Actions en phytotron de la vernalisation et d'éclairements forts sur la structure de l'épi de deux variétés de blé tendre d'hiver (*Triticum aestivum* L.)

François BLONDON & Marie MORRIS

C.N.R.S., Laboratoire du Phytotron, F 91190 Gif-sur-Yvette

RÉSUMÉ

Si l'action de la température sur la maturation du grain de blé est bien connue, il en est autrement de la différenciation de l'inflorescence. Aussi, l'influence de la durée de vernalisation sur la mise en place et le développement ultérieur de l'épi est étudiée sur deux variétés de blé tendre d'hiver, « Courtot » peu exigeante en froid vernalisant et « Hobbit » très exigeante, cultivées soit en polytalle, tritalle ou monotalle en phytotron.

Chez « Courtot », l'allongement de la durée de vernalisation (5 °C, 9 h) réduit le nombre d'épillets en raison de leur différenciation plus rapide, mais elle accroît le nombre de fleurs par épillet. D'autre part, elle augmente la longueur de la tige sans en modifier le nombre de nœuds. Chez « Hobbit », les résultats obtenus montrent une action de la vernalisation sur la modification de structure de l'inflorescence par la réalisation de moins en moins complète de l'induction primaire. Ainsi, sous l'éclairement relativement faible de $310 \mu\text{Em}^{-2} \text{ s}^{-1}$ R.P.A. + $108 \mu\text{Em}^{-2} \text{ s}^{-1}$ infra-rouge (IR), des épillets surnuméraires ou des ramifications de l'épi se développent avec des durées de vernalisation de 70 ou 91 jours. Sous les deux types d'éclairements forts : xénon ($460 \mu\text{Em}^{-2} \text{ s}^{-1}$ R.P.A. + $368 \mu\text{Em}^{-2} \text{ s}^{-1}$ IR) et iodeure métallique ($430 \mu\text{Em}^{-2} \text{ s}^{-1}$ R.P.A. + $172 \mu\text{Em}^{-2} \text{ s}^{-1}$ IR), sans vernalisation la multiplication de l'épi est obtenue. Après vernalisation les épis sont normaux. La valeur des radiations photosynthétiquement actives semble seule importante, les radiations supplémentaires spécialement dans l'infra-rouge n'intervenant que de façon accessoire.

Mots clés additionnels : *Epillets surnuméraires, ramifications de l'épi, ablations de talles.*

SUMMARY

Effects of vernalization and high light intensities on spike structure in two varieties of winter wheat (Triticum aestivum L.) in the phytotron.

Though the effect of temperature on the maturation of wheat grain is well understood, this is not the case for the differentiation of the inflorescence. The effect of the duration of vernalization on the initiation and subsequent development of the spike was therefore studied in two varieties of winter wheat, "Courtot" which does not require long exposures to vernalizing low temperatures and "Hobbit" which has a very high vernalization demand. Plants with one, three or several tillers were grown in the phytotron.

In "Courtot", the lengthening of the duration of vernalization (5 °C, 9 h) reduced the number of spikelets, due to their more rapid differentiation, though it increased the number of flowers per spikelet. It also increased the length of the stem without modifying the number of nodes. In "Hobbit", the results showed the effect of vernalization on the modification of inflorescence structure through progressively less complete realization of the primary induction. Thus, with 70 days or 91 days of vernalization under the relatively low illumination of $310 \mu\text{Em}^{-2} \text{ s}^{-1}$ + P.A.R. + $108 \mu\text{Em}^{-2} \text{ s}^{-1}$ IR, supernumerary spikelets or branched-ear developed. Under the 2 strong illuminations : xenon ($460 \mu\text{Em}^{-2} \text{ s}^{-1}$ P.A.R. + $368 \mu\text{Em}^{-2} \text{ s}^{-1}$ IR) or metallic iodide ($430 \mu\text{Em}^{-2} \text{ s}^{-1}$ P.A.R. + $172 \mu\text{Em}^{-2} \text{ s}^{-1}$ IR), without vernalization there was multiplication of the spike, while with vernalization spikes were normal. Only the quantity of photosynthetically active radiation seemed important, supplementary radiation such as infra-red appearing only accessory.

Additional key words : *Supernumerary spikelets, branched-ear, tiller removal.*

I. INTRODUCTION

Les concepts d'inductions primaire et secondaire établis sur des graminées vivaces (BLONDON, 1968) montrent que la vernalisation peut être considérée comme un cas particulier d'un processus plus général : l'induction primaire. Le rôle des basses températures est d'abaisser les valeurs limites des autres facteurs externes (photopériode, valeur de l'éclairement...) préparant la floraison. Ces concepts ont été généralisés à d'autres graminées dont le blé de printemps (BLONDON & FORRAY, 1974) ; la vernalisation a une action d'autant plus nette, par exemple sur la variété « Florence-Aurore », que les conditions de culture sont ensuite plus défavorables (température élevée, éclairement réduit). De plus, les études réalisées au phytotron sur le blé « Courtot » à faibles exigences de vernalisation (GATE, 1982) montrent que la température agit très tôt sur le rendement potentiel, essentiellement par l'intermédiaire du tallage-épi. Ce dernier, dans les conditions habituelles de culture en champ, intervient en grande partie dans le rendement potentiel (MASLE-MEYNARD, 1980), mais le nombre d'épillets fertiles par épi joue également un rôle important. Les sélectionneurs se sont donc plus particulièrement attachés à rechercher des variétés dont les épis présentent un nombre accru d'épillets ou de fleurs par épillet ou les deux à la fois (DONALD, 1968). Le contrôle génétique du nombre d'épillets et de leur fertilité a été souligné (RAHMAN *et al.*, 1978), mais ces deux caractères sont aussi sous l'influence de l'environnement (FRIEND, 1965 ; HALSE & WEIR, 1970). Cependant, bien que de nombreuses études existent sur l'action de la photopériode qui, généralement, réduit le nombre d'épillets lorsqu'elle s'allonge (FORD *et al.*, 1981), il y a peu d'informations concernant l'action de la température sur les caractéristiques structurales de l'épi. Par exemple, la température agit-elle sur le nombre d'épillets durant la différenciation florale comme le pensent WARRINGTON *et al.* (1977) ou ce nombre est-il fixé antérieurement (KOLDERUP, 1979) ?

