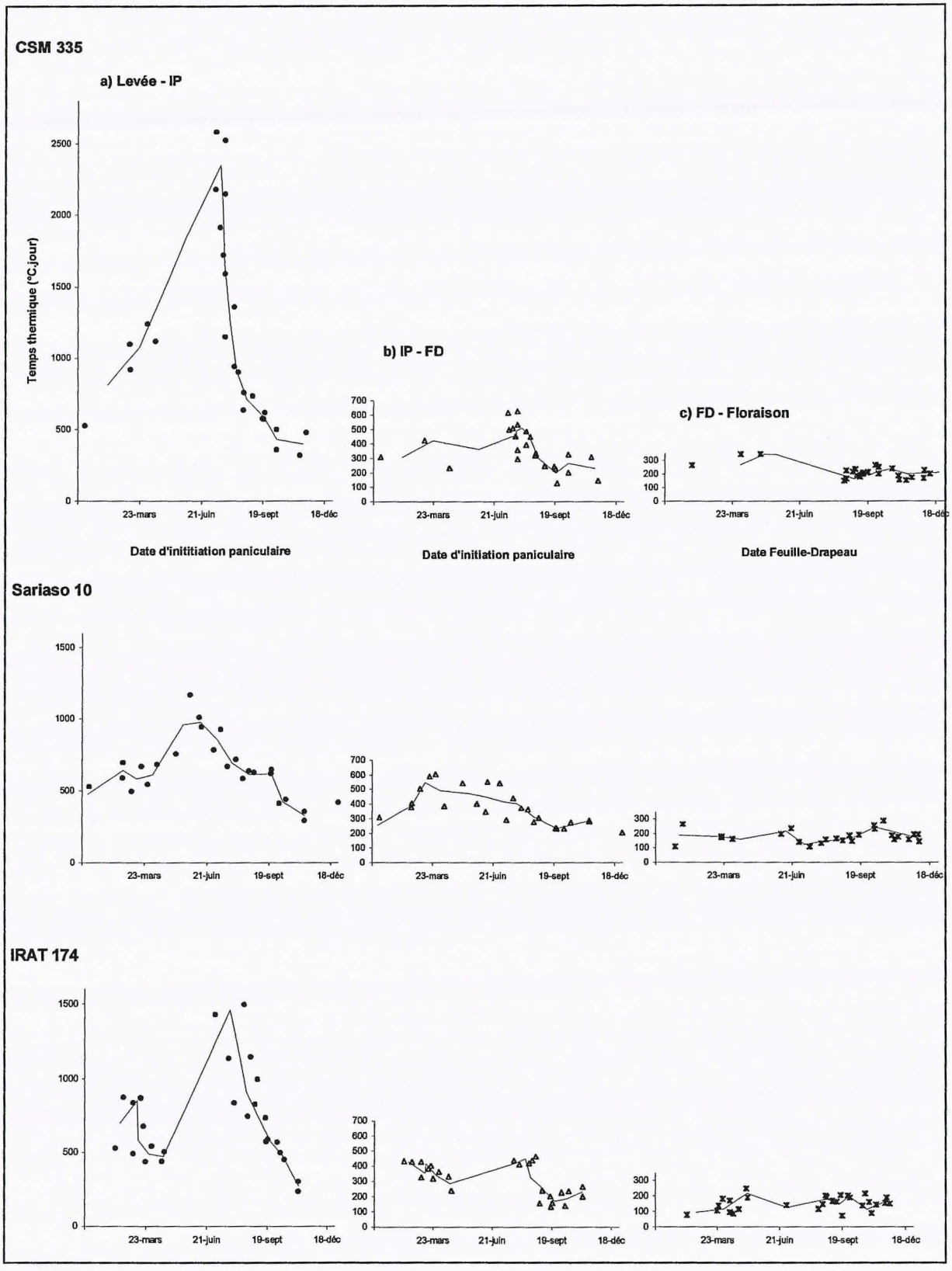

Fig. 10 : Décomposition de la phase levée-floraison en trois phases **a)** levée-initiation paniculaire, **b)** initiation paniculaire-apparition de la feuille drapeau et **c)** feuille drapeau-floraison en fonction de la date de l'initiation paniculaire pour **a)** et **b)** et de la date d'apparition de la feuille drapeau pour **c)**.

restait de feuilles à apparaître et plus le phyllochrone était long, ce qui explique la corrélation partielle entre les durées des deux premières phases.
La troisième phase de FD à la floraison a été la plus courte et n'a pas montré de variation liée à la date de semis. Elle a duré en moyenne 211, 179 et 154 °C.jour pour CSM 335, Sariaso 10 et IRAT 174, respectivement.

En fonction de la date de l'initiation paniculaire

Il est connu que les variations de durée de cycle observées chez les sorghos tropicaux ont pour origines principales les modifications de la photopériode et des températures au cours de l'année, qui sont perçues par les plantes. Il est donc probable que la durée des phases 2 et 3 du cycle végétatif soit plus en relation avec les conditions de l'environnement au moment de leur occurrence plutôt qu'avec celles qui régnaient au moment de la levée. Il en va peut-être de même pour le déclenchement de IP et donc pour la détermination de la durée de la phase 1. C'est pourquoi la durée des phases 1 et 2 a été mise en relation avec la date de IP et la durée de la phase 3 avec celle de la date de FD (Fig. 10). Ces graphes ont mis en évidence l'absence totale d'IP entre Avril et Juin chez CSM 335 et IRAT 174 et un déficit chez Sariaso 10 au même moment. Lorsque les initiations florales ont repris régulièrement, en Juin pour Sariaso 10, en Juillet pour les 2 autres variétés, elles se sont déclenchées en cascade pour les semis de Février à Mai, en commençant par les anciens, pour toutes les plantes dont la mise à fleur restait différée.
La durée de la phase suivante, IP-FD, a été maximale pour les plantes semées le plus tôt et elle a décru rapidement pour les plantes arrivant un peu plus tard à l'initiation, en relation avec la durée de la phase levée-IP. Chez CSM 335, cette phase dont la durée a varié de 35 à 15 jours a participé au regroupement des dates de floraison à l'intérieur du mois de Septembre pour tous les semis de Février à Juillet, alors que les IP étaient intervenues entre le 15 Juillet et le 31 Août.
La courbe de répartition au cours de l'année des 26 dates d'IP observées pour chacune des variétés a mis en évidence une répartition déficitaire par rapport à une répartition linéaire pour CSM 335 jusqu'à la fin Juillet puis excédentaire pendant les mois suivants à la suite du grand nombre d'IP (50% du total) déclenchées pendant les mois de Juillet et Août (Fig. 11). Par ailleurs 4 IP (19 %) sont intervenues de façon groupée entre le 10 Mars et le 16 Avril. Pour Sariaso 10, la répartition des IP a été relativement linéaire avec toutefois un léger déficit d'occurrence d'Avril à Mai puis un léger excédent créé en Juillet et Août. Pour IRAT 174, la courbe présente une double succession d'épisodes déficit-excédent ; un premier déficit de Janvier à Mars a été corrigé en excès par une épisode de mises à fleur nombreuses (31 % du total) du 5 Mars au 20 Avril, puis aucune IP n'est intervenue jusqu'à la fin Juin. Les IP ont alors repris progressivement pour devenir excédentaires dans la 2ème moitié de Septembre (42 % de Juillet au 20 Septembre).

2. Les variations des rythmes du développement

La cinétique bi-linéaire de l'apparition des feuilles

Les rythmes d'apparition et d'initiation des feuilles ont été suivis pour chacune des variétés. Ceux de CSM 335 sont présentés dans la Fig. 12, en temps calendaire et en temps thermique, l'échelle de temps utilisée ne modifiant en rien les conclusions qui peuvent être tirées. Ainsi que reporté par de nombreux auteurs ils sont apparus constants au cours du cycle végétatif, comme l'attestent les cinétiques linéaires. Mais l'hypothèse d'une bi-linéarité du rythme d'apparition des feuilles, avec deux valeurs du phyllochrone envisagée au cours du DEA

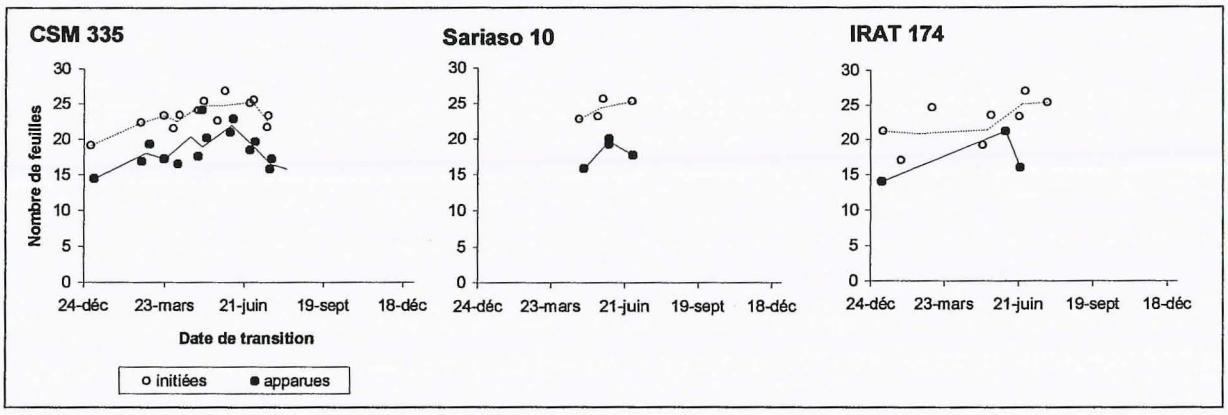

Fig. 13 : Nombre de feuilles initiées et apparues sur la tige principale à la date de transition des rythmes d'initiation et d'apparition.

