

Étude originale

Caractérisation de l'agrobiodiversité de l'agrosystème aux gènes

Variabilité de la vitesse de développement chez le sorgho cultivé (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) et relation avec le photopériodisme

Benoît Clerget

Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement (Cirad)/International Crops Research Institute for the Semi-Arid Tropics (ICRISAT),
Projet Écophysologie,
BP 320,
Bamako
Mali
<benoit.clerget@cirad.fr>

Résumé

La vitesse de développement des sorghos fortement photopériodiques et par conséquent tardifs adaptés aux savanes d'Afrique de l'Ouest est ralentie pendant les phases de montaison et de développement de la panicule. Cette lenteur du développement, exprimée par un long phyllochrone, ou temps écoulé entre l'apparition de deux feuilles successives, est en relation avec la taille limitée des panicules des sorghos tardifs. Par conséquent, une modification de la vitesse de développement de la plante pourrait être une voie pour augmenter le potentiel de rendement de ce type de variétés. La variabilité pour ce caractère a été recherchée dans la mini *core collection* de sorgho du Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement (Cirad) et n'a pas été décelée. Au contraire, les vitesses de développement sont apparues homogènes au sein de l'espèce. Aucune variation du phyllochrone initial, depuis la levée, n'a été montrée et en dépit de la grande variabilité du phyllochrone secondaire, exprimé pendant la montaison, il n'a pas été mis en évidence de différence significative entre variétés de même maturité. Le phyllochrone secondaire, fortement corrélé à la durée de la phase végétative, est apparu comme l'une des fonctions affectées par la réponse photopériodique.

Mots clés : agrobiodiversité ; phénologie ; photopériode ; *Sorghum bicolor*.

Thèmes : physiologie ; productions végétales.

Abstract

Variability in the rate of development of cultivated sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) and relationship with photoperiod sensitivity

The rate of development of highly photoperiodic and consequently late sorghums adapted to the West-African savannas is reduced during the phases of jointing and panicle development. Slow development, expressed by a long phyllochron or time between the appearances of two successive leaves, is related to the limited size of the panicles of late sorghums. Therefore, variation for phyllochron during plant development could be a way of increasing the potential grain yield of this type of sorghum. Variability for this trait was assessed in the Cirad (Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement) sorghum mini core-collection but none was detected. On the contrary, the rates of development appear to be homogeneous within the species. There was no significant variation observed for the initial phyllochron, following emergence. Although there was large variation in the secondary phyllochron expressed during the jointing period, there were no significant differences among varieties of a similar maturity. Secondary phyllochron was strongly correlated with vegetative phase duration and thus appears to be one of the functions affected by the photoperiod-sensitive response.

Key words: agrobiodiversity; phenology; photoperiod; *Sorghum bicolor*.

Subjects: physiology; vegetal productions.

L'apex des tiges des plantes assure la production régulière de nouveaux blocs de construction identiques, les phytomères. Chacun d'eux est constitué d'une feuille, d'un nœud, d'un entre-nœud et d'un apex axillaire pouvant donner naissance à une nouvelle ramification. Le rythme de ce développement est très régulier lorsqu'il est exprimé en temps thermique ou somme des températures. Il est constant au cours de la phase végétative mais il varie avec les conditions environnementales régnantes au moment de l'émergence de la plantule (Bauer *et al.*, 1984 ; Ellis et Russell, 1984 ; Craufurd et Bidinger, 1988 ; Birch *et al.*, 1998 ; Craufurd *et al.*, 1998). Ce rythme de développement est exprimé grâce au phyllochrone ou au plastochrone : ce sont les intervalles de temps entre l'apparition de deux feuilles successives ou entre l'initiation de deux primordia foliaires successifs par l'apex (Wilhelm et McMaster, 1995). Chez les céréales, la production des épis est assurée par l'apex de la tige après sa transformation au moment de l'initiation florale. Chez le blé, le rythme de production des épillets est alors égal à quatre fois celui du phyllochrone (Kirby, 1990). Le nombre d'épillets par épi est corrélé avec la valeur du phyllochrone : un phyllochrone long diminue la taille potentielle de l'épi (Rickman et Klepper, 1995).

Cependant le phyllochrone peut changer pendant la phase végétative et des relations bilinéaires ou non linéaires entre le nombre de feuilles apparues et le temps écoulé ont été régulièrement observées (Baker *et al.*, 1986 ; Hay et Delécolle, 1989 ; Cao et Moss, 1991 ; Tivet, 2000 ; Itoh *et al.*, 2001 ; Miralles *et al.*, 2001 ; González *et al.*, 2002 ; Abeledo *et al.*, 2004). Chez une même espèce de sorgho tropical photopériodique, cette relation est bilinéaire dans le cas des semis précoces, lorsque la plante émet plus de 25 feuilles au total et linéaire dans la situation inverse. Chez les sorghos tardifs, le plastochrone prend, après la date de l'inflexion qui est corrélée avec le début de la montaison, une valeur au moins double de celle de la phase précédente : le rythme de production des nouveaux organes est lent pendant la montaison et la phase de développement de la panicule (Clerget *et al.*, 2008).