Aussi, dans le but de comprendre l'action de la vernalisation sur le développement ultérieur de l'épi, différentes durées de vernalisation ont été étudiées sur deux variétés de blé d'hiver très différentes par leurs exigences de vernalisation. De plus, pour réduire l'hétérogénéité intra et inter plantes, la mise au point d'un matériel simplifié est recherchée.

II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les 2 variétés de blé expérimentées sont « Courtot » et « Hobbit ». « Courtot », sélectionnée par l'I.N.R.A., est peu exigeante en froid. Elle provient d'un croisement entre une lignée mexicaine et une lignée française et possède 2 gènes de nanisme Rht1 et Rht2. Par contre « Hobbit » est très exigeante en froid. Elle possède un gène de nanisme Rht2 (GALE *et al.*, 1981) ; c'est une obtention britannique du Plant Breeding Institute. Les semences utilisées proviennent du laboratoire de l'ITCF à St-Aubin (Essonne).

Les salles à éclairage artificiel du phytotron sont utilisées : éclairage mixte fluorescent et incandes-

cent de $310 \mu\text{Em}^{-2} \text{s}^{-1}$ R.P.A. + $108 \mu\text{Em}^{-2} \text{s}^{-1}$ dans l'infra-rouge (de 700 à 3 000 nm) au niveau des plantes, humidité relative de l'air de 70 p. 100, culture sur laine de verre surmontée de vermiculite arrosée d'une solution nutritive de composition constante (BLONDON, 1964). Pour les expérimentations nécessitant des valeurs et des qualités d'éclairement n'existant pas au phytotron, nous avons utilisé des enceintes climatisées individuelles équipées de 2 types d'éclairement différents : le xénon ($460 \mu\text{Em}^{-2} \text{s}^{-1}$ R.P.A. + $368 \mu\text{Em}^{-2} \text{s}^{-1}$ IR) et l'iodure métallique ($430 \mu\text{Em}^{-2} \text{s}^{-1}$ R.P.A. + $172 \mu\text{Em}^{-2} \text{s}^{-1}$ IR). Les caryopses sont semés à 22°C en 16 h d'éclairement. Au stade 1 feuille, les plantes subissent des traitements vernalisants de durées différentes. La vernalisation se déroule à 5°C en 9 h d'éclairement de $310 \mu\text{Em}^{-2} \text{s}^{-1}$ (fig. 1). Les plantes sont ensuite replacées à 22°C en 16 h d'éclairement. Trois lots de 15 plantes environ sont constitués pour chaque type de culture expérimenté (monotalle, tritalle et polytalle) et pour chaque condition expérimentale réalisée. Les plantes sont cultivées individuellement dans des pots de 8 à 16 cm de diamètre, celui-ci variant suivant le type de culture et la croissance atteinte par la plante expérimentée. Il y a de 16 à 40 plantes par m^2 .

En culture monotalle, la talle principale est maintenue unique par ablations successives au scalpel des talles axillaires et de leurs feuilles axillantes au fur et à mesure de leur apparition. Un 2^e type de culture est la tritalle où seules sont conservées, par ablation des autres talles et des feuilles axillantes correspondantes, la talle principale et les 2 premières talles axillaires apparues (nombre de talles-épis généralement atteint en culture). Un 3^e type est constitué par la plante tallant sans facteur limitant et abondamment : la polytalle.

Pour les tritalles et les polytalles, les mesures sont effectuées uniquement sur la talle principale, préalablement marquée. Les critères de mesure sont les suivants :

A. Vitesse de développement

1. Notation du stade d'initiation florale (stade double-ride)

Celui-ci est repéré par des dissections (régulièrement effectuées sous la loupe, G = 40) de 2 plantes du lot,

Figure 1

Traitements vernalisants subis par « Courtot » et « Hobbit », cultivés soit en monotalle, soit en tritalle, soit en polytalle.

Vernalizing treatments on "Courtot" and "Hobbit", cultivated with one, three or several tillers.

quotidiennement à l'approche de l'initiation florale prévisible en raison de la connaissance de la plante. L'évolution ultérieure de l'apex est examinée jusqu'à l'épiaison. Les stades retenus sont brièvement décrits ici :

- *stade apex végétatif* : il produit des feuilles ;
- *stade double-ride* (DR) : les ébauches d'épillets apparaissent à l'aisselle des ébauches foliaires ;
- *stade primordia* : les ébauches d'épillets (primordia) sont bien visibles, les ébauches foliaires ont avorté ;
- *stade B1* : ce stade marque l'apparition des ébauches de glumes (2 renflements latéraux de part et d'autre de chaque primordium) ;
- *stade B2* : apparition des ébauches de glumelles ;
- *stade C1* : différenciation d'ébauches d'anthères ;
- *stade C2* : différenciation d'ébauches de l'ovaire et des stigmates.