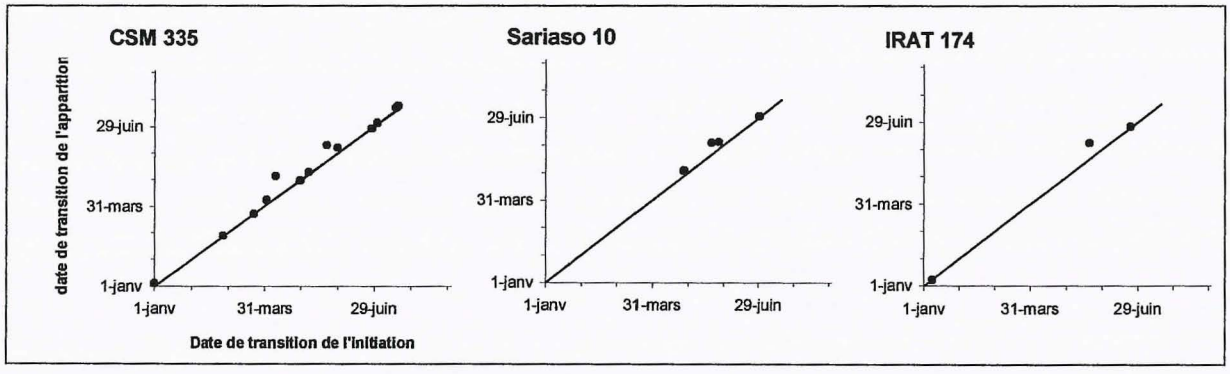

Fig. 14 : Relation entre les dates de transition des rythmes d'initiation et d'apparition des feuilles de la tige principale comparée à la droite de pente 1.

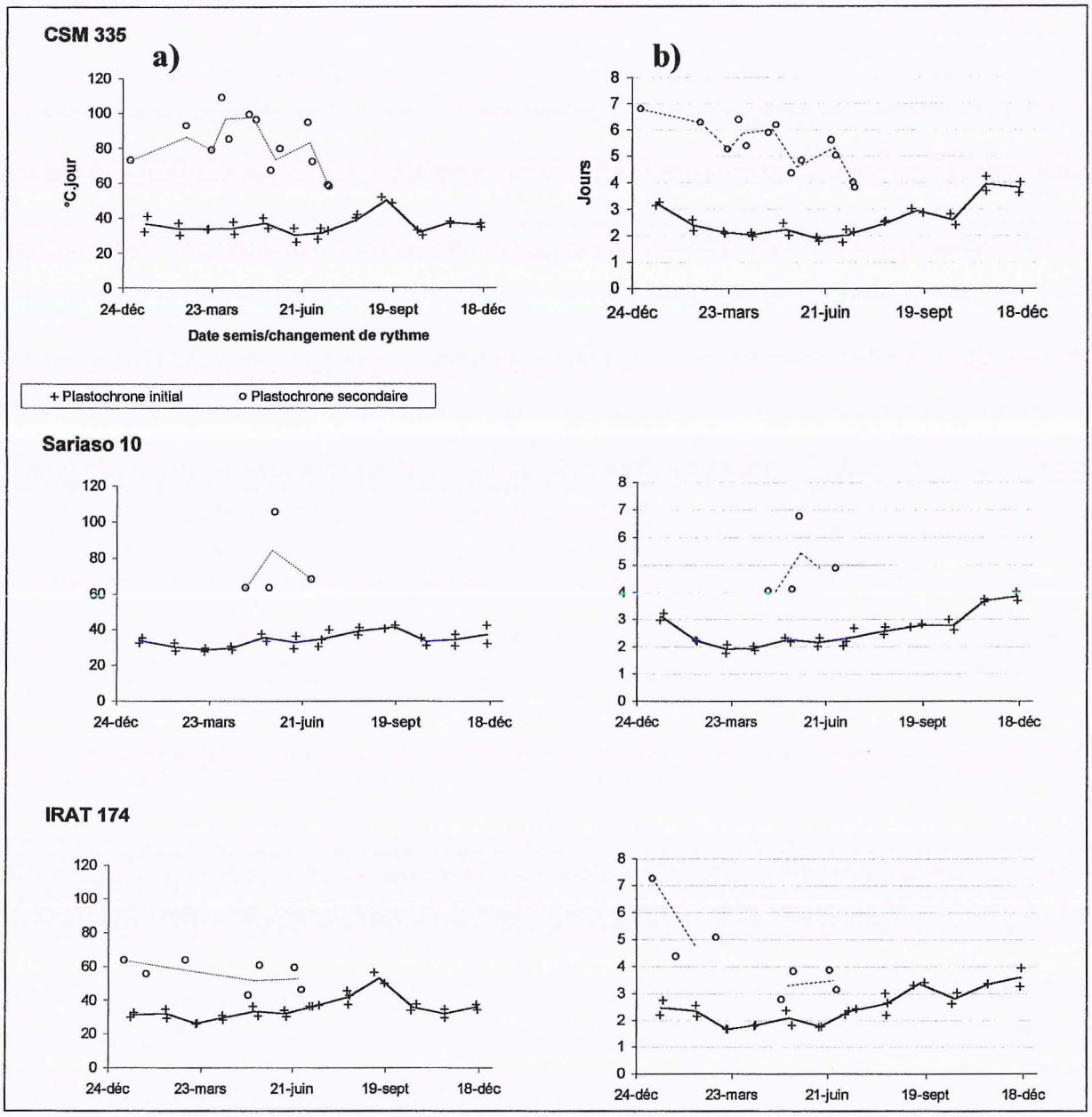

Fig. 15 : Plastochrones initial et secondaire (après la transition) en fonction de la date de semis et de la date de transition exprimés **a)** en temps thermique et **b)** en nombre de jours.

(Clerget, 1999) et par quelques auteurs (Rickman, 1995) est confirmée et précisée par cette expérience. Il est clair que le phyllochrone a brusquement et fortement ralenti lorsque le cycle végétatif a été suffisamment long pour permettre la production de plus de 20 feuilles (Fig. 12.a). Lorsqu'elle s'est produite, la transition du phyllochrone d'une valeur à l'autre s'est faite entre la date d'apparition de la 15ème feuille et celle de la 20ème feuille, en fonction de la date du calendrier annuel à laquelle est intervenu cet événement (Fig. 13).

La cinétique bi-linéaire de l'initiation des feuilles

Cette expérience a permis de montrer pour la première fois chez le sorgho, que le rythme d'initiation des feuilles suivait la même cinétique bi-linéaire, sous-jacente de celle des feuilles apparues (Fig. 12.b et c). La transition s'est faite entre l'initiation de la 15ème et celle de la 20ème feuille, en fonction de la date d'occurrence dans le calendrier annuel (Fig. 13). La relation entre les dates de la transition pour le plastochrone et le phyllochrone montre que le phyllochrone a été modifié simultanément ou très peu de temps après le plastochrone (Fig. 14). Cela signifie donc que la modification du phyllochrone n'a généralement pas été la conséquence de celle du plastochrone, parce qu'alors elle s'exprimerait au plus tôt après l'apparition de 5 nouvelles feuilles nécessitant un minimum de 15 jours. Au contraire les 2 transitions ont été synchrones, ce qui indique une modification majeure du rythme de croissance de la plante, affectant non seulement la zone apicale mais aussi les cinq à huit feuilles en croissance dans les gaines foliaires entre l'apex et le cornet.

Les variations du plastochrone en fonction de la date de semis

Le plastochrone est généralement considéré comme une valeur fixe, indépendante des conditions du milieu. Les résultats de cette expérience ont confirmé que la valeur du plastochrone était effectivement stable tout au long du cycle végétatif mais qu'elle prenait deux valeurs successives, initiale puis secondaire, lorsque la production de feuilles dépassait une quinzaine. Mais ils ont aussi montré que ces deux plastochrones variaient au moins d'un facteur 2 en fonction de la date de semis (Fig. 15). Le plastochrone initial, voisin de 30-35°C.jour ou 2 jours pour les semis du début de l'année, a cru pour les 3 variétés à partir des semis du mois de Juillet et atteint un maximum de 50 °C.jours en temps thermique pour le semis du mois de Septembre et un maximum de 4 jours en temps calendaire pour les semis de Novembre et Décembre. Le plastochrone secondaire a été maximal pour les dates de transition intervenant en début d'année et minimal pour les dernières dates de transition, au mois de Juin.