Le potentiel de rendement en grain de ces sorghos photopériodiques tardifs est faible au regard de leur production de biomasse totale ou des rendements obtenus avec une culture de maïs (Bazile et Sou-

mare, 2003). Le nombre de grains de leurs panicules, qui est la composante majeure de l'augmentation du rendement en grains des sorghos (Blum, 1970), et l'indice de récolte sont faibles comparés à des variétés améliorées plus précoces (Clerget, 2004). Par conséquent, l'accroissement de la taille des panicules est un objectif majeur pour l'amélioration des rendements des sorghos tardifs, mais il apparaît antagoniste de leur phyllochrone long au moment de l'initiation paniculaire.

La présente étude avait pour objectifs la vérification du caractère général de la cinétique bilinéaire de l'apparition des feuilles chez les variétés tardives et la recherche d'éventuelles variétés tardives ayant un phyllochrone plus court pendant la seconde phase. Elle a été menée sur l'échantillon constitué par la mini *core collection* de sorghos du Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement (Cirad).

Matériel et méthode

Matériel végétal

La mini *core collection* du Cirad est constituée de quelque 200 entrées choisies pour représenter la diversité génétique présente dans la collection mondiale de l'*International Crops Research Institute for the Semi-Arid Tropics* (ICRISAT) qui compte plus de 22 000 accessions (Deu *et al.*, 2006). Une première évaluation des durées de cycle pour deux dates de semis avait déjà été réalisée à Samanko en 2002. En 2004, 207 entrées de la *core collection* du Cirad plus 5 témoins tempérés et IRAT 204 (variété tropicale non photopériodique), ont été reçus du Cirad Montpellier, auxquelles ont été ajoutés 2 témoins locaux, CSM 335 et Sariaso 10. En 2005, 84 entrées tardives de cette *core collection* dont la multiplication avait été réalisée en 2004 ont été à nouveau testées mais avec un seul témoin, CSM 335.

Dispositif expérimental

Les essais ont été conduits sur la station de recherche de l'ICRISAT à Samanko, Mali (12° 34' N, 8° 04' W, altitude 330 m), dans un sol ferrugineux tropical lessivé à faciès rouge.

En 2004, l'essai a été disposé en 2 blocs de 108 et 107 lignes distantes de 0,75 m,

encadrées par 2 lignes de bordure. Une parcelle élémentaire était constituée d'une ligne de 5 m comportant 26 poquets distants de 0,20 m. Les 213 entrées ont été classées de la plus précoce à la plus tardive sur la base des résultats de 2002 et semées dans cet ordre, sans répétitions. Ce gradient de précocité permettait de créer un gradient de hauteur, chaque variété étant encadrée par des variétés de cycle et d'architecture comparables afin de limiter l'influence des effets d'ombrage réciproque sur la vitesse de développement des plantes pendant la montaison. L'écart de hauteur finale entre deux parcelles adjacentes a ainsi été inférieur à 1,5 m dans 98 % des cas alors que les variétés mesuraient entre 0,50 et 4,00 m. Un troisième bloc de 111 lignes, adjacent, a été entièrement semé avec la variété locale CSM 335 et 5 parcelles ont été repérées toutes les 20 lignes afin d'estimer ensemble les variabilités interparcelleaire et spatiale du dispositif. Après labour et billonnage, la parcelle a reçu 100 kg/ha de chlorure de potassium, de diammonium-phosphate (DAP) et de gypse, puis 100 kg/ha de DAP et d'urée 1 mois après levée et enfin 100 kg/ha d'urée 1 mois plus tard. Le 26 juin, chaque poquet a été semé avec 3 à 5 grains et démarré à une seule plante 2 semaines après la levée, établissant ainsi une densité de culture de 67 000 plantes/ha. La saison des pluies s'est terminée très tôt en 2004 et des irrigations hebdomadaires ont été apportées tardivement aux 40 derniers numéros de la collection, entre le 20 octobre et le 25 novembre.

En 2005, l'essai a été disposé en 1 bloc de 90 lignes, incluant les bordures constituées par la variété CSM 335. Un bloc adjacent supplémentaire a été semé avec la variété locale CSM 335 et 5 parcelles ont été repérées toutes les 20 lignes afin d'estimer la variabilité des mesures parcelleaires. Les pratiques culturales ont été identiques à celles de 2004. L'essai a été semé le 15 juin.

