

# Contribution écophysiologique relative au maïs et conditions d'emploi de ces connaissances à la détection d'effets climatiques

J. BARLOY et A. CHEROUVRIER (1)

Les études d'écophysiologie végétale visent principalement à mieux faire connaître l'influence respective des différents facteurs du milieu sur les phases successives de croissance et de développement. L'approfondissement des connaissances conduit espèce par espèce doit permettre à l'agronome de dresser, pour chaque étape du cycle de végétation, une meilleure hiérarchie parmi les facteurs en présence dans une région donnée et finalement de préciser leur rôle dans l'obtention du rendement. Ce cadre de recherche dépasse singulièrement celui plus restreint de la **phénologie** qui tente d'établir un parallèle entre les rythmes climatique et biologique.

Dans la mesure où l'alimentation du végétal et sa protection contre les agents parasites ou déprédateurs se trouvent assurées, grâce à l'intensification et la rationalisation des techniques agricoles, le climat apparaît comme l'élément régulateur essentiel. Il est alors possible de revenir à des préoccupations phénologiques et d'**utiliser le végétal comme révélateur** des différences climatiques. Ceci suppose de vérifier au préalable :

- l'exclusivité ou la prépondérance d'action du climat ;
- le degré de sensibilité, pour un végétal donné, des diverses phases de croissance végétative et reproductrice vis-à-vis des composantes climatiques ;

Les recherches entreprises dans le cadre de l'aménagement du bocage de l'Ouest révèlent la présence de modifications climatiques d'amplitude faible au sein d'une parcelle bocagère et entre deux types d'aménagement distincts (GUYOT *et al.*, 1976).

Le maïs figure en bonne place parmi les plantes cultivées réputées sensibles aux variations climatiques et peu touchées jusqu'alors dans cette région par les maladies et les déprédateurs animaux. La conduite de la culture (grand écartement et faible densité sur le rang), l'absence de tallage, favorisent l'examen individuel continu des rythmes de croissance et facilitent l'interprétation biologique. Cette plante apparaît comme un excellent modèle apte à réagir par des vitesses différentielles de croissance aux disparités climatiques d'un milieu.

Divers travaux ont été entrepris, en vue de confirmer l'intérêt de recourir à cette espèce pour résoudre le problème soulevé, en ayant recours à des **mesures de croissance non destructives**. Nous nous limitons dans ce compte-rendu à présenter les résultats de ce type d'enregistrement à l'exclusion des données relatives aux accroissements pondéraux qui offrent d'autres difficultés.

Notre objectif consiste à montrer les **limites** dans lesquelles ces critères peuvent être employés et les précautions à prendre pour qu'ils aient une signification au double plan biologique et climatique.

## I — ÉCOPHYSIOLOGIE DE LA GERMINATION ET DE LA LEVÉE

### 1 — Nature des facteurs susceptibles d'influer la levée au champ

Le taux de levée, dans les conditions culturales de plein champ, dépend à la fois de la **qualité** des se-

(1) - I.N.R.A., Station d'Amélioration des Plantes : Phytotechnie, E.N.S.A., 65, rue de Saint-Brieuc 35042 RENNES CÉDEX

mences et de la rigueur des conditions écologiques, variables selon les années, les lieux et les parcelles, mais aussi, plus ou moins modifiées, voire aggravées par l'usage de techniques agricoles inadaptées.

A la défektivité germinative des semences, imparfaitement connue en se fiant aux tests officiels actuellement pratiqués dans les laboratoires, s'ajoute la différence de comportement liée au calibrage (pour une même provenance, levée plus rapide des calibres plats comparativement aux ronds). Ces aspects ont fait l'objet de plusieurs mises au point (BUNTING, 1962; BARLOY 1970).

Les facteurs du milieu responsables de mauvaise levée ont des origines variées telles :

- l'existence de conditions physiques défavorables à la germination (températures basses, humidité excessive ou insuffisante, aération trop restreinte du lit de semence). Ces situations résultent, soit des variations du climat local modulées par le sol selon ses caractéristiques texturales et thermiques, soit de la pratique inadéquate de techniques culturales (modalités de travail du sol, date et particularités d'exécution du semis...).
- la présence de parasites végétaux ou de prédateurs animaux imparfaitement combattus par le traitement des semences ou celui du sol.
- la formation d'une structure gênant la croissance souterraine du coléoptile de maïs, organe particulièrement sensible aux obstacles divers (battance superficielle, mottes de surface insuffisamment réduites...).