Ces observations montrent donc que la valeur du plastochrone initial a été fixée dans les premiers jours suivant la levée en réponse à la date de semis. Compté en temps thermique, il a été en général minimal au moment de l'équinoxe de printemps et maximal au moment de l'équinoxe d'automne. Compté en temps calendaire, il a été voisin de 2 jours pendant les 6 premiers mois de l'année, en jours croissants, et supérieur ou égal à 3 jours pendant les mois suivants, en jours décroissants. Il exprimerait donc une sensibilité des plantes au sens de la variation de la longueur du jour, acquise au moment de la levée et fixée au moins jusqu'à la date de transition du plastochrone après l'émission de la 15ème feuille.

De même la valeur du plastochrone secondaire a été fixée à partir de la date de transition. En raison de la sensibilité des plantes au milieu extérieur il a semblé logique de chercher la détermination de cette valeur au moment de sa mise en place, à la transition, plutôt qu'au moment du semis. Sous cette hypothèse le plastochrone secondaire a surtout dépendu de la photopériode : plus elle était courte, plus le plastochrone a pris une valeur élevée.

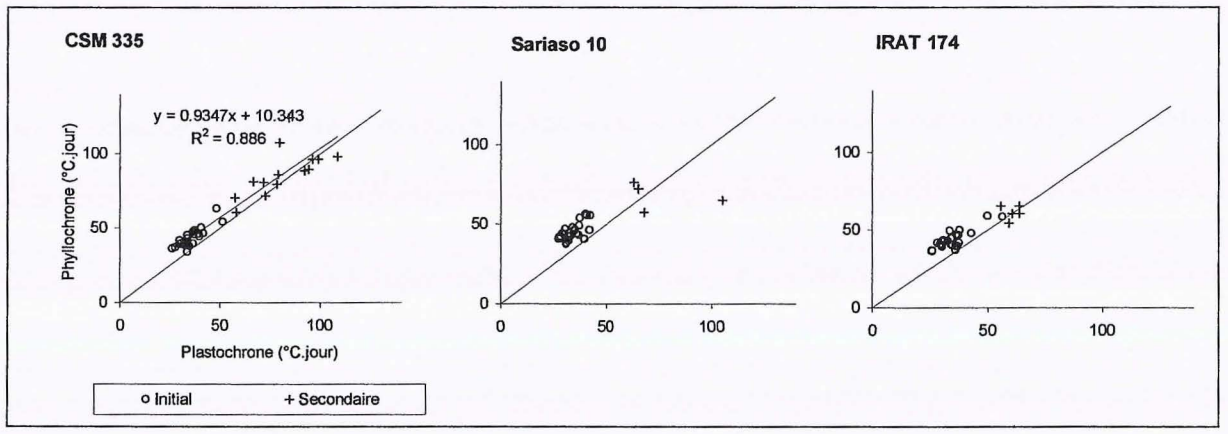

Fig. 16 : Relations entre plastochrone et phyllochrone chez les 3 variétés.

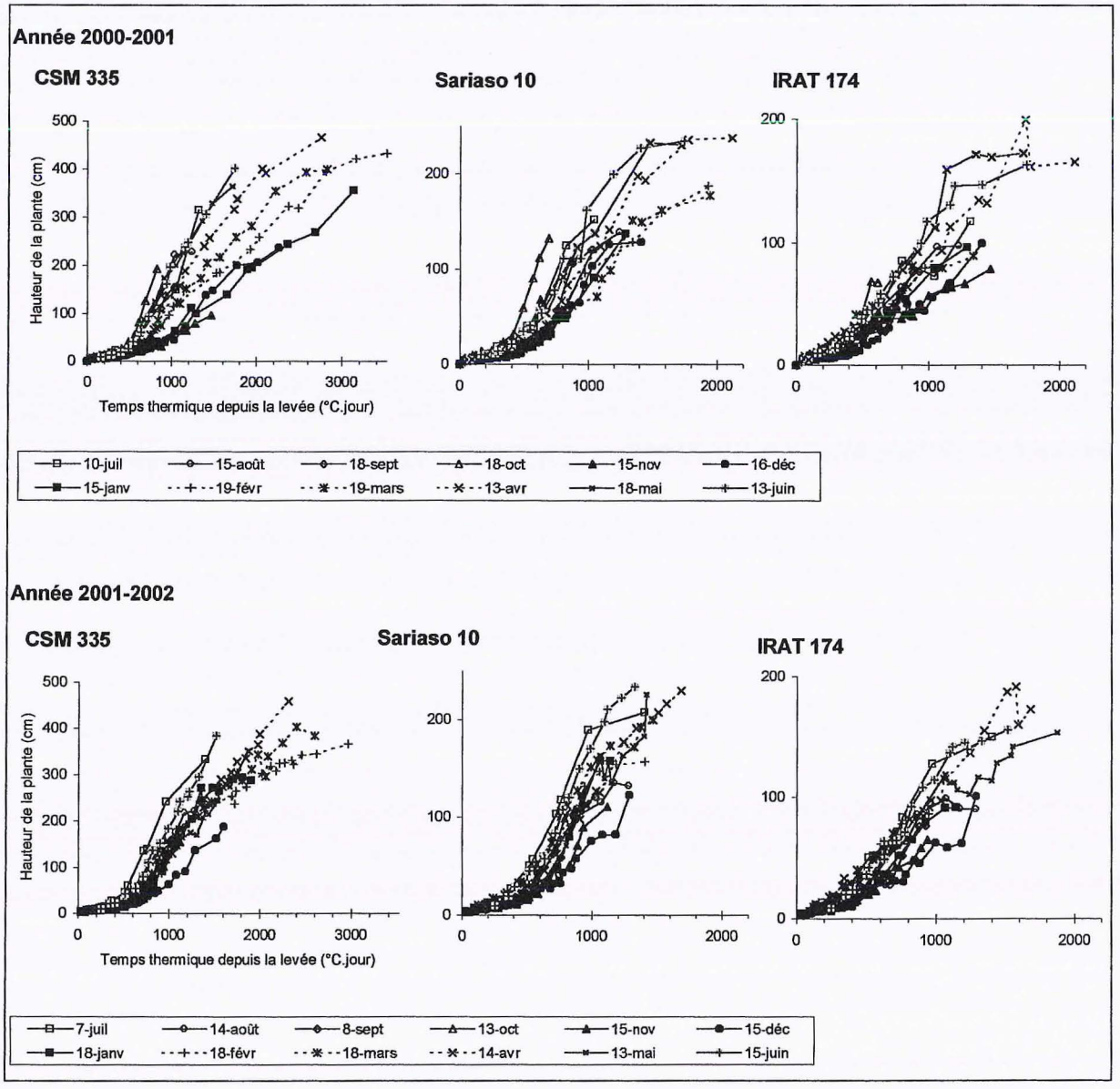

Fig. 17 : Croissance en hauteur de la tige principale des 3 variétés en fonction de la date de levée pour 24 semis effectués du 5 Juillet 2000 au 10 Juin 2002.

A la suite d'une expérimentation complémentaire conduite en serre (annexe 1), l'hypothèse que le rythme d'émission des feuilles soit corrélé au rythme circadien plutôt qu'à une somme de température a été émise. Lorsque le plastochrone est exprimé en jours dans cette expérience de semis mensuels, on constate qu'il prend des valeurs voisines de 2 pour tous les semis effectués de Mars à Juin pour les 3 variétés et des valeurs voisines de 3 pour les semis d'Août et Septembre, pour atteindre 4 en Novembre et Décembre pour CSM 335 et Sariaso 10. Les semis de Juillet ont pris régulièrement une valeur intermédiaire voisine de 2,5.
De même les valeurs prises par le plastochrone secondaire ont été souvent proches de valeurs entières.
Il sera difficile de conclure sur ce sujet, en particulier à cause de la difficulté de mesurer la valeur du plastochrone. Les mesures sont destructives, donc la valeur est établie statistiquement, en ignorant les éventuelles fluctuations entre les plantes de la population. Il sera aussi difficile de trancher qui pilote le développement entre la température et le rythme circadien. Le fait qui doit être souligné est l'existence des différences de mise en phase entre le rythme cyclique d'initiation des feuilles et le rythme circadien qui sont induites par la variation de la date de semis. Elles sont particulièrement claires pour les semis de fin d'année pour lesquels le plastochrone thermique est voisin de celui des premiers mois de l'année alors que le plastochrone calendaire est le double de ceux de ces premiers mois (Fig. 15).