2. Notation du stade épiaison

L'épi émerge totalement hors de la gaine de la dernière feuille.

B. Croissance

Le critère de croissance, mesuré sur la talle principale des tritales et des polytalles et sur la monotalle, est la longueur de la tige à maturité. Le nombre d'entre-nœuds dont la longueur est supérieure à 1,5 cm est très peu variable.

C. Caractéristiques structurales de l'épi

Sur la talle principale des mono, tri et polytalles, les caractéristiques structurales de l'épi sont définies par le nombre d'épillets et par le nombre de fleurs produits par ceux-ci suivant leur rang.

D. Traitement statistique des résultats

Le test appliqué pour l'analyse de variance est le F de Fischer (SNEDECOR & COCHRAN, 1957). Pour tester l'interaction entre différents traitements comme la durée de vernalisation et le type de culture, nous avons procédé à une analyse de variance à 2 voies. N'ayant pas le même nombre d'individus dans chaque classe, nous avons fait des tirages aléatoires de façon à rendre les effectifs égaux. Lorsqu'il n'y a pas d'interaction ou que nous testons uniquement un traitement, nous utilisons l'analyse de variance à 1 voie.

III. RÉSULTATS

A. Durées différentes de vernalisation et éclaircissement du phytotron mixte fluorescent et incandescent ($310 \mu\text{Em}^{-2} \text{s}^{-1}$)

1. Vitesse de développement

a) Initiation florale

Le nombre de jours nécessaires à l'initiation florale (DR) est compté à partir du retour des plantes à 22°C

constants en 16 h d'éclaircissement. L'initiation florale est d'autant plus rapide que les plantes ont subi une plus longue durée de vernalisation (fig. 2). En outre, la somme de températures du semis à l'initiation florale est plus faible lorsque les plantes sont vernalisées plus longtemps (pour « Courtot » : sans vernalisation, $1\,188^\circ\text{C}$; avec 23 et 49 j de vernalisation, 731°C et 707°C ; pour « Hobbit » : sans vernalisation, $1\,804^\circ\text{C}$; avec 70 et 91 j de vernalisation, 900°C et 873°C).

Chez « Courtot », les monotalles ne sont pas initiées floralement avant les tritales ou les polytalles. Par contre, chez « Hobbit », la monotalle présente une tendance, bien que non significative, à l'initiation plus précoce (tabl. 1).

b) Epiaison (tabl. 1)

Pour « Courtot », la somme de températures, depuis le semis, nécessaire à l'épiaison des plantes est d'autant plus faible que la durée de vernalisation est plus longue. Les polytalles présentent une épiaison plus homogène que les tritales et monotalles et ce fait est d'autant plus marqué que la durée de vernalisation est plus longue.

Pour « Hobbit », les plantes n'épient pas quelle que soit la somme de températures si elles n'ont pas eu de vernalisation préalable. Elles s'initient mais, par la suite, l'apex avorte à son sommet et les primordia évoluent en talles végétatives (fig. 3). Lorsque les plantes sont vernalisées 70 ou 91 j, elles épient pour une somme de températures sensiblement identique. Il n'y a pas de différence nette entre les homogénéités d'épiaison pour ces 2 durées de vernalisation. Par contre, à la différence de « Courtot », les monotalles présentent une meilleure homogénéité d'épiaison que les polytalles (5 j au lieu de 11 j).

Figure 2

Nombre de jours nécessaires à l'initiation florale (DR) de 2 variétés de blé, « Courtot » et « Hobbit », cultivées à 22°C 16 h, en fonction du nombre de jours de vernalisation préalable.

Days to double ridge of two cultivars of wheat, "Courtot" and "Hobbit", cultivated at 22°C 16 h in relation to number of days of previous vernalization.

TABLEAU 1

Influence de la durée de vernalisation et de l'éclairement du phytotron ($310 \mu\text{Em}^{-2} \text{s}^{-1}$) sur l'épiaison, la longueur de la tige et les caractéristiques structurales de l'épi.

Effects of vernalization and phytotron illumination ($310 \mu\text{Em}^{-2} \text{s}^{-1}$) on heading stage, length of the culm and structural characteristics of the spike.

Variétés	Vernalisation en nombre de jours	Types de culture	Initiation florale (en jours depuis le semis)	Temps (a)	Epiaison Homogénéité (b)	Σ de t °C (c)	Longueur de tige (cm)	Nombre d'épillets (d)	Nombre de fleurs/épillet
Courtot	0 (témoin)	Monotalles	57	109	24	2 398	17,9 $\pm$ 7,6	25,5 (+ 2,7)	4,5 $\pm$ 0,7
		Tritalles	54	115	17	2 530	20,5 $\pm$ 6,9	18,2 (+ 7,8)	4,5 $\pm$ 0,4
		Polytalles	53	84	17	1 848	35,2 $\pm$ 3,0	20,5	3,8 $\pm$ 0,3
	23	Mono	51	97	18	1 743	28,1 $\pm$ 3,8	23	4,6 $\pm$ 0,5
		Tri	52	90	13	1 589	29,1 $\pm$ 3,6	18,3	4,8 $\pm$ 0,2
		Poly	52	83	10	1 435	33,5 $\pm$ 1,3	18,0	4,1 $\pm$ 0,6
	49	Mono	70	100	13	1 367	32,8 $\pm$ 6,0	20,3	5,6 $\pm$ 0,4
		Tri	70	99	15	1 345	37,3 $\pm$ 2,4	19,5	5,6 $\pm$ 0,3
		Poly	70	100	9	1 367	39,0 $\pm$ 2,8	18,4	4,6 $\pm$ 0,5
	0 (témoin)	Mono	80	Pas d'épiaison					
		Tri	82						
		Poly	82						
Hobbit	70	Mono	95	135	5	1 780	29,6 $\pm$ 3,4	24,0 (+ 3,6)	7,9 $\pm$ 1,1
		Tri	95	135	8	1 780	28,8 $\pm$ 2,9	24,7 (+ 2,0)	7,9 $\pm$ 1,0
		Poly	93	135	11	1 780	39,0 $\pm$ 5,4	24,4 (+ 1,2)	5,5 $\pm$ 0,2
	91	Mono	109	149	5	1 731	33,4 $\pm$ 2,2	25,1 (+ 9,0)	7,5 $\pm$ 1,1
		Tri	110	149	6	1 731	39,6 $\pm$ 3,8	24,8 (+ 3,1)	6,2 $\pm$ 0,5
		Poly	110	151	11	1 775	47,5 $\pm$ 2,1	24,8 (+ 5,0)	6,0 $\pm$ 0,5