Un tel contexte paraît peu favorable à l'identification des seuls effets climatiques et il faut se persuader de l'impossibilité d'exploiter les caractéristiques de la levée comme critère susceptible de révéler des différences mésoclimatiques entre parcelle, même en s'appliquant à reproduire les mêmes façons culturales et en veillant à utiliser la même semence. Il semble, par contre, possible de révéler l'existence de disparités microclimatiques au sein d'un champ en s'appuyant sur les caractéristiques de cette phase et moyennant quelques précautions préalables (homogénéité édaphique, absence de parasitisme et de déprédation...). Le rythme de levée peut alors servir de critère pour effectuer cette recherche.

## 2 — Levée et facteurs physiques d'origine climatique

En absence d'autres facteurs limitatifs, la température et l'humidité du sol conditionnent la rapidité de la germination et la vitesse de croissance des jeunes plantules.

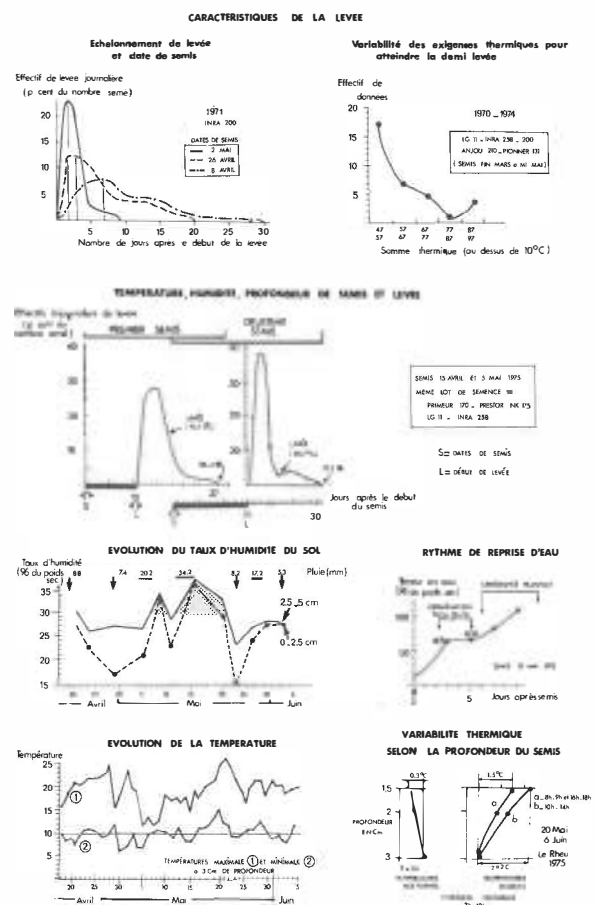
Les variations hydriques et thermiques à proximité des semences demeurent fonction des fluctuations du climat (radiation, pluviométrie) et de la profondeur

du semis. (fig. 1). Ce dernier facteur joue un rôle déterminant pour fixer le niveau et l'amplitude journalière ou saisonnière de chacune des composantes physiques en cause.

Dans les conditions techniques de deux années d'observations (LE RHEU, 1974, 1975), un semis théoriquement réglé à 5 cm de profondeur voit, après raffermisssement des horizons superficiels, le placement réel des grains s'échelonner entre 1,5 et 3 cm. A cette faible différence d'enfouissement correspond en 1975 (seconde quinzaine de mai), dans des sols limoneux (52 p. 100 de limons), un décalage thermique journalier moyen de 1,5 à 2° C entre 8 et 18 h, bénéfique aux emplacements superficiels et une variation hydrique concomitante (fig. 1). Les caractéristiques de la levée, notamment son échelonnement, découlent de ces variabilités.

Dans ce type de sol, la battance superficielle interdit toute levée sans réhumectation préalable de l'horizon de surface dès que l'enfouissement dépasse 3 cm.

FIG 1 ECOPHYSIOLOGIE DE LA LEVEE



La recherche de normes écologiques susceptibles de rendre compte du rôle respectif de l'humidité et de la température dans le phénomène de levée, se heurte

aux difficultés d'apprécier dans le sol en place, d'une part, les valeurs chiffrées propres à chaque facteur physique, notamment en ce qui concerne l'approvisionnement en eau, et, d'autre part, de fixer les valeurs seuils en dessous desquelles la germination ou la croissance des plantules deviennent impossibles.