Tout ce qui vient d'être écrit pour le plastochrone est aussi vrai pour le phyllochrone, puisqu'il a déjà été montré qu'il variait simultanément (Fig. 14) et que leurs valeurs sont fortement corrélées à l'exception des plus extrêmes rencontrées pour les semis du début de l'année (Fig. 16). En règle générale ils apparaissent liés par une relation voisine de :

(1) phyllochrone ≈ plastochrone + 10 °C.jour

3. La cinétique de la croissance en hauteur

Les courbes montrent que la croissance en hauteur des trois variétés a été sous l'influence de la date de semis (Fig. 17). La réponse positive de la croissance en hauteur à la photopériode est effectivement connue et explique les résultats présentés ici. Les semis d'hiver, de Novembre à Janvier, ont grandi moins vite que les autres dès la levée et ont débuté leur montaison plus tard. A l'opposé les semis d'été de Juin et Juillet ont grandi et plus rapidement et ont débuté la montaison plus tôt que les autres. Il est remarquable que la cinétique de croissance ait généralement été acquise au début de la montaison en fonction des conditions régnant alors et définitivement fixée, malgré la longue durée de la période de croissance en hauteur. Ainsi pour le semis du mois de Février chez CSM 335, la croissance en hauteur commencée environ 700 °C.jour ou 50 jours après la levée, au début du mois d'Avril, s'est poursuivie pendant 6 mois au même rythme. Elle s'est achevée en fin Septembre. Les plantes ont donc traversé des conditions de température, d'humidité et de photopériode variables sans modification sensible de la cinétique de croissance en hauteur.
Au cours de la première année de mesures, de Juillet 2000 à Juin 2001, il avait semblé que chez CSM 335 les semis de printemps, du 19 Février au 13 Avril, avait un comportement différent des semis d'automne, du 15 Août au 18 Octobre. Les premiers avaient des cinétiques de croissance intermédiaires entre celles de l'hiver et de l'été, tandis que les seconds conservaient la cinétique des semis d'été. Ce comportement, qui indiquerait une sensibilité au sens de variation de la longueur du jour, n'a pas été confirmé au cours de la 2ème année, pendant laquelle les semis de printemps et d'automne ont eu des cinétiques de croissance intermédiaires et très voisines entre elles.

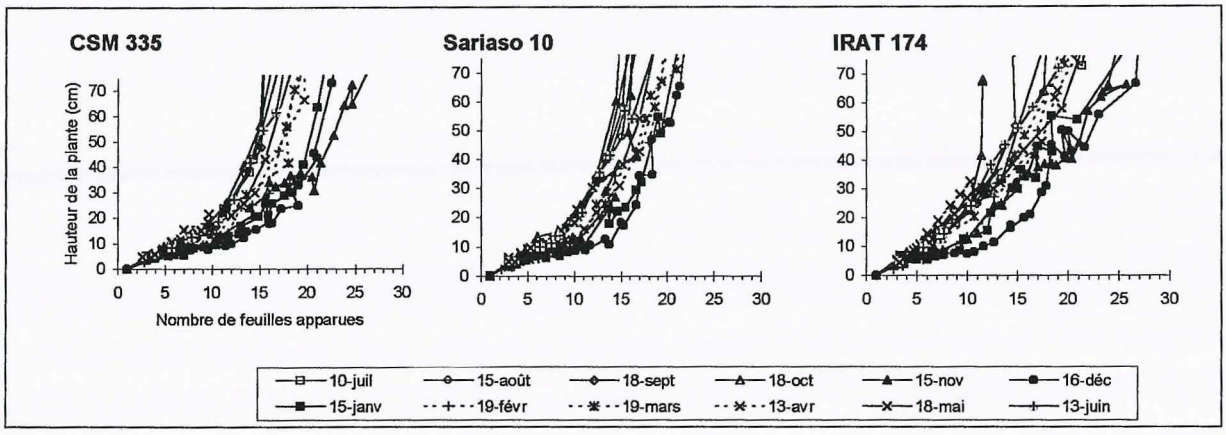

Fig. 18 : Relation entre le nombre de feuilles apparues et la longueur de la tige principale mesurés à la même date pour les semis de la première année, de Juillet 2000 à Juin 2001.

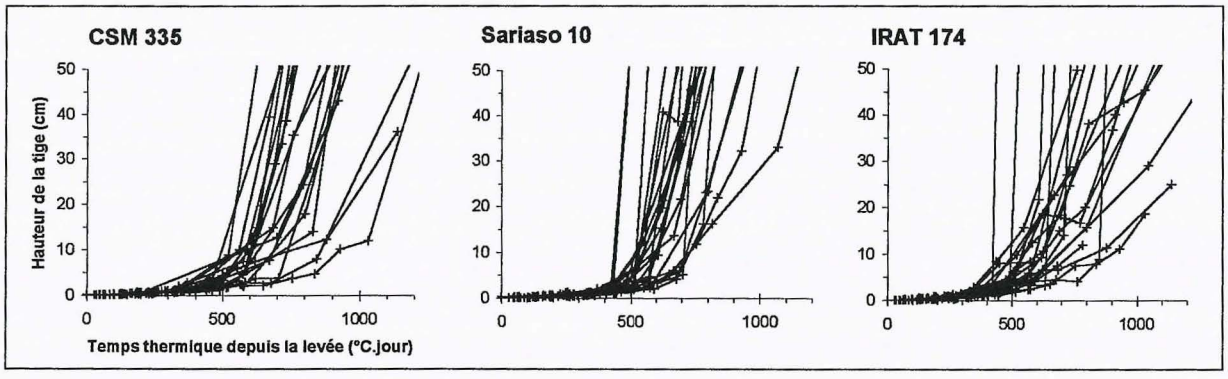

Fig. 19 : Croissance de la tige principale des 3 variétés de la levée au début de la montaison.

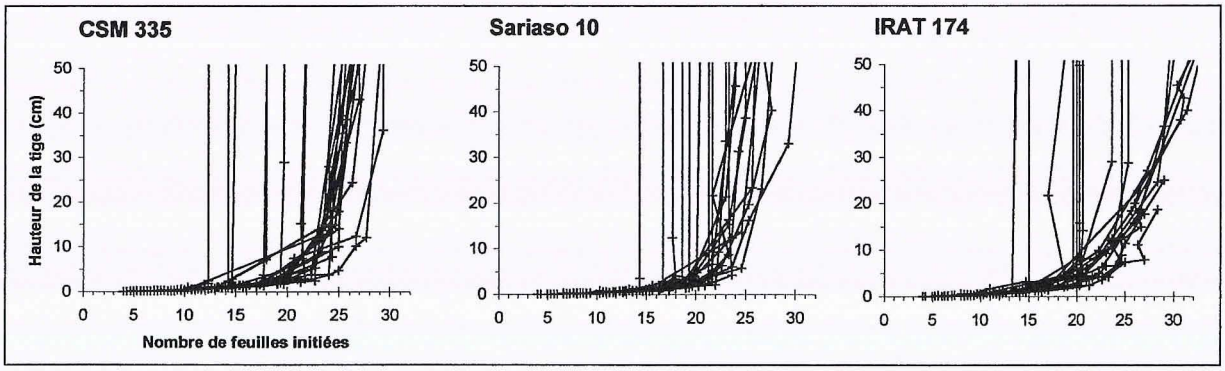

Fig. 20 : Relation entre le nombre de feuilles initiées et la longueur de la tige principale mesurés à la même date.

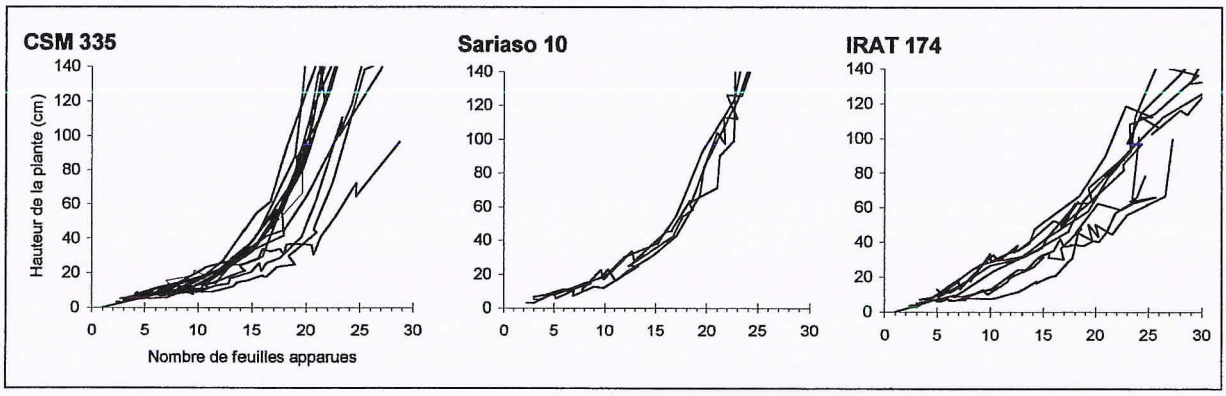

Fig. 21 : Relations entre le nombre de feuilles apparues et la longueur de la tige principale mesurés à la même date dans le cas des cycles végétatifs longs qui ont été marqués par deux valeurs distinctes du phyllochrone.

La synchronisation entre la montaison et la transition du phyllochrone ?

La croissance en hauteur de la plante avant la montaison a été plus rapide pour les semis compris entre les mois de mai et octobre, intermédiaire pour les semis compris entre février et avril et plus lente pour les semis intervenus de novembre à janvier (Fig. 18). Le déclenchement de la montaison apparente a respecté la même classification, se produisant plus précocement, après 14-15 feuilles apparues, pour les semis de mai à octobre et seulement après une vingtaine de feuilles apparues pour les semis de novembre à janvier.
Lorsqu'elle s'est produite, la transition du phyllochrone est intervenue entre l'apparition de la 15ème et de la 20ème feuille, donc dans la même période que le début de la montaison.