(a) Nombre de jours nécessaires du semis à l'épiaison de la moitié des plantes du lot ; days from sowing to heading for half the plants of the treatment.

(b) Nombre de jours séparant la première de la dernière épiaison des plantes du lot ; days between the heading of the first and the last plant of the treatment.

(c) Somme de température du semis à l'épiaison pour la moitié des plantes du lot ; sum of temperatures (base 0 °C) from sowing to heading for half the plants of the treatment.

(d) Les épillets surnuméraires figurent entre parenthèses ; supernumerary spikelets are shown in brackets.

2. Longueur de la tige et caractéristiques structurales de l'épi

a) Longueur de la tige (fig. 4)

La tige est d'autant plus courte que la vernalisation est plus brève et que la plante est monotalle. Ces faits sont valables pour les 2 variétés bien que chez « Hobbit », l'absence de vernalisation ne permette qu'un début d'élongation de la tige. Le nombre d'entre-nœuds dont la longueur est supérieure à 1,5 cm est pratiquement invariable quels que soient la durée de vernalisation et le type de culture. Il est de 4 ou 5 pour « Hobbit » et « Courtot ».

b) Caractéristiques structurales de l'épi (fig. 5)

Chez « Courtot », un allongement de la durée de vernalisation provoque une diminution du nombre d'épillets. Pour une même durée de vernalisation, la monotalle présente toujours un nombre d'épillets plus élevé que la tritalle ou la polytalle. Les plantes non vernalisées développent beaucoup d'épillets, mais il est à remarquer que ce phénomène est dû, en partie, à la mise en place de structures particulières : les épillets « doubles » (2 épillets sont superposés au même point d'insertion) et les épillets « triples » (fig. 6) (l'épillet

supérieur de l'épillet « double » est incomplètement différencié). Ces structures s'observent en général, du 3^e au 10^e rangs d'épillets et n'existent pas chez la polytalle.

Chez « Hobbit », la vernalisation provoque une augmentation du nombre d'épillets. La monotalle possède plus d'épillets que les 2 autres types de culture. Pour une durée de vernalisation de 70 j, l'épi présente des ramifications (fig. 6) : dans la partie sub-basale de l'épi, certaines fleurs peuvent être remplacées par des épillets. D'autre part, des épillets « télescopiques » peuvent se développer par allongement et augmentation des articles du rachillet (fig. 6). Pour une durée de vernalisation un peu plus longue (91 j) ces structures ne s'observent pas, mais par contre de nombreux épillets doubles apparaissent sur l'axe de l'épi. A l'opposé de « Courtot », les 2 épillets d'un épillet « double » renferment le même nombre de fleurs.

Chez « Courtot », le nombre de fleurs par épillet augmente en fonction du traitement vernalisant. Il semble qu'il y ait un phénomène de compensation, car si le nombre d'épillets est faible, le nombre de fleurs par épillet se trouve augmenté. La polytalle présente un nombre de fleurs par épillet plus faible que celui de la monotalle ou de la tritalle.

Figure 3

Eclatement du méristème d'une monotalle de blé, variété « Hobbit ».

Burst of the meristem of a one-tiller wheat, cultivar "Hobbit".

mt : méristème de talle ; meristem of a tiller.

F : ébauche foliaire ; appearance of a young leaf.

Chez « Hobbit », la vernalisation semble réduire le nombre de fleurs par épillet bien que ce fait ne soit pas significatif, tous types de culture confondus (tabl. 2).

B. Durées différentes de vernalisation et éclairagements forts : xénon ($460 \mu\text{Em}^{-2} \text{s}^{-1}$) ou iode métallique ($430 \mu\text{Em}^{-2} \text{s}^{-1}$)

La valeur de l'éclairement, tout comme la température, est un facteur de l'induction primaire. C'est pourquoi, nous avons réalisé des expériences en utilisant les éclairagements xénon ($460 \mu\text{Em}^{-2} \text{s}^{-1}$ R.P.A.) et iode métallique ($430 \mu\text{Em}^{-2} \text{s}^{-1}$ R.P.A.) plus forts que celui des salles à éclairage artificiel du phytotron et de spectres différents particulièrement dans l'infra-rouge (fig. 7).

Le schéma expérimental est similaire à celui utilisé pour les expériences réalisées sous l'éclairement du phytotron. Les plantes, après avoir subi une vernalisation (5°C , 9 h en éclairage phytotron de $310 \mu\text{Em}^{-2} \text{s}^{-1}$) de 49 j pour « Courtot » et de 91 j pour « Hobbit », sont ensuite replacées sous les éclairagements xénon ou iode métallique. Des lots témoins, sans vernalisation, sont également constitués.