La connaissance des **seuils thermiques de germination et de croissance** peut se fonder sur les résultats de l'expérimentation conduite en conditions contrôlées de laboratoire avec des semences bien alimentées en eau et correctement oxygénées. La température seuil de germination des semences de maïs oscille entre 7 et 10° C selon la qualité des semences (BARLOY, 1970). Le «zéro» thermique pour la croissance des plantules se situerait entre 10 et 12° C.

L'**humidité minimale** interdisant la germination *sensu stricto* (EVENARI, 1957) est assez bien connue (caryopse imbibé à 40-55 p. 100 d'eau) mais celle nécessaire à l'établissement de la plantule reste imprécise. La quantité d'eau requise pour assurer la croissance de l'embryon dépasse grandement celle indispensable à la semence pour germer (fig. 1). Les résultats enregistrés dans le Bassin de Rennes en sols limoneux précédemment définis, au cours du printemps très sec de 1976, situent le taux hydrique minimal pour l'implantation, entre 13 et 14 p. 100 rapporté au poids sec de terre.

Si les exigences en eau pour la mise en place de la culture sont satisfaites dès que l'humidité moyenne du lit de semence dépasse 16 à 17 p. 100, la germination et par conséquent le taux de levée, se trouvent affectés quand la teneur en eau du sol séjourne au voisinage du point de ressuyage (34 p. 100) pendant plusieurs jours. (fig. 1 - deuxième semis 1975).

A défaut de facteurs limitants d'origine biotique, édaphique (structure du sol) et hydrique, ce qui dans l'Ouest Atlantique représente le cas le plus courant pour la période normale de semis, c'est la **température qui régit le rythme de levée**.

La collecte de cinq années de résultats (1970-1974) comportant chacune diverses dates de semis permet de fixer la somme de température nécessaire pour obtenir 50 p. 100 de germination. Avec un semis à 3-5 cm de profondeur, effectué avec des semences d'excellente qualité, cette somme thermique planimétrée au-dessus de 10° C correspond à  $55 \pm 7^\circ$  Jours (fig. 1). Toutes les valeurs supérieures indiquent la présence de conditions additionnelles, en partie défavorables à la croissance.

### 3 — Usage des caractéristiques de la levée comme indicateur de variations microclimatiques

Lorsqu'il y a parmi les facteurs du milieu, la température constitue la composante représentée au niveau le plus défectueux, c'est-à-dire au voisinage du seuil de croissance, il devient possible d'apprécier l'**irrégularité thermique au sein d'une parcelle** en observant le rythme de levée. Ce fut le cas en 1972, année au printemps froid dans le cadre des études conduites en Morbihan pour apprécier l'incidence des talus boisés sur la culture adjacente (SIMON et DELECOLLE, 1974).

L'allure de la courbe de levée entraîne quelques complications pour l'interprétation statistique. Pendant la période normale de semis, la levée au champ manifeste quelle que soit la date d'implantation, un échelonnement plus ou moins grand. En conséquence, la distribution des dénombrements journaliers ou bijournaliers d'effectifs de plantules présente une asymétrie à droite (fig. 1). Il faut souligner que cela correspond en fait à une dissymétrie gauche du point de vue âge des plantes. On trouvera par ailleurs (DELECOLLE et SIMON, 1976\*), les modalités appropriées au traitement de ces données.

## II — ÉCOPHYSIOLOGIE DE LA CROISSANCE FOLIAIRE ET DE L'ÉLONGATION CAULINAIRE

### 1 — Caractéristiques physiologiques de ces deux phénomènes

Le rythme plastochronique précède avec un fort décalage le phyllochrone. Chez les variétés précoces du groupe 0 et 1, l'initiation foliaire peut être considérée comme totalement terminée dès le stade six-sept feuilles lorsque débute l'initiation florale de la panicule mâle. L'élongation de la tige démarre peu après avec une précocité et une vitesse fonction du cultivar et des conditions du milieu.

Il s'ensuit que la **croissance des feuilles se déroule en deux temps** :

- de la levée au stade six-sept feuilles, le rythme d'apparition foliaire, indépendant des modalités d'allongement caulinaire, sera fonction des facteurs de l'environnement ;
- au-delà du stade six-sept feuilles, caractéristique d'un arrêt, de durée variable dans la séquence de croissance foliaire, la cadence d'émission des feuilles dépend des modalités d'élongation de la tige (fig. 2).

La **croissance de la tige** affecte un nombre défini d'entre-nœuds et se poursuit au-delà de l'épiaison. La taille finale des plantes est atteinte 10 à 15 jours après

la date médiane d'apparition des stigmates hors des spathes. Les possibilités d'allongement caulinaire, passé le stade «floraison femelle», dépendent grandement des conditions abiotiques.