Le déclenchement de la montaison ?

Les mesures de la hauteur de tige ont permis d'affiner l'observation précédente, concernant la corrélation entre la période de la modification du phyllochrone et celle du déclenchement de la montaison.
La montaison a commencé après l'initiation paniculaire lorsque celle-ci est survenue tôt. En revanche, lorsque l'IP a été retardée par la réponse photopériodique, la montaison s'est déclenchée spontanément entre l'apparition de la 15ème et de la 20ème feuille, indépendamment de l'IP. Le moment de ce déclenchement a été très variable dans le temps, intervenant entre 600 et 800 °C.jour chez CSM 335 et IRAT 174 (Fig. 19). Mais il a été lié à un nombre précis de feuilles initiées, égal chez les 3 variétés (Fig. 20). Abstraction faite des incertitudes de mesure, dues à la longueur du pas de ces mesures, la montaison de la tige non déclenchée par une IP a toujours débuté au moment de l'initiation des feuilles 22-23. Le début de montaison spontanée extérieurement visible de la plante est quand à lui intervenu au moment de l'apparition des feuilles 15-16 (Fig. 21). Chez IRAT 174 ce moment est resté peu repérable extérieurement, en raison du nanisme. Ces deux observations sur les nombre de feuilles initiées et apparues sont bien synchrones, puisqu'il y avait dans ces situations 7 à 8 feuilles en croissance dans les gaines.

Discussion

1. Les rythmes du développement et de la croissance dépendent de la photopériode et de son sens de variation en début de végétation

Les conclusions

Cette expérience a confirmé que les rythmes d'initiation et d'apparition des feuilles ainsi que la vitesse de la croissance en hauteur étaient acquis dès les premiers jours de culture et conservés invariants tout au long de la phase végétative même lorsqu'elle se prolonge pendant 6 mois. A l'inverse elle a infirmé l'idée que ces rythmes sont des constantes de l'espèce (Alagarswamy, 1991) : chez les 3 variétés photopériodiques cultivées ici, ces rythmes se sont révélés variables en fonction de la date de semis. Le plastochrone initial a montré des variations qui paraissent liées au sens de variation de la longueur du jour : il était généralement plus court lors des semis de la première moitié de l'année que lors des semis de la deuxième moitié. Le plastochrone secondaire a dépendu de la photopériode à la date de la transition. Enfin il a été confirmé que la vitesse de croissance en hauteur était sous la dépendance de la photopériode, mais uniquement de celles qui règnent au moment de la levée puis du début de la montaison. La vitesse de croissance en hauteur au cours de la montaison a

peut-être été inférieure lorsqu'elle débutait en jours montants comparée à celle acquise lors d'un début de montaison à même photopériode mais en jours décroissants. Ce résultat n'a pas été confirmé d'une année à l'autre.

Les conséquences

La théorie de la réponse photopériodique repose sur la capacité des plantes à comparer le rythme circadien à des rythmes internes (Thomas, 1997). On sait que l'alternance nuit-jour est perçue à l'aide des phytochromes et qu'il existe des protéines cellulaires à fonctionnement périodique, donc capable de conserver un rythme interne. Cette expérience de semis mensuel de sorgho a montré que les rythmes de production des feuilles par l'apex étaient conservés au cours du temps à la valeur acquise en réponse aux conditions de photopériode au moment de la levée ou de la transition. Il en est de même pour les vitesses de croissance des feuilles dans la gaine, qui pilotent le phyllochrone et pour la vitesse de croissance en hauteur des plantes. Toutes ces observations montrent que les conditions de photopériode régnantes au moment de la levée puis du début de la montaison et de la transition des cinétiques foliaires ont déterminé les vitesses de développement et de croissance de la plante pour toute la durée de son cycle végétatif. Tout a donc été joué avant 800 °C.jour ou 60 jours. Car ces rythmes mesurables à l'échelle macroscopique révèlent des rythmes maintenus au niveau cellulaire qui sont ceux qui vont être comparés au rythme circadien, en particulier pour le déclenchement de l'initiation paniculaire.

2. La détermination de la date de l'initiation paniculaire et de la durée de la phase végétative

Critique de la théorie classique

Au cours de cette expérience, la première moitié de l'année a été globalement défavorable au déclenchement de l'initiation paniculaire, à l'inverse de la deuxième moitié. La théorie classique impute cette observation à une réaction photopériodique de plante de jours courts chez le sorgho. Dans le cadre de cette théorie, les jours longs ont pour effet d'allonger la durée de la phase végétative (le temps nécessaire pour atteindre la floraison), plus ou moins fortement en fonction des variétés. Pour Sariaso 10, dont la réponse photopériodique est considérée comme quantitative, les jours longs auraient pour effet de retarder la date d'IP, qui peut donc intervenir tout au cours de l'année, y compris lorsque la photopériode est maximale. Pour CSM 335, la réponse est considérée comme qualitative, c'est à dire qu'elle est telle que l'IP est interdite pour les photopériodes longues. La réponse est du type hyperbolique au-dessus d'un seuil de sensibilité. IP est donc interdit pour des photopériodes légèrement supérieures à ce seuil. Pour CSM 335 le seuil d'interdiction a été franchi à partir des semis du mois de Février, donc pour les photopériodes perçues dans les premiers jours du mois de Mars. Mais le déclenchement de l'IP se fait dans la 3ème semaine de Juillet pour ces semis de Février, donc en photopériode longue, incompatible avec la théorie initiale. A Samanko, la durée du jour civil est de 13h38mn au 21 Juin et de 13h34mn au 15 Juillet.

Proposition de modification de la théorie

M. Vaksmann (comm. personnelle) a proposé de modifier la théorie initiale, en considérant non un allongement progressif de la phase végétative en réponse aux conditions de photopériode traversées, mais l'évènement du déclenchement de l'initiation paniculaire qui

pourrait intervenir en dessous d'un seuil de photopériode décroissant à mesure de l'allongement de la phase végétative. Sous cette hypothèse, le franchissement d'un seuil de 4 mn inférieur à la durée maximale du jour a permis le déclenchement de IP chez les plantes semées en Février. Mais pourquoi IP n'avait pu intervenir auparavant alors que ce seuil n'avait été franchi que 3 semaines avant le 21 Juin, soit 6 semaines auparavant ?

Hypothèse sur le déclenchement de l'initiation paniculaire en milieu d'année

La proposition de rechercher les conditions qui provoquent le déclenchement de l'IP en place d'une accumulation de progrès vers la floraison paraît mieux correspondre au développement cyclique, phytomère après phytomère, des plantes. Puisque la photopériode seule ne peut raisonnablement expliquer les dates de déclenchement de l'IP au cours de l'année, est-il possible de construire une autre hypothèse ? Elle devra satisfaire à la question précédente et à celle qui vient.

Pourquoi le franchissement de la mi-année a-t-il provoqué le déclenchement d'un grand nombre d'IP ? Du point de vue climatique deux grands facteurs ont varié à ce moment : **1)** le solstice d'été a été franchi le 21 Juin et la durée des jours a alors commencé à décroître (Fig. 3) et **2)** la saison des pluies s'est installée progressivement pendant le mois de Juin, accompagnée par une forte augmentation de l'humidité et une légère baisse de la température moyenne essentiellement due à une importante baisse des températures maximales de 40 °C jusqu'à environ 32°C (Fig. 1 et 2). Les conditions climatiques deviennent alors stables pendant plusieurs mois.

Les facteurs de température et d'humidité sont devenus plus favorables à la croissance des plantes. Pourtant il a été reporté plus haut qu'à partir des semis du début Juillet les valeurs du plastochrone et du phyllochrone avaient augmenté (Fig. 15) et que la cinétique de la croissance en hauteur avait diminué (Fig. 17). Le facteur photopériodique a donc été prédominant sur les autres tant pour le développement que pour la croissance.
Entre début Mars et fin Mai les températures maximales quotidiennes avoisinent 40 °C et il est donc permis de se demander si elles pourraient avoir interdit les IP jusqu'au mois de Juin. Ce n'est pas le cas puisqu'un nombre important d'IP sont intervenus pendant les mois de Mars et d'Avril, avec toutefois une amplitude thermique importante à cette période. Enfin (Miller, 1968) avait obtenu à Puerto Rico le même type de réponses à la date de semis que ceux observés à Samanko pour CSM 335, en l'absence de très fortes températures maximales interdites par l'influence maritime. Ces arguments autorisent à privilégier l'hypothèse du rôle prédominant de la photopériode sur les températures maximales dans la détermination de la durée du cycle levée-IP.

Sous cette condition, ce serait donc le début de la décroissance de la longueur du jour, après le solstice d'été, qui aurait provoqué les IP du milieu de l'année.
Ce phénomène a été commun aux trois variétés, mais avec une sensibilité différente : chez Sariaso 10 les IP ont repris dès le début du mois de Juin, tandis qu'il a fallu attendre jusqu'au 10-15 Juillet pour les 2 autres variétés.