Figure 4

Influence de la durée de vernalisation (5°C , 9 h) et du type de culture sur la longueur de la tige de la talle principale des 2 variétés de blé, « Courtot » et « Hobbit ». Les mesures sont effectuées à la récolte.

Effects of duration of vernalization and of the type of culture on the length of the main culm of 2 cultivars, "Courtot" and "Hobbit". Measures are made at harvest.

TABLEAU 2

Tableau-résumé de l'analyse de variance à 2 voies.

Table of two-way analysis of variance.

Variétés	Caractères	Vernalisation	Types de culture	Interaction
Courtot	Longueur de la tige	**	**	*
	Nombre d'épillets/épi	**	NS	NS
	Nombre de fleurs/épillet	**	**	NS
Hobbit	Longueur de la tige	**	**	*
	Nombre d'épillets/épi	**	**	NS
	Nombre de fleurs/épillet	NS	**	**

* : différence significative à 5 % ; significant at 5 %.

** : différence significative à 1 % ; significant at 1 %.

NS : différence non significative au seuil de 5 % ; non significant at 5 %.

Figure 5

Influence de la vernalisation (5 °C, 9 h) et du type de culture sur le nombre d'épillets par épi et sur le nombre de fleurs par épillet de 2 variétés de blé, « Courtot » et « Hobbit ».

Effects of vernalization (5 °C, 9 h) and of different types of culture on the spikelet number per spike and on the flower number per spikelet of 2 cultivars, "Courtot" and "Hobbit".

1. Épiaison (tabl. 3)

Pour « Courtot », les plantes d'un même lot (monotalles, tritalles et polytalles) vernalisées 49 j, épiant toutes le même jour. Par contre, les plantes non vernalisées ne présentent pas une épiaison homogène (écart d'une vingtaine de jours entre les plantes).

Chez « Hobbit », les plantes non vernalisées épiant, mais de façon anormale. En effet, les apex s'initient mais par la suite éclatent en donnant de nouvelles talles dont certaines parviennent jusqu'à l'épiaison (fig. 8). La vernalisation préalable permet une épiaison plus homogène et plus précoce (en jours et en somme de températures).

2. Caractéristiques structurales de l'épi (tabl. 3)

La vernalisation provoque une diminution du nombre d'épillets chez « Courtot » sous les 2 éclaircissements considérés. L'éclaircissement xénon favorise l'apparition d'épillets « doubles » chez les plantes non vernalisées.

Chez « Hobbit », les plantes non vernalisées présentent un développement anormal puisqu'il y a éclatement de l'apex et développement de nouvelles talles qui parviennent à l'épiaison. Cependant, des observations sont effectuées sur les talles principales issues de ces éclatements. Il apparaît alors, que la vernalisation favorise l'augmentation du nombre d'épillets, ainsi que du nombre de fleurs par épillet. De plus, les épis formés sont tout à fait normaux : ils ne présentent pas d'épillets surnuméraires. Les forts éclaircissements ont donc eu pour effet de permettre une réalisation plus complète de l'induction primaire.

IV. DISCUSSION ET CONCLUSION

De nombreux auteurs ont étudié l'action de la température sur le blé, mais sans distinguer les phases précises où elle intervient (FRIEND, 1965 ; THORNE *et al.*, 1968 ; RAWSON, 1970 ; HALSE & WEIR, 1974 ; HALLORAN & PENNELL, 1982). Les auteurs se sont également heurtés à l'hétérogénéité intra et inter plantes. Aussi, un matériel simplifié est parfois recherché (KEMP & WHINGWIRI, 1980).

Nos résultats montrent que la longueur des tiges, sans modification du nombre d'entre-nœuds (supérieurs à 1,5 cm) chez « Courtot » et « Hobbit » est d'autant plus grande que la vernalisation est plus longue et la plante polytalle. La synthèse des gibbérellines serait accrue par la vernalisation ce qui provoquerait une croissance supérieure de la tige. Les gibbérellines étant concentrées surtout dans les jeunes feuilles (EVANS *et al.*, 1975), leurs ablations successives entraîneraient une réduction de la longueur des tiges des monotalles. En outre, des processus de cicatrisation interviennent.

Des auteurs ont souligné la relation qui existe entre l'activité de croissance de la zone sous-apicale et l'activité organogène des méristèmes terminaux de la talle principale du blé (VINCENT *et al.*, 1977 ; MALVOISIN, 1981). Mais, tenter de lier étroitement une elongation de la tige et une activité d'organogenèse florale du méristème est difficile dans la mesure où il est possible de dissocier expérimentalement cette elongation du développement floral (BLONDON, 1964 ; HAMA RASHID & HALLORAN, 1984). En outre, les gibbérellines intervenant dans la différenciation florale et l'elongation de la tige sont probablement de natures différentes. RADLEY (1970) mesure d'ailleurs une quantité supérieure de gibbérellines chez les blés nains par rapport aux autres variétés, ce qui pose le problème de leur utilisation.

Nos travaux réalisés sur « Courtot » montrent que le nombre d'épillets diminue d'autant plus que la durée de vernalisation est plus longue. Ces résultats sont en accord avec ceux de RAWSON (1970). Il considère, en effet, que plus la durée de l'initiation florale à l'épiaison est courte, moins le nombre d'épillets par épi est grand. Ainsi, les températures basses, appliquées avant la différenciation florale, augmentent la vitesse de différenciation des épillets surtout chez les monotalles et agissent donc sur le nombre de sites potentiels.