## 2 — Facteurs du milieu, rythmes de croissance foliaire et caulinaire

Les éléments qui régissent la croissance de ces deux catégories d'organes sont nombreux.

A défaut d'agents parasites ou déprédateurs, susceptibles d'altérer à la fois la cadence de formation des feuilles et la vitesse d'élongation de la tige (BARLOY et BRUNEL 1975) les facteurs alimentaires et physiques règlent ces processus.

L'approvisionnement hydrique et le niveau d'alimentation minérale exercent un rôle déterminant quoique rarement sensible sous climat océanique, sauf en années sèches, en sols peu profonds ou mal travaillés (présence d'horizons tassés peu favorables à l'enracinement profond).

Sauf s'il sévit dès le semis, un déficit partiel de fourniture hydrique affecte plus la première période d'émission foliaire que la seconde. Cette vulnérabilité provient de l'insuffisance d'implantation en profondeur du système racinaire à cette époque. Des différences marquées d'adaptation variétale se font jour entre cultivars, comme conséquence d'un dessèchement des horizons superficiels du sol, et peuvent être détectées par le rougeolement des feuilles. De même, une déficience hydrique modérée amoindrit la taille définitive des tiges sans perturber gravement le rythme de croissance.

Dans les conditions culturales habituelles, il faut craindre moins l'insuffisance de fertilisation qu'un déséquilibre, qui trouve son origine dans des apports inadéquats (carences en magnésie, en zinc...) ou une absorption perturbée (carence en zinc, intoxication ammoniacale).

Les facteurs climatiques (ensoleillement, température, pluviométrie), par leur variation de niveau règlent aussi la croissance des feuilles et des tiges.

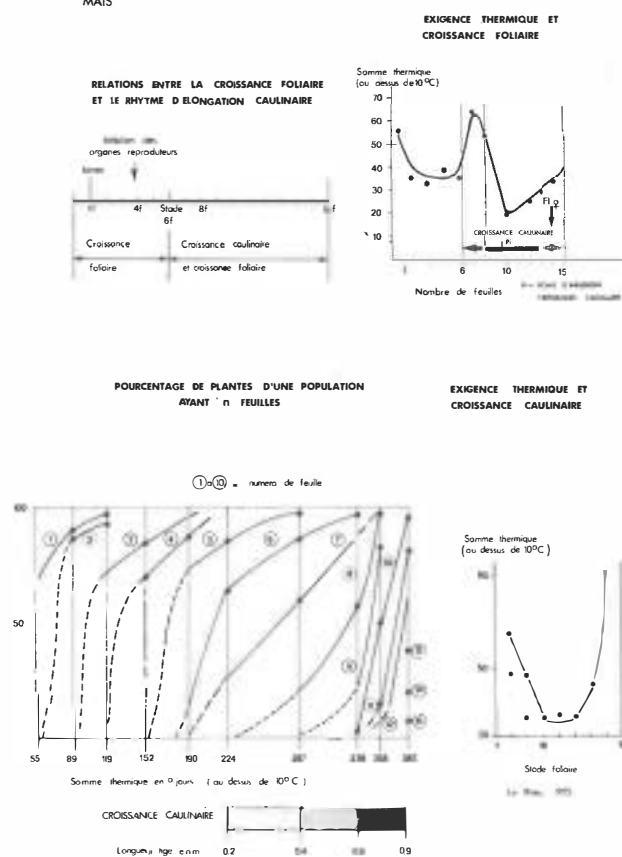
Comme dans le cas précédent, les phénomènes étudiés sont sensibles à l'action de multiples éléments si bien qu'il apparaît difficile de tirer profit des caractéristiques de la croissance foliaire ou caulinaire pour identifier la disparité d'origine climatique d'un milieu. L'expérience prouve néanmoins la possibilité de révéler, dans un champ, la diversité microclimatique et, sous réserve de vérifier l'absence d'anomalies alimentaires ou parasitaires, la capacité d'effectuer des comparaisons régionales en se fondant sur ces critères de croissance.

## 3 — Relations avec la température

Quand le niveau alimentaire est convenable, et en absence d'agents biotiques responsables d'un ralentissement de croissance, la température constitue, du moins dans certaines limites, l'agent régulateur des phénomènes en jeu.