Mesures

Dans chaque parcelle, 10 plantes successives d'une ligne ont été marquées de 1 à 10 et les feuilles de leur tige principale numérotées à mesure de leur apparition. Chaque semaine, les nombres de feuilles dont la pointe était déjà apparue et la hauteur du cornet de la plante, à l'intersection des 2 dernières feuilles apparues, étaient enregistrés sur chacune des tiges principales de ces 10 plantes. Pour chaque parcelle, les dates auxquelles 50 %

des plantes avaient déployé leur feuille-drapeau, épié et fleuri ont été notées. Les données météorologiques étaient enregistrées automatiquement (21 X, Campbell Scientific, Shepshed, UK) au pas de temps horaire dans le parc météo de la station de Samanko, à 500 m de la parcelle. Le temps thermique a été calculé sur une base horaire à partir de la température de l'air à 2 m, avec des températures cardinales de 11, 34 et 54 °C, respectivement pour les températures de base, optimale et maximale, entres lesquelles une réponse linéaire était assumée. Le temps thermique prenait les valeurs zéro pour les températures inférieures à la base ou supérieures au maximum.

Analyses statistiques

Dans certaines parcelles, les 10 plantes suivies ont constitué 2 populations distinctes, avec une cinétique de développement soit linéaire, soit bilinéaire. Ces populations ont été séparées à l'aide d'un test de PPDS¹ sur le nombre total de feuilles par plante (procédure GLM, SAS, 2004). La population la plus nombreuse a été conservée pour l'analyse. Les parcelles dans lesquelles les notations portaient sur moins de 5 plantes ont été écartées. Une procédure itérative a été utilisée pour estimer les pentes de la cinétique d'apparition des feuilles au cours du temps, à l'aide de deux modèles, linéaire et bilinéaire (NLIN, SAS). Le modèle linéaire a été sélectionné lorsque le modèle bilinéaire ne réduisait pas significativement la somme des carrés des écarts, testée grâce à un test F ($\alpha = 1\%$). L'intervalle de confiance des phyllochrones individuels a été calculé à partir de l'écart type interparcelles de CSM 335, supérieur à l'écart type intra-parcelle. Ces intervalles de confiance ont été reportés de part et d'autre des droites de régression des phyllochrones sur la durée de la phase végétative pour l'ensemble des variétés de la collection afin de visualiser les valeurs de phyllochrone s'écartant significativement de la moyenne estimée.

Résultats et discussion

Conditions de pluviométrie et de croissance

En 2004, l'arrêt des pluies en début septembre a été exceptionnellement précoce

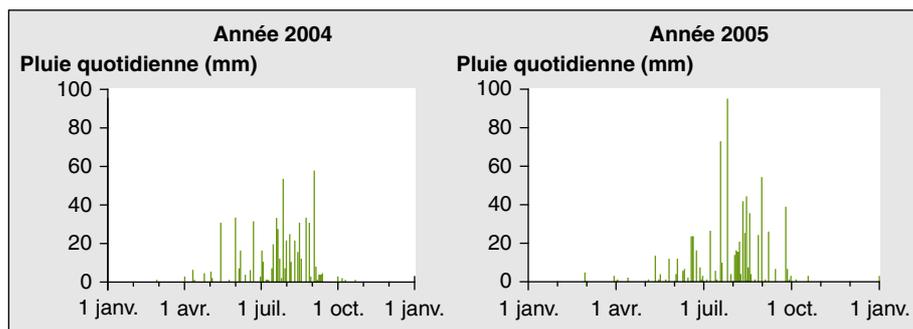


Figure 1. Répartition des pluies quotidiennes à Samanko en 2004 et 2005.

Figure 1. Daily rainfall distribution at Samanko in 2004 and 2005.

dans toute la région (figure 1). Chez la plupart des variétés tardives, un ralentissement important du rythme d'apparition des feuilles est intervenu pour les notations faites après le 15 septembre (ou 1 130 °C j après levée), suivi par une accélération brutale après la première irrigation, le 20 octobre (ou 1 700 °C j) (figure 2). En conséquence, toutes les observations effectuées après le 15 septembre ont été éliminées et la détermination des phyllochrones secondaires n'a pu être réalisée en 2004. Quarante parcelles dans lesquelles la croissance avait été mauvaise ont été écartées.

En 2005, les pluies ont été régulières et abondantes jusqu'au 6 septembre, puis un épisode pluvieux totalisant 50 mm du 24 au 26 septembre et une pluie ultime de 22 mm le 12 octobre sont intervenus (figure 1). La disponibilité hydrique a été suffisante pour assurer une vitesse constante d'apparition des feuilles, chez toutes les variétés, même chez les variétés les plus tardives, telle

SSM 1611 (figure 2). La racine du carré moyen des écarts (RCME) entre valeurs observées et prédites par le modèle bilinéaire est ainsi tombée de 0,564 en 2004 à 0,085 en 2005 pour les 52 variétés communes aux deux années. Par conséquent, les phyllochrones secondaires ont pu être estimés pour toutes les variétés sur les données de 2005.