Figure 6

Différents types d'inflorescences obtenues avec détails de l'évolution de l'épillet.

Different kinds of inflorescences obtained, with the detail of a spikelet evolution.

Les variations de structure de l'épi, obtenues chez « Hobbit », en relation avec la vernalisation et la valeur de l'éclairement sont particulièrement intéressantes (MORRIS, 1984). En effet, il y a une gradation dans la modification de structure de l'inflorescence en fonction de la quantité d'induction primaire reçue. Celle-ci est provoquée par l'interaction température basse-éclairage fort (BLONDON, 1976). Avec les conditions expérimentales réalisées nous observons 6 stades : a) l'épi est normal pour une induction complète (91 j de vernalisation puis éclairage fort) ; b) apparition dans l'épi de quelques épillets télescopiques (91 j de vernalisation et éclairage mixte fluorescent et incandescent) ; c) épi avec épillets doubles (mêmes conditions que précédemment) ; d) épi ramifié ; des épillets potentiels de la base donnent des épis (70 j de vernalisation et éclairage mixte fluorescent et incandescent) ; e) multiplication de l'épi : le méristème initié floralement donne naissance à plusieurs

6a. épi normal ; normal spike.

6b. épi avec épillets télescopiques ; spike with telescopic spikelets.

6c. épi avec épillets doubles ; spike with twin spikelets.

6d. épi avec épillets triples ; spike with « triple spikelets ».

6e. épi présentant des ramifications ; branched ear.

6f. multiplication de l'épi ; multiplication of the spike.

talles produisant chacune un épi (pas de vernalisation et éclairage fort) ; f) le méristème initié floralement produit des talles végétatives par suite de l'arrêt de l'engagement dans la voie florale (pas de vernalisation et éclairage mixte fluorescent et incandescent).

Ces curiosités montrent qu'une induction primaire complète, s'effectuant avant la différenciation florale, est nécessaire à l'accomplissement du développement d'un épi normal. Elles ont probablement peu de valeur au point de vue de l'évolution ou de la systématique, mais elles mettent en lumière la plasticité qu'il est possible d'obtenir en morphogénèse. Cette potentialité d'exprimer des structures surnuméraires a été soulignée par différents auteurs (SHARMAN, 1967 ; CHAUSSAT, 1970 ; RAWSON & RUWALI, 1972a et b), mais ils agissent essentiellement durant la différenciation florale, soit sur l'induction secondaire par la photopériode courte. PENNELL & HALLORAN (1984) voient dans ces structures surnuméraires un critère de

Figure 7

Répartition spectrale de l'émission des diverses sources de lumière utilisées.

Spectral distribution emission of the different light sources used.

7a. « phytotron » mixte fluorescent et incandescent ; "phytotron" light : fluorescent + incandescent lamps.

7b. lampe au xénon avec filtre thermique ; Xenon lamp with thermal filter.

7c. lampes à iodure métallique (Osram HQI 3,5 kW) ; Metal iodide lamps (Osram HQI 3,5 kW).

sélection possible. Cependant dans nos expérimentations quel que soit le type de culture (monotalle, tritalle ou polytalle), le nombre maximum de rangs d'épillets est de 25.

Le nombre de fleurs augmente lorsque le nombre d'épillets diminue ; d'étroites corrélations existent donc au sein de l'épi. La différenciation des épillets débute au pôle distal du tiers inférieur de l'épi et s'effectue progressivement en direction acropète et

Figure 8

Epiaison d'une monotalle de la variété « Hobbit », non vernalisée, obtenue par éclatement de l'apex (cf. fig. 6f).

Abnormal heading of a non-vernalized one-tiller plant, cv. "Hobbit", obtained after bursting of the apex (see fig. 6f).

basipète. Ce phénomène pourrait être lié à un gradient de saccharose dépendant des facteurs de l'environnement (MOHAPATRA *et al.*, 1983). D'après nos observations, la différenciation des épillets semble s'arrêter lorsque les étamines apparaissent dans la 1^{re} fleur formée.

Nos expérimentations ont été conduites sous une photopériode de 16 h à une température de 22 °C. Des études existent sur l'action de la photopériode qui, d'une façon générale, réduit le nombre d'épillets lorsqu'elle s'allonge (FORD *et al.*, 1981). La vernalisation serait contrôlée par 4 gènes majeurs. D'après FLOOD & HALLORAN (1984) il semble que ces gènes cessent d'agir après l'initiation florale.

Bien que les chromosomes du groupe V soient impliqués dans la régulation des exigences de vernalisation et de résistance au froid (à -6 °C et -12 °C), CAHALAN & LAW (1979) ont montré que ces caractères n'étaient pas liés pour les génotypes étudiés. Cependant, la durée de vernalisation modifie, comme nous l'avons mis en évidence, la structure de l'inflorescence. L'action du froid peut être remplacée par un fort éclaircissement dont la valeur des radiations photosynthétiquement actives semble seule impor-

TABLEAU 3

Influence de la durée de vernalisation et d'éclairements forts (xénon : $460 \mu\text{Em}^{-2} \text{s}^{-1}$; iode métallique : $430 \mu\text{Em}^{-2} \text{s}^{-1}$) sur l'épiaison, la longueur de la tige et les caractéristiques structurales de l'épi.

Effects of vernalization and high light intensities (xenon, metallic iodide) on heading, length of culm and structural characteristics of the spike.