Une théorie améliorée de la réaction à la photopériode du sorgho

Les résultats reportés sur la longueur du cycle levée-IP en fonction de la date d'IP (Fig. 10), sur la dissymétrie d'occurrence des IP entre les 2 moitiés de l'année (Fig. 11), sur l'existence de la détermination précoce de rythmes internes de développement et sur le rôle de ces

rythmes dans le déclenchement de l'IP amènent à préciser comme suit la théorie de la réponse à la photopériode du sorgho.

Les éléments de base

1) En jours croissants, l'IP est impossible lorsque la photopériode dépasse un seuil qui est fonction de la variété. Ce seuil a été franchi entre les semis de Février et Mars pour CSM 335, entre ceux de Février et Mars pour Sariaso 10 et entre ceux de Mars et Avril pour IRAT 174. Comme première estimation de ces seuils, les durées de jour civil ont été de 12h20mn le 1er Février, 12h35 le 1er Mars et 12h57 le 1er Avril.

2) En jours décroissants on se rapproche de la théorie classique : la durée de la phase levée-IP dépend probablement de la photopériode au moment de la levée et du rythme interne alors induit dans la plante. Un accord particulier entre ce rythme et le rythme circadien provoquera l'IP.

Les éléments complémentaires

3) La sensibilité à la variation quotidienne de la longueur de jour est différente entre les variétés : Sariaso 10 est plus sensible puisqu'elle perçoit le moment où la variation approche de zéro, tandis que CSM 335 et IRAT 174 ne réagissent que lorsque cette variation devient nettement négative.

4) Chez CSM 335, les plantes semées les plus tôt, à partir de Février ont initié vers le 15 Juillet, suivie rapidement et de façon groupée par les plantes des semis suivants. Ce décalage conservé pourrait trouver son explication dans les différences entre les rythmes d'initiation secondaire des feuilles, d'autant plus lent que les semis étaient plus anciens (Fig. 15).

L'action des températures basses

A priori, cette théorie n'explique pas la période de déclenchement privilégié d'IP observée en Mars-Avril. Sauf à admettre l'hypothèse peu probable de la perception par les plantes de l'accélération de la variation quotidienne de la photopériode, qui passe une valeur nulle à l'équinoxe, la cause doit en être recherchée ailleurs que dans le cycle photopériodique. Cette période est aussi celle où la température s'élève passant d'une moyenne quotidienne de 20 à 30 °C, en grande partie en raison de l'élévation des minima nocturnes passant de 10 à plus de 20 °C. La faiblesse des températures nocturnes est défavorable à l'initiation paniculaire (Vaksmann, Chantereau et al., 1997) et leur remontée l'autoriserait donc à nouveau, en dépit du fait que les jours sont alors montants et que la photopériode a dépassé les seuils calculés plus haut. Il est donc nécessaire d'ajouter un élément à la théorie : les conditions définies en 1 et 2 sont celles de début de cycle. Cette condition était sous-jacente puisqu'il a été montré plus haut que les rythmes internes des plantes étaient déterminés au début de la culture. Dans ce cadre il est naturel que les plantes semées avant la date seuil parviennent à fleurir lorsque la photopériode et leur rythme interne se trouvent en accord pour cela.

Remarque sur les rythmes observés

C'est vraisemblablement parce que l'accord entre le rythme de développement rapide imposé par les jours montants et le rythme circadien devient impossible en jours trop longs que les plantes doivent attendre, après avoir modifié leur rythme interne, le retour aux jours descendants qui leur permettra de franchir l'initiation florale et de poursuivre leur cycle de

croissance. Les rythmes secondaires sont d'autant plus lents que le semis a été précoce, ce qui paraît avoir pour conséquence de rendre les plantes plus sensibles à l'inversion du sens de variation de la longueur du jour.

Conclusion

Cette expérience poursuivie pendant trente mois a permis de mesurer les réactions à la photopériode des rythmes de développement foliaire chez le sorgho et de décrire les relations entre le début de la montaison et le développement foliaire. Associée à une expérience en serre, elle a permis de développer une hypothèse sur le lien entre la variation de ces rythmes de croissance et la détermination de la date de l'initiation paniculaire qui apparaît capable de faire la synthèse de l'ensemble des données recueillies pendant l'expérience mais aussi publiées auparavant sur des expérimentations en milieu tropical. Elle apparaît aussi capable d'unifier sous un seul mécanisme les différentes catégories de réponse à la photopériode observées. Elle permettra enfin de construire un modèle fidèle de la détermination de la durée des différentes phases du cycle végétatif des trois variétés testées.

Cependant cette théorie appuyée sur une expérience conduite à Samanko sur 3 variétés n'est validée que pour ces trois variétés à la latitude de Samanko (12°34'N). A cette date on ne dispose que de très peu de données concernant la réaction des sorghos à la modification de la latitude qui modifie à la fois les valeurs de la durée du jour et de la variation quotidienne de cette durée. Enfin, les guinea ont une adaptation précise de leur cycle à des bandes de latitude étroites. Il sera nécessaire de tester une gamme large afin de vérifier si comme attendu, ce sont bien les seuils de photopériode et de sensibilité à l'inversion du sens de croissance des jours qui sont variables.

Bibliographie

Alagarswamy, G. and J. T. Ritchie. 1991. Phasic development in CERS-Sorghum model. Predicting crop phenology. T. Hodges. Boca Raton, FL, CRC Press: 143-152.

Clerget, B. 1999. Etude comparée de la croissance et du développement de deux variétés de sorgho de race caudatum et guinea. INA-PG. Paris: 32 p.

Keisling, T. C. 1982. Calculation of the length of day. Agronomy Journal 74: 758-759.

Lafarge, T. 1998. Analyse de la mise en place de la surface foliaire du sorgho-grain (*Sorghum bicolor* L. Moench) au champ. Orsay, France, Paris-Sud: 69 p.

Miller, F. R., D. K. Barnes, et al. 1968. Effect of tropical photoperiods on the growth of sorghum when grown in 12 monthly plantings. Crop Science 8: 499-502.

Rickman, R. W. and B. L. Klepper. 1995. The phyllochron : where do we go in the future? Crop Sci. 35: 44-49.

Thomas, B. and D. Vince-Prue. 1997. Photoperiodism in plants, Academic Press.

Vaksmann, M., J. Chantereau, et al. 1997. Influence of night temperature on photoperiod response of a West African guinea sorghum landrace. Amélioration du sorgho et de sa culture en Afrique de l'Ouest et du Centre, CIRAD. Montpellier, France.

ANNEXE 1

Compte-rendu d'expérimentations sur l'interaction entre la température et la photopériode sur la phénologie du sorgho tropical.

B. Clerget
25 Octobre 2002

Introduction.

La mise à fleur des sorghos cultivés au Mali pendant la saison froide, de Novembre à Février, est très tardive en dépit de la courte photopériode. Afin d'essayer de séparer l'effet des températures nocturnes froides de celui des autres effets saisonniers, des semis ont été réalisés simultanément au champ et dans une serre munie d'un chauffage. Deux dispositifs complémentaires ont été étudiés pour répondre aux interrogations posées par la première expérience, sur un éventuel effet « vitrage de la serre » et sur le rôle de la température de la terre dans les pots de culture.

Matériel et méthodes.

Trois semis simultanés ont été effectués les 10 Décembre 2001, 11 Janvier 2002 et 12 Mars 2002. Au champ, le dispositif habituel des semis mensuels, comportant 4 lignes de 5 mètres de chacune des variétés CSM 335, Sariaso 10 et IRAT 174, a été utilisé pour l'expérience. En serre, 60 pots en plastiques ont été remplis pour chaque semis de 8 kg d'un mélange comportant 9/10 de sol de la partie pluviale de la station (ferrugineux tropical lessivé) et 1/10 de terreau végétal. Chaque pot a reçu initialement 2g de DAP et 2 g de KCl puis 2g d'urée après 30 jours de culture. Chacune des 3 variétés était semée dans 20 pots et suivie hebdomadairement, en conformité avec les notations de l'expérience des semis mensuels : suivi non destructif de la phénologie sur 10 plantes et suivi destructif du rythme d'initiation des feuilles et de la date de l'initiation paniculaire sur 3 plantes. La serre était refroidie pendant le jour, entre 8 et 18 heures, par des coolers à circulation d'eau et réchauffée pendant la nuit par un générateur d'air chaud (Kongskilde KA 20) muni d'un thermostat qui se déclenchait lorsque la température à 1 m du sol descendait au dessous de 23 °C. Les moyennes horaires des températures de l'air à 2 m du sol et de la terre dans les pots, à 10 cm de profondeur, étaient enregistrés automatiquement à l'aide de thermocouples et d'un datalogger (Campbell 21X).
Le 11 Janvier 2002 une première expérience complémentaire a été semée dans un deuxième compartiment de la serre, non chauffé, afin de mesurer l'effet de la serre avec son vitrage comparé à un semis au champ.
Le 21 Février 2002, une deuxième expérience complémentaire a été semée afin de vérifier le rôle éventuel de la température du sol dans les pots sur la vitesse de développement des plantes. Chacune des 3 variétés a été semée dans 20 pots préparés comme précédemment. La moitié des pots (10) a été enterrée dans la parcelle de culture du dispositif de semis mensuels, afin que les surfaces des sols soient au même niveau, tandis que l'autre moitié était posée à même le sol. On supposait que dans ce dernier traitement le sol s'échaufferait plus sous

l'effet du rayonnement solaire. Les moyennes horaires de la température des pots placés dans les 2 types de condition étaient enregistrées automatiquement.