Répartition des durées de cycle et des valeurs de phyllochrones

En 2004, la répartition des durées de cycle entre le semis et la feuille-drapeau a été reportée séparément pour les variétés dont la feuille-drapeau était sortie avant le 15 septembre et pour celles de cycle plus long dont le cycle peut avoir été allongé par la sécheresse (figure 3). Cinq accessions tempérées ont eu un cycle inférieur à 40 jours, les autres matériels couvrant continûment une gamme allant de 40 à 131 jours. Quatre variétés prove-

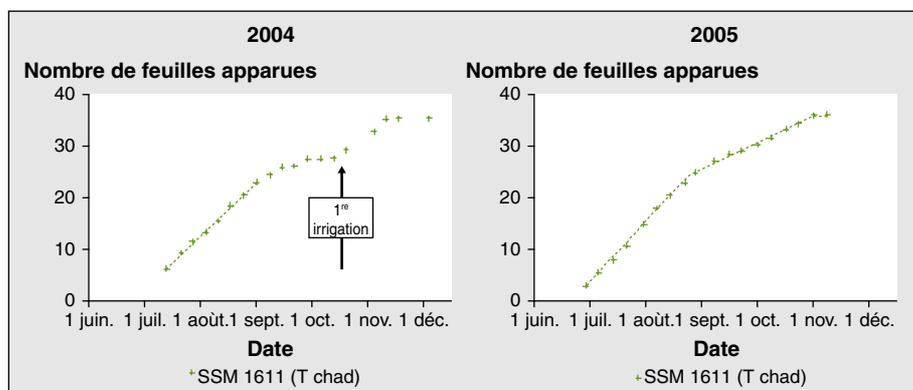


Figure 2. Cinétique d'apparition des feuilles d'une variété de sorgho très tardive en 2004 et 2005.

Figure 2. Kinetics of leaf appearance of a very late sorghum variety in 2004 and 2005.

¹ PPDS : plus petite différence significative.

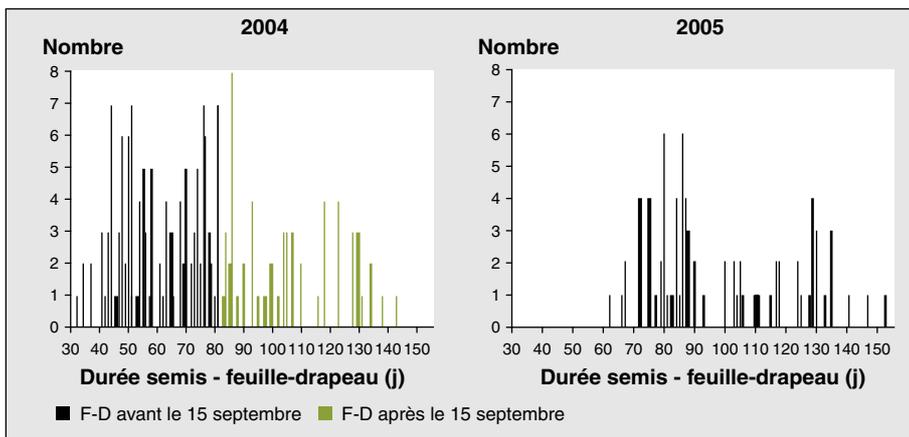


Figure 3. Distribution des durées du semis à la feuille-drapeau de 211 accessions en 2004, réparties en fonction de la date de sortie de la feuille-drapeau avant ou après le 15 septembre, et de 84 accessions en 2005.

Figure 3. Distribution of the durations from sowing to flag-leaf of 211 accessions in 2004, sorted on their flag-leaf date before or after September 15th, and of 84 accessions in 2005.

nant du Tchad, du Cameroun et du Nigeria ont eu des cycles un peu plus longs. La distribution des phyllochrones initiaux n'a pas été significativement différente de celle d'une loi normale de moyenne 45,4 et d'écart type 4,0 (figure 4).

En 2005, les variétés tardives ont eu un cycle semis à feuille-drapeau compris dans un intervalle de 61 à 153 jours, non continûment couvert en raison du petit nombre de variétés testées (84 pour un intervalle de 72 jours). La distribution des phyllochrones initiaux n'a pas été significativement différente de celle d'une loi normale de moyenne 38,3 et d'écart type 3,5. En revanche, la répartition des phyllochrones secondaires, sur un long intervalle entre 52 et 96 °C j/feuille, a été significativement différente de celle d'une loi normale ($p = 0,01$).