Variétés	Vernalisation en nombre de jours	Eclairements	Types de culture	Temps (a)	Epiaison Homogénéité (b)	Σ de t °C (c)	Longueur de tige (cm)	Nombre d'épillets (d)	Nombre de fleurs/épillet
Courtot	0 (témoin)	Xénon	Monotalles	77	18	1 694	22,6 ± 8,5	28,0 (+ 3,0)	3,8 ± 0,9
			Tritalles	77	20	1 694	25,5 ± 4,4	22,0 (+ 12,2)	3,9 ± 0,5
			Polytalles	69	13	1 518	38,8 ± 2,2	23,2 (+ 1,6)	3,3 ± 0,8
		Iodure métallique	Mono	87	20	1 914	31,1 ± 4,5	26,4 (+ 0,9)	4,1 ± 0,2
			Tri	87	11	1 914	31,6 ± 4,3	24,1 (+ 1,5)	4,1 ± 0,4
			Poly	77	34	1 694	33,1 ± 4,9	16,1	3,3 ± 0,5
	49	Xénon	Mono	90	1	1 147	35,0 ± 6,0	16,5	3,9 ± 1,0
			Tri	90	0	1 147	36,5 ± 0,6	16,5	3,8 ± 0,2
			Poly	90	0	1 147	32,5 ± 0,7	18,0	3,5 ± 0,4
		Iodure métallique	Mono	85	0	1 037	31,3 ± 3,1	17,3	3,9 ± 0,1
			Tri	85	0	1 037	31,5 ± 1,3	17,3	3,7 ± 0,2
			Poly	85	0	1 037	27,3 ± 1,2	17,7	3,4 ± 0,3
Hobbit	0 (témoin)	Xénon	Mono	152	5	3 344	31,0 ± 21,7	14,3 (+ 1,0)	5,0 ± 0,5
			Tri	144	7	3 168	37,0 ± 8,3	23,0	6,2 ± 0,9
			Poly	153	7	3 366	44,5 ± 0,7	22,0	4,7 ± 0,4
		Iodure métallique	Mono	137	3	3 014	—	17,0 (+ 1,0)	4,9 ± 0,7
			Tri	136	6	2 992	—	22,0	6,0 ± 0,4
			Poly	147	6	3 234	46,7 ± 5,6	22,6	4,6 ± 0,3
	91	Xénon	Mono	134	3	1 401	55,7 ± 1,2	25,0 (+ 0,7)	6,9 ± 0,7
			Tri	136	4	1 445	55,3 ± 1,5	24,3	6,5 ± 0,5
			Poly	134	3	1 401	50,7 ± 2,3	22,3	5,6 ± 0,2
		Iodure métallique	Mono	132	2	1 357	52,0 ± 1,0	25,0	7,2 ± 0,2
			Tri	131	3	1 335	53,3 ± 4,3	23,5	7,2 ± 0,5
			Poly	131	4	1 335	52,3 ± 1,5	23,7	5,4 ± 0,6

(a) Nombre de jours nécessaires du semis à l'épiaison de la moitié des plantes du lot ; days from sowing to heading for half the plants of the treatment.

(b) Nombre de jours séparant la première de la dernière épiaison des plantes du lot ; days between the heading of the first and the last plant of the treatment.

(c) Somme de température du semis à l'épiaison pour la moitié des plantes du lot ; sum of temperatures from sowing to heading for half the plants of the treatment.

(d) Les épillets surnuméraires figurent entre parenthèses ; supernumerary spikelets are shown in brackets.

tante, les radiations supplémentaires spécialement dans l'infra-rouge (700 nm à 3 000 nm) n'intervenant que de façon accessoire. Ces faits doivent être pris en compte dans la modélisation du développement du blé d'hiver en faisant intervenir l'interaction température basse-valeur de l'éclairement des radiations photosynthétiques actives (R.P.A.).

Pour bien comprendre l'influence d'un facteur sur le développement du blé, il est nécessaire de le faire agir durant les différentes phases du développement.

Aussi, il reste à étudier l'action de diverses températures, appliquées après une vernalisation optimale, durant la différenciation de l'inflorescence et son développement. Un matériel homogène, comme la monotalle, se révèle indispensable pour réaliser cette étude avant de l'envisager sur un matériel plus complexe faisant intervenir l'interaction entre talles d'une plante.

Reçu le 4 février 1985.