Toutes les sommes de température utilisées dans les graphes présentés ont été calculées à partir de la levée, en utilisant la température du sol à 10 cm, puisque plusieurs auteurs ont montré que cette température est voisine de celle de l'apex, situé au ras du sol jusqu'à la montaison. La température de base utilisée était de 11 °C, en conformité avec les travaux de T. Lafarge.

Résultats et discussion

La cinétique du développement

Les cinétiques calendaires d'initiation des feuilles ont été nettement plus rapides dans la serre qu'en plein-champ pour les semis de Décembre et de Janvier, mais pas pour celui de Mars (Fig. 1). Les cinétiques thermiques étaient en revanche proches pour toutes les dates de semis (Fig. 2). L'interprétation logique serait d'associer cette accélération à l'augmentation de la température nocturne provoquée par le chauffage pour les deux premiers semis, alors qu'il ne se déclenchait plus au mois de Mars, en raison de la hausse saisonnière des températures. Cependant les cinétiques d'initiation calendaire ont été identiques dans les deux serres, chaudes et froides, pour le semis du mois de Janvier (Fig. 3a), tandis que les cinétiques thermiques divergeaient (Fig. 3b). Ce qui montrait donc l'existence d'un effet de la culture en serre, éventuellement lié au vitrage.
La 2ème expérience complémentaire de croissance dans des pots placés au champ n'a pas montré de différence de cinétique du développement entre les traitements, en dépit d'une différence moyenne de température de 1.6 °C entre les pots. Par contre la cinétique d'initiation des feuilles a été plus rapide dans les pots qu'en plein champ dans les essais semés 15 jours avant et 15 jours après. Cette constatation conduit à l'hypothèse que l'effet serre observé sur la cinétique de développement lors des semis du mois de Décembre et Janvier a pu être en partie provoqué par la culture en pots, comparée à une culture en plein-champ.

Le déclenchement de l'initiation paniculaire

L'initiation paniculaire, repérée sur les courbes par le moment où le nombre de feuilles initiées s'est arrêté de croître, est toujours intervenue plus tôt dans la serre qu'au champ, à l'exception de la variété IRAT 174 lors du semis du mois de Mars, où elle s'est produite au même moment dans les deux environnements (Fig. 1). Pour ce semis du mois de Mars, l'initiation paniculaire des 2 autres variétés n'a concerné qu'une partie des plantes, et il a même semblé qu'elle avait été annulée chez certaines plantes, revenues alors à l'état végétatif.

Lors de l'expérience de croissance comparée entre les serres chauffées ou non, l'initiation paniculaire des trois variétés s'est produite autour du 21ème jour après la levée dans la serre chauffée et entre le 27ème et 35ème jour dans la serre non-chauffée, soit une différence minimale de 6 jours et de 1,7 à 3 feuilles produites (Fig. 3a). Mais pour CSM 335 et Sariaso 10 cet événement a été quasi-synchrone en temps thermique mesuré dans le sol, intervenant

entre 254 et 284 °C.jour (Fig. 3b). Comme si le rythme d'apparition des feuilles, invariant en temps calendaire, n'avait dépendu que de la succession des jours, tandis que l'initiation paniculaire n'avait dépendu que de la somme des températures.

Comparaison des plastochrones calendaires

En raison de cette constatation d'un possible découplage des effets environnementaux sur le rythme de développement et sur la mise à fleur, les plastochrones calendaires ou nombre de jours nécessaires pour l'émission des premières feuilles de la tige ont été calculés dans les trois essais conduits en serre et dans les essais menés au champ à l'aide d'une régression entre la durée écoulée depuis la levée et le nombre de feuilles émises (Fig. 4). Dans tous les essais menés en serre une feuille était émise chaque 2,1 jours, tandis qu'en plein-champ il fallait 3,3 jours dans les essais semés en Décembre et en Janvier et seulement 2,0 jours pour le semis de Mars. Enfin dans l'essai semé en pots au champ, 1,6 jours seulement étaient nécessaires pour l'émission d'une feuille.
Ces quelques résultats amènent à poser la question d'un éventuel accord entre le rythme d'émission des feuilles par l'apex et le rythme circadien. De sorte que le rythme d'émission des feuilles ne pourrait prendre que quelques valeurs multiples du rythme circadien et qu'il se maintiendrait à la même valeur dans une gamme assez large d'environnements, ne pouvant sauter à la valeur suivante qu'au-delà d'une valeur seuil (effet quantique).

Conclusions

Ces expériences montées en parallèle au dispositif de semis mensuels ont permis de tester des hypothèses émises en série sur l'effet des températures nocturnes puis l'effet « serre » et enfin l'effet « pot » sur la vitesse de développement et la date de l'initiation paniculaire de trois variétés. En raison de cet aspect sériel, le dispositif d'essai apparaît après coup mal adapté et il faut attendre l'hiver 2002-2003 pour reconduire une expérience plus solide.
La mise en évidence d'un effet « pot » sera alors difficile à interpréter, en dehors d'un effet structure/fertilité plus favorable à la croissance (et donc au développement ?)
L'hypothèse d'un accord entre le plastochrone et le rythme circadien sera étudiée sur l'ensemble des données des semis mensuels afin de vérifier si elle peut-être étayée plus solidement.

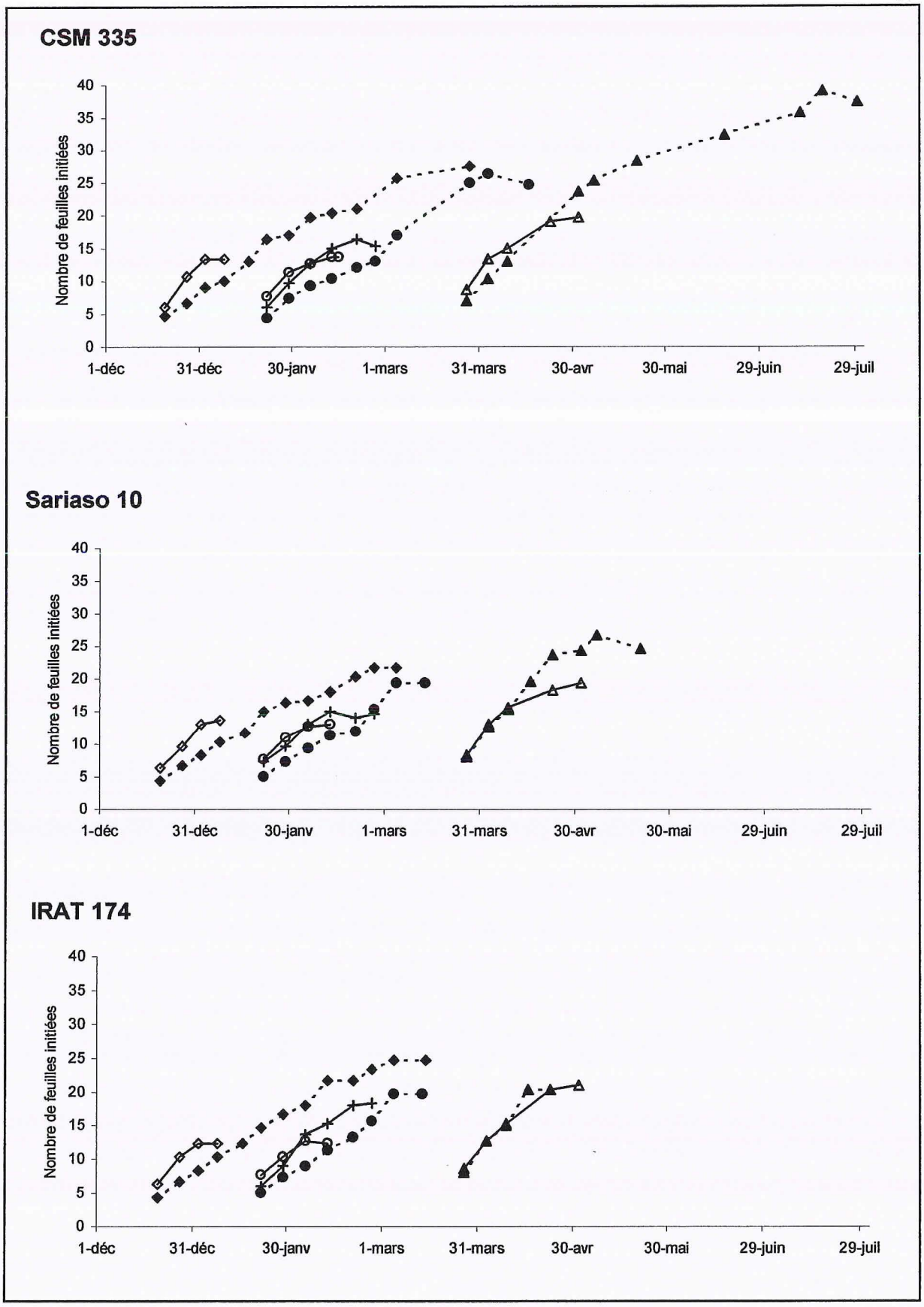

Fig. 1 : Cinétique de l'initiation des feuilles par l'apex de trois variétés semées les 10 Décembre 2001, 11 Janvier 2002 et 12 Mars 2002, soit en plein-champ (marques pleines) soit en serre chauffée pendant la nuit (marques ouvertes) soit en serre non-chauffée (croix), exprimée de jours calendaires.