Les moyennes des phyllochrones initiaux pour CSM 335 ont été de 43,7 et 35,3 °C j/feuille en 2004 et 2005 respectivement, significativement différentes ($p < 0,001$). Cette différence est due aux dates de semis différentes du 15 et 26 juin (Clerget, 2004) et 46 des 52 variétés communes aux deux années ont eu, comme CSM 335, un phyllochrone plus long lorsque le semis a été plus tardif.

Développement bilinéaire des sorghos tardifs

La généralité de la relation entre la bilinéarité de la cinétique de développement du sorgho et la durée du cycle est confirmée pour l'ensemble de l'espèce représentée par la *core collection*: chez 88 des 91 variétés à cycle court qui ont émis

moins de 25 feuilles au total, la cinétique d'apparition des feuilles a été linéaire (figures 5 et 6). À l'inverse, chez 31 des 32 variétés tardives qui ont porté plus de 30 feuilles, la cinétique d'apparition des feuilles a été bilinéaire. Entre ces deux types de comportement distincts, les 58 variétés qui ont produit un total de feuilles compris entre 25 et 30 se sont réparties entre les deux groupes : 26 ont conservé une cinétique linéaire tandis que 32 ont montré une cinétique bilinéaire.

Variabilité des vitesses d'apparition des feuilles

Le phyllochrone initial des 157 accessions conservées en 2004 a été représenté en fonction de la durée de cycle feuille-drapeau (figure 7). L'ensemble des points est soit enfermé dans l'intervalle de confiance de la moyenne estimée pour la durée de cycle correspondante, soit très proche de cet intervalle. Il en a été de même pour 77 des 78 accessions dont les phyllochrones initiaux ont été mesurés en 2005. Par conséquent, il n'a pas été mis en évidence de variation du phyllochrone initial sur cet ensemble de 235 observations réalisées sur 178 accessions différentes, en dépit d'une bonne précision du dispositif puisque la largeur totale des intervalles de confiance a été inférieure à 11 °C j/feuille. Si elle existe, la différence de phyllochrone initial entre variétés est inférieure à 5,5 °C j/feuille, sera difficile à mettre en évidence et a peu de conséquence sur le développement total puisqu'il concerne une phase courte.

Le phyllochrone secondaire mesuré sur 78 accessions tardives en 2005 a été corrélé positivement et significativement avec la durée du cycle semis-feuille-drapeau ($r^2 = 0,65$; $p < 10^{-8}$). L'ensemble

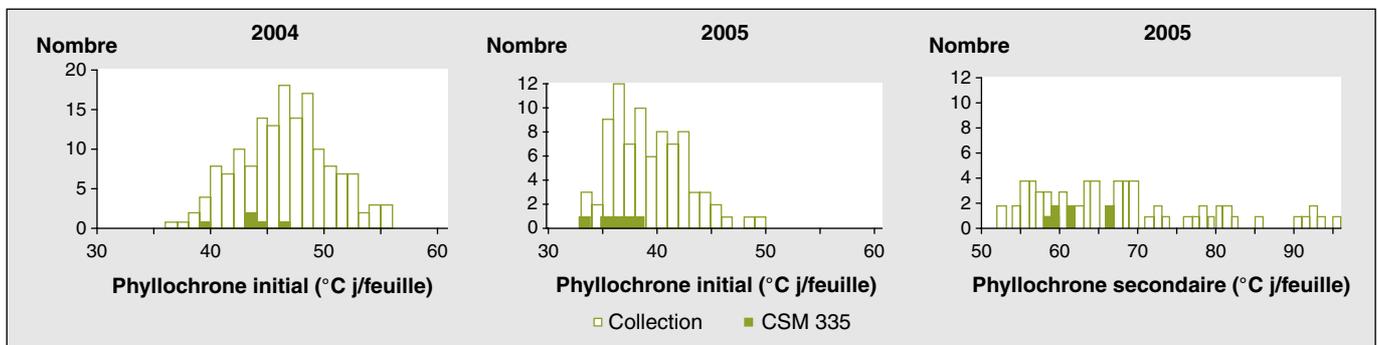


Figure 4. Distribution des phyllochrones initiaux et secondaires de 157 accessions en 2004 et de 78 accessions en 2005.

Figure 4. Distribution of the initial and secondary phyllochrons of 157 accessions in 2004 and 78 accessions in 2005.