Accepté le 9 mai 1985.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Blondon F.**, 1964. Contribution à l'étude du développement des Graminées fourragères : ray grass et dactyle. *Rev. Gén. Bot.*, **71**, 293-358.
- Blondon F.**, 1968. *Facteurs externes et déterminisme floral d'un clone de Dactylis glomerata L.* Thèse d'Etat, Paris, CNRS n° A0 2522, 131 p.
- Blondon F.**, 1976. Interactions de la lumière et de la température sur la floraison : les concepts d'induction primaire et d'induction secondaire. Dans « *Etudes de Biologie Végétale. Hommage au Professeur P. CHOUARD* ». L. Jean, Imp., 355-367.
- Blondon F., Forray C.**, 1974. Influence de la vernalisation sur le développement de deux variétés de blé de printemps, à précocité éloignée. *C. R. Acad. Agric. Fr.*, **60**, 905-919.
- Cabalan C., Law C. N.**, 1979. The genetical control of cold resistance and vernalization requirement in wheat. *Heredity*, **42**, 125-32.
- Chaussat R.**, 1970. Ramification de l'épi de blé (*Triticum aestivum* L.) sous l'effet de l'alimentation minérale et de traitements photopériodiques. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, **270**, 86-89.
- Donald C. M.**, 1968. The breeding of crop ideotypes. *Euphytica*, **17**, 385-403.
- Evans L. T., Wardlaw I. F., Fischer R. A.**, 1975. Wheat, 101-149. in EVANS L. T., « *Crop physiology some case histories* », Camb. Univ. Press, London, 374 p.
- Flood R. G., Halloran G. M.**, 1984. The nature and duration of gene action for vernalization response in wheat. *Ann. Bot.*, **53**, 363-368.
- Ford M. A., Austin R. B., Angus W. J., Sage G. C. M.**, 1981. Relationships between the responses of spring wheat genotypes to temperature and photoperiodic treatments and their performance in the field. *J. Agric. Sci., Camb.*, **96**, 623-34.
- Friend D. J.**, 1965. Ear length and spikelet number of wheat grown at different temperatures and light intensities. *Can. J. Bot.*, **43**, 345-353.
- Gale M., Marshall A., Rao M.**, 1981. A classification of the Norin 10 and Tom Thumb dwarfing genes in British, Mexican, Indian and other hexaploid bread wheat varieties. *Euphytica*, **20**, 355-361.
- Gate P.**, 1982. *Influence de la température sur le développement d'un type variétal de blé tendre d'hiver (var. « Courtot »)*. D.E.A. Université Paris VI, 52 p.
- Halloran G. M., Pennell A. L.**, 1982. Duration and rate of development phases in wheat in two environments. *Ann. Bot.*, **49**, 115-121.
- Halse N. J., Weir R. N.**, 1970. Effects of vernalization, photoperiod and temperature on phenological development and spikelet number of Australian wheat. *Aust. J. Agric. Res.*, **21**, 383-393.
- Halse N. J., Weir R. N.**, 1974. Effects of temperature on spikelet number of wheat. *Aust. J. Agric. Res.*, **25**, 687-695.
- Hama Rashid A., Halloran G. M.**, 1984. Influence of photoperiod on culm elongation and apical development in semi-dwarf and standard height wheats. *Ann. Bot.*, **54**, 375-382.
- Kemp P. R., Whingwiri E. E.**, 1980. Effect of tiller removal and shading on spikelet development and yield components of the main shoot of wheat and on the sugar concentration of the ear and flag leaf. *Aust. J. Plant Physiol.*, **7**, 501-510.
- Kolderup F.**, 1979. Application of different temperatures in three growth phases of wheat. *Acta Agr. Scand.*, **29**, 11-16.
- Malvoisin P.**, 1981. *Le déroulement de l'organogénèse et de la croissance du maître-brin du blé (Triticum aestivum L.)*. Thèse Doct. Ing., Univ. Paris Sud, Orsay, n° 466, 110 p.
- Masle-Meynard J.**, 1980. *L'élaboration du nombre d'épis chez le blé d'hiver. Influences de différentes caractéristiques de la structure du peuplement sur l'utilisation de l'azote et de la lumière*. Thèse Doct. Ing., INA PG., Paris, 274 p.
- Mohapatra P. K., Aspinall D., Jenner C. F.**, 1983. Photoperiod, photon exposure and the growth and sucrose content of the wheat shoot apex. *Aust. J. Plant Physiol.*, **10**, 493-502.
- Morris M.**, 1984. *Contribution à l'étude de l'action de la température sur la mise en place et la différenciation de l'épi de 2 variétés de blé tendre d'hiver (Triticum aestivum L.). var. « Courtot » et « Hobbit »*. D.E.A., Paris VI, CNRS-Gif, 45 p.
- Pennell A. L., Halloran G. M.**, 1984. Influence of time of sowing, photoperiod, and temperature on supernumerary spikelet expression in wheat (*Triticum*). *Can. J. Bot.*, **62**, 1687-1692.
- Radley H.**, 1970. Comparison of endogenous gibberellins and response to applied gibberellin of some dwarf and tall wheat cultivars. *Planta, Berl.*, **92**, 292-320.
- Rahman M. S., Halloran G. M., Wilson J. H.**, 1978. Genetic control of spikelet number per ear with particular reference to rate of spikelet initiation in hexaploid wheat. *Triticum aestivum* L. *em. Thell. Euphytica*, **27**, 69-74.
- Rawson H. M.**, 1970. Spikelet number, its control and relation to yield per ear in wheat. *Aust. J. Biol. Sci.*, **23**, 1-15.
- Rawson H. M., Ruwali K. N.**, 1972a. Branched ears in wheat and yield determination. *Aust. J. Agric. Res.*, **23**, 541-549.
- Rawson H. M., Ruwali K. N.**, 1972b. Ear branching as a means of increasing grain uniformity in wheat. *Aust. J. Agric. Res.*, **23**, 557-559.
- Sharman B. C.**, 1967. Interpretation of the morphology of various naturally occurring abnormalities of the inflorescence of wheat (*Triticum*). *Can. J. Bot.*, **45**, 2073-2080.
- Snedecor G., Cochran N.**, 1957. *Méthodes statistiques*. Acta, 6^e éd., 649 p.
- Thorne G. N., Ford M. A., Watson D. J.**, 1968. Growth development and yield of spring wheat in artificial climates. *Ann. Bot.*, **32**, 425-446.
- Vincent A., Farcy E., Suty L.**, 1977. *Sur la logique du blé*. Doc. ronéoté, I.N.R.A., Station d'Amélioration des plantes de Dijon.
- Warrington I. J., Dunstone R. L., Green L. M.**, 1977. Temperature effects at three development stages on the yield of the wheat ear. *Aust. J. Agric. Res.*, **28**, 11-27.