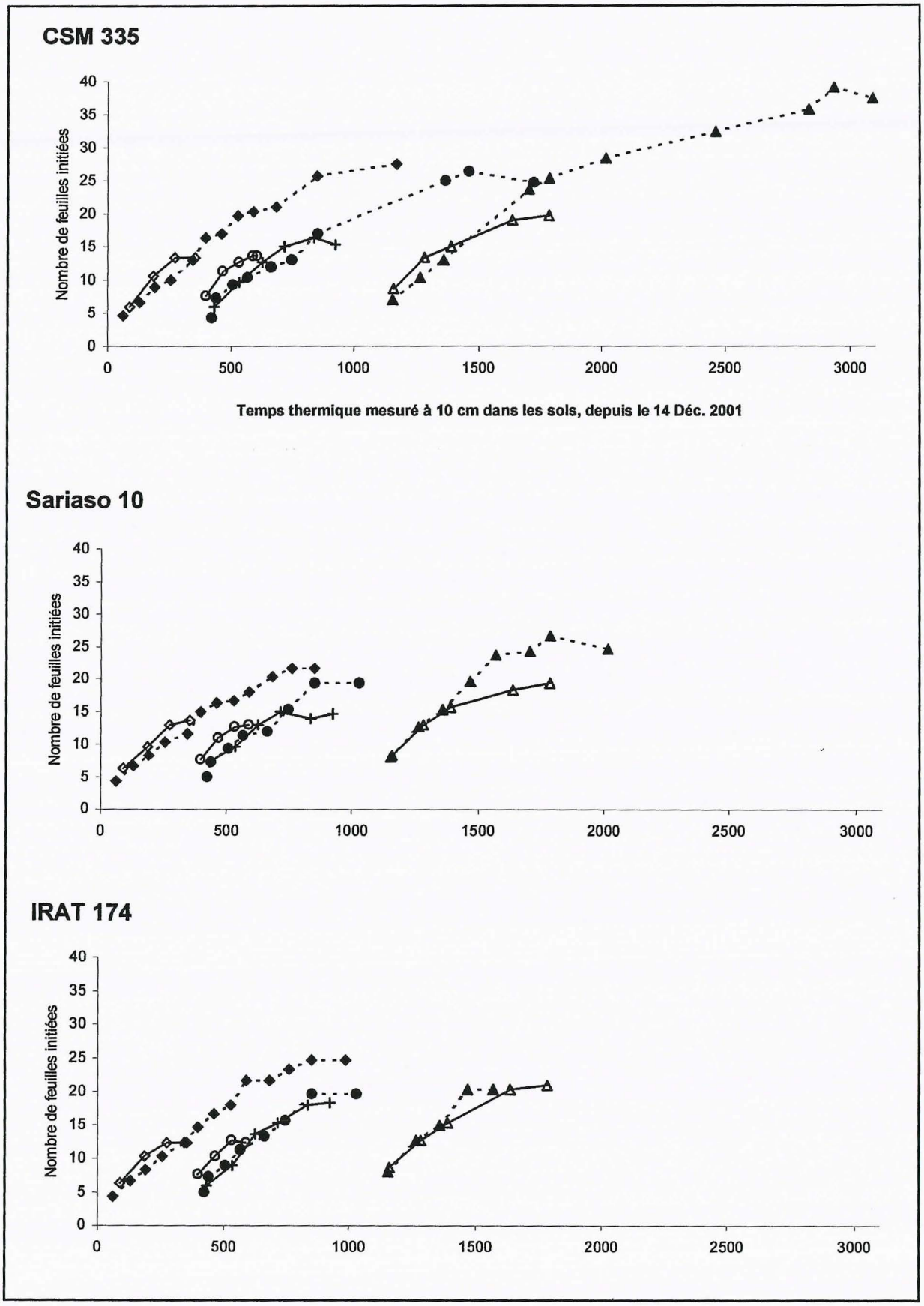

Fig. 2 : Cinétique de l'initiation des feuilles par l'apex de trois variétés semées les 10 Décembre 2001, 11 Janvier 2002 et 12 Mars 2002, soit en plein-champ (marques pleines) soit en serre chauffée pendant la nuit (marques ouvertes) soit en serre non-chauffée (croix)., exprimée en temps thermique.

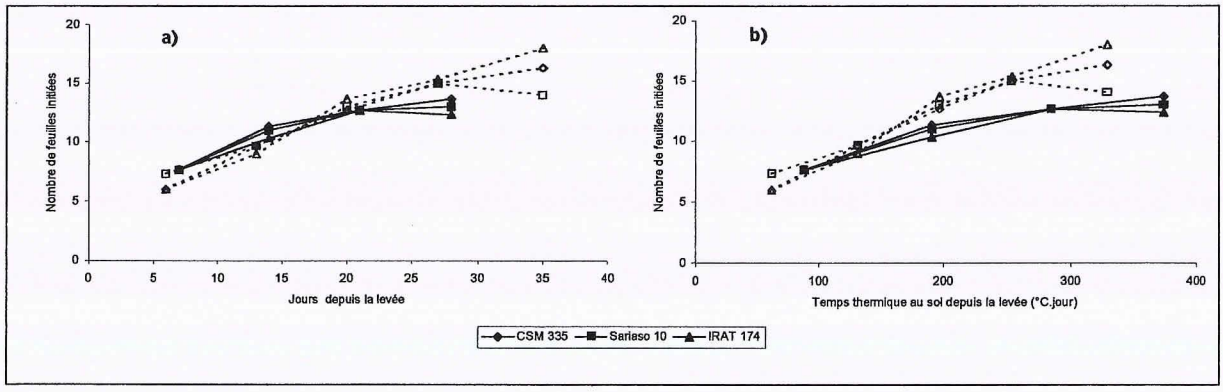

Fig. 3 : Cinétique de l'initiation des feuilles par l'apex de trois variétés semées le 10 Janvier 2002 soit en serre chauffée pendant la nuit (marques pleines), soit en serre non-chauffée (marques ouvertes) en fonction **a)** du temps calendaire et **b)** du temps thermique écoulé depuis la levée.

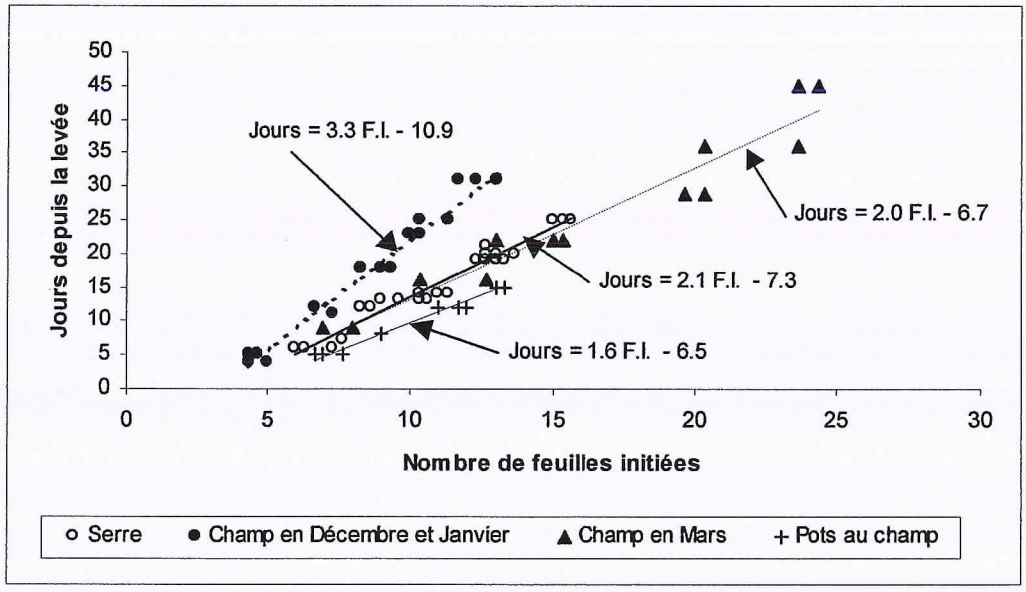

Fig. 4 : Détermination du plastochrone calendaire des feuilles par régression du temps écoulé sur le nombre de feuilles déjà initiées.