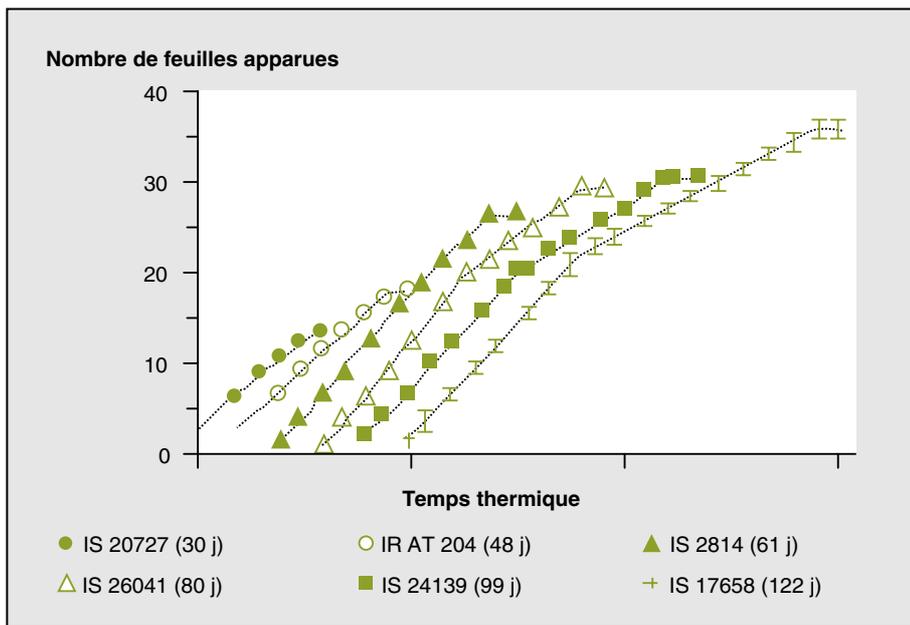


Figure 5. Représentation juxtaposée de la cinétique d'apparition des feuilles de 6 accessions choisies pour constituer une gamme croissante des durées de cycle.

Figure 5. Combined plotting of the kinetics of leaf appearance of 6 accessions chosen to constitute an increasing range of the life-cycle durations.

Les barres représentent l'intervalle de confiance des moyennes estimées pour chaque mesure chez la variété la plus tardive.

des phyllochrons secondaires moins 3 a été contenu dans l'intervalle de confiance de la moyenne estimée. La différence intervariétale pour le phyllochrone

secondaire dans l'échantillon des 78 variétés tardives est donc gouvernée par une règle unique, indépendante des accessions, de relation entre la durée du

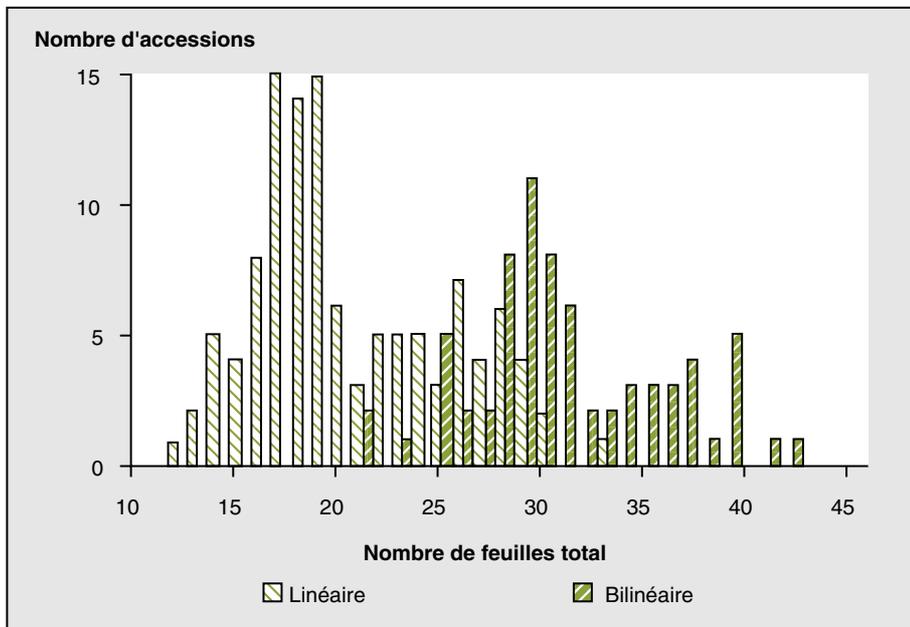


Figure 6. Distribution du nombre de feuilles totales chez 181 accessions classées en 2 groupes, suivant que la cinétique d'apparition des feuilles a été linéaire ou bilinéaire.

Figure 6. Distribution of the total number of leaves of 181 accessions sorted into 2 groups, depending on the linearity or bilinearity of leaf appearance kinetics.

cycle végétatif et la valeur du phyllochrone secondaire : plus une variété est tardive, plus son rythme d'apparition des feuilles pendant la montaison est lent.

Cette observation faite sur un échantillon représentatif de l'espèce sorgho rejoint l'observation faite sur la variété tardive CSM 335 lorsqu'elle était semée chaque mois de l'année. Pour les semis effectués de février à juillet, la variété montrait des cinétiques bilinéaires et une décroissance régulière de la durée du cycle et de la valeur du phyllochrone secondaire (Clerget, 2004). La règle énoncée ci-dessus s'applique par conséquent entre variétés plus ou moins tardives comme entre plantes d'une même variété tardive semées à des dates différentes.

Conclusion

La mesure des phyllochrons initiaux a été précise, celle des phyllochrons secondaires l'a été moins. Dans ces conditions, il n'a pas été mis en évidence de variation variétale pour le rythme d'apparition des feuilles dans l'ensemble des 178 accessions mesurées. Au contraire, il est apparu une grande homogénéité de l'ensemble de l'espèce sorgho pour ce caractère : les rythmes d'apparition des feuilles à partir de l'émergence de toutes les variétés n'ont pas été différents et toutes les variétés tardives qui ont eu une cinétique bilinéaire ont eu des phyllochrons secondaires non différents de celui des variétés de même durée de cycle végétatif qu'elles. Les accessions sont d'autant plus tardives qu'elles sont plus sensibles à la photopériode et elles ont alors un phyllochrone secondaire d'autant plus long. Le phyllochrone secondaire apparaît par conséquent comme l'une des fonctions de la plante affectée par le photopériodisme, au même titre que la durée de la phase végétative.

Cette expérience a donc apporté une réponse négative à la recherche d'une variabilité des vitesses de développement au sein de l'espèce sorgho. En revanche, elle a mis en évidence une nouvelle facette de la réponse photopériodique des sorghos qui est un caractère-clé de leur adaptation dans les savanes soudanaises d'Afrique. ■

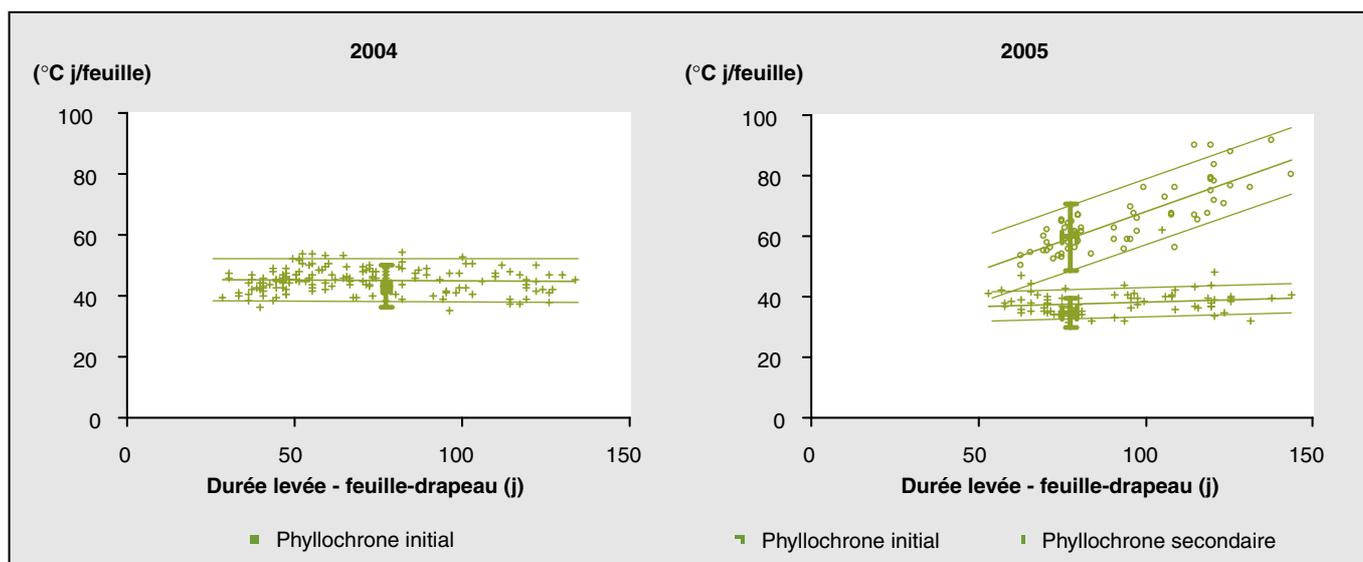


Figure 7. Relations entre la durée du cycle végétatif et les valeurs des phyllochrones initiaux et secondaires mesurées en 2004 et 2005.

Figure 7. Relationships between the vegetative phase duration and the initial and secondary phyllochron values in 2004 and 2005.

Les barres verticales indiquent les intervalles de confiance de la moyenne des mesures réalisées sur le témoin CSM 335. Les droites continues représentent le modèle de régression sur les 2 variables et les droites en pointillés les intervalles de confiance de ces régressions.

Références

Abeledo LG, Calderini DF, Slafer GA. Leaf appearance, tillering and their coordination in old and modern barleys from Argentina. *Field Crop Res* 2004 ; 86 : 23-32.

Baker JT, Pinter PJ, Reginato RJ, Kanemasu ET. Effects of temperature on leaf appearance in spring and winter wheat cultivars. *Agron J* 1986 ; 78 : 605-13.

Bauer A, Frank AB, Black AL. Estimation of spring wheat leaf growth rates and anthesis from air temperature. *Agron J* 1984 ; 76 : 829-35.

Bazile D, Soumare M. *La valorisation de l'agrobiodiversité pour assurer une production agricole durable : Le cas du sorgho dans la zone cotonnière de Koutiala au Mali*. International Symposium for Sustainable Dry Land Agriculture Systems. Niamey : International Crops Research Institute for the Semi-Arid Tropics (ICRISAT), 2003.

Birch CJ, Hammer GL, Rickert KG. Improved methods for predicting individual leaf area and leaf senescence in maize (*Zea mays*). *Aust J Agric Res* 1998 ; 49 : 249-62.

Blum A. Nature of heterosis in grain production by the sorghum panicle. *Crop Sci* 1970 ; 11 : 28-31.

Cao W, Moss DN. Phyllochron change in winter wheat with planting date and environmental changes. *Agron J* 1991 ; 83 : 396-401.

Clerget B. *Le rôle du photopériodisme dans l'élaboration du rendement de trois variétés de sorgho cultivées en Afrique de l'Ouest*. Thèse de docteur de l'Institut national agronomique Paris-Grignon (France), 2004. <http://pastel.paristech.org/bib/archive/00001186/>.

Clerget B, Dingkuhn M, Gozé E, Rattunde-HFW, Ney B. Variability of phyllochron, plastochron and rate of increase in height in photoperiod-sensitive sorghum varieties. *Annals of Botany* 2008 ; 101 : 579-94.

Craufurd PQ, Bidinger FR. Effect of the duration of the vegetative phase on shoot growth, development and yield in pearl millet (*Pennisetum americanum* (L.) Leeke). *J Exp Bot* 1988 ; 39 : 124-39.

Craufurd PQ, Qi A, Ellis RH, Summerfield RJ, Roberts EH, Mahalakshmi V. Effect of temperature on time to panicle initiation and leaf appearance in sorghum. *Crop Sci* 1998 ; 38 : 942-7.

Deu M, Rattunde F, Chantereau J. A global view of genetic diversity in cultivated sorghums using a core collection. *Genome* 2006 ; 49 : 168-80.

Ellis RP, Russell G. Plant development and grain yield in spring and winter barley. *J Agric Sci Camb* 1984 ; 102 : 85-95.

González FA, Slafer GA, Miralles DJ. Vernalization and photoperiod responses in wheat pre-flowering reproductive phases. *Field Crop Res* 2002 ; 74 : 183-95.

Hay RK, Delécolle R. The setting of rates of development of wheat plants at crop emergence: Influence of the environment on rates of leaf appearance. *Ann appl Biol* 1989 ; 115 : 333-41.

Itoh Y, Sato S, Sano Y. Developmental changes of phyllochron in near-isogenic lines of rice (*Oryza sativa* L.) with different growth durations. *Euphytica* 2001 ; 119 : 271-8.

Kirby EJM. Co-ordination of leaf emergence and leaf and spikelet primordium initiation in wheat. *Field Crop Res* 1990 ; 25 : 253-64.

Miralles DJ, Ferro BC, Slafer GA. Developmental responses to sowing date in wheat, barley and rapeseed. *Field Crop Res* 2001 ; 71 : 211-23.

Rickman RW, Klepper BL. The phyllochron : where do we go in the future? *Crop Sci* 1995 ; 35 : 44-9.

SAS Institute Inc. *SAS OnlineDoc@9.1.3*. Cary (NC, États-Unis) : SAS Institute Inc, 2004.

Tivet F. *Étude des facteurs génotypiques et environnementaux déterminant la mise en place de la surface foliaire chez le riz (Oryza sativa L. et Oryza glaberrima Steud.)*. Incidence particulière d'un déficit hydrique. Thèse de doctorat, Institut national agronomique Paris-Grignon, 2000.

Wilhelm WW, McMaster GS. Importance of the phyllochron in studying development and growth in grasses. *Crop Sci* 1995 ; 35 : 1-3.