Le seuil thermique de croissance foliaire pour quatre variétés précoces (Primeur 170 - Prestor NK 175 - INRA 258 - LG 11) se situe entre 11 et 12° C. Celui requis pour l'allongement des tiges atteindrait 12-13° C (CHEROUVRIER, 1976). Pendant la première phase de différenciation foliaire, soit de la levée au stade sept feuilles, une liaison hautement significative réunit température et croissance foliaire ; la somme thermique planimétrée au-dessus du seuil et nécessaire pour former une feuille égale  $34^{\circ}\text{J} \pm 3$ . L'exigence thermique s'accroît aux deux extrémités de la phase et la formation des septième et huitième feuilles présente des besoins doublés (fig. 2). Ceci engendre un palier très marqué du rythme d'émission qui rend facilement détectable l'apparition de ces feuilles au sein d'une population de plantes (fig. 2).

FIG 2 ECOPHYSIOLOGIE DE LA CROISSANCE FOLIAIRE ET CAULINAIRE  
MAÏS



La seconde phase d'apparition foliaire, liée aux particularités d'élongation caulinaire, montre pour

l'édification d'une feuille, des besoins en chaleur variables mais directement reliés à ceux de la tige (fig. 2). De façon prévisible, l'exigence thermique la plus faible correspond au point d'inflexion de la croissance caulinaire.

#### 4 — Usage des caractéristiques du rythme d'émission foliaire et d'élongation caulinaire pour révéler des différences climatiques

Sous réserve de se trouver dans les conditions précédemment définies (absence de facteurs alimentaires limitants...), ces phases de croissance peuvent servir à détecter des irrégularités micro et mésoclimatiques. Dans ce dernier cadre, il convient d'égaliser toutes les opérations culturales (date de semis, peuplement, origine, niveaux de fertilisation...) et de les contrôler soigneusement. Divers résultats (SIMON et DELECOLLE, 1974 ; FERRET, 1975) prouvent l'intérêt de recourir à ces critères et révèlent principalement des variations thermiques. Celles-ci seront d'autant plus faciles à détecter par le truchement du maïs que les températures moyennes resteront peu élevées jusqu'à la réalisation de l'allongement médian des tiges.

Comme précédemment, la distribution des données et leur présentation posent quelques problèmes d'interprétation (données discrètes pour les feuilles, asymétrie des distributions pour la majorité des phases). L'expérience prouve l'intérêt de recourir au dénombrement foliaire précoce (Stades deux-six feuilles) puis aux mesures d'élongation des tiges en s'attachant plus spécialement à prendre en compte, au niveau de la population d'individus, les premières étapes de l'allongement.

### III — ÉCOPHYSIOLOGIE DE LA CROISSANCE DES ORGANES FLORAUX ET DE LA FLORAISON

#### 1 — Signification physiologique et expression du phénomène

L'initiation florale débute précocement et l'organisation des inflorescences peut être suivie facilement depuis le stade huit-dix feuilles en disséquant les plantes. Cette technique présente l'inconvénient d'être destructive et correspond mal aux objectifs visés, car elle introduit une source importante de variation. C'est pourquoi les stades pris en compte correspondent à l'apparition des panicules hors du cornet foliaire (épiaison) et à l'émission de certaines pièces florales en dehors des inflorescences (pollinisation et émission des stigmates).

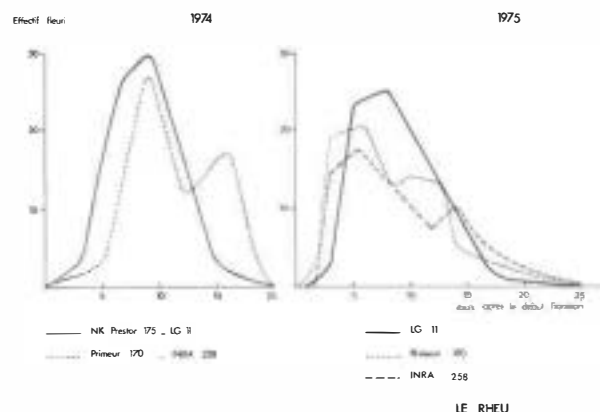
La nature des liens existant entre les modalités d'épiaison, de floraison mâle, de floraison femelle et des phases précédentes de croissance reste incertaine. Celle-ci

est en cours d'investigation à partir des résultats obtenus au niveau d'une population fixe d'individus suivie plante par plante tout au cours du cycle de végétation.

Le rythme d'épiaison dépend sans doute directement des caractéristiques d'élongation finale de la tige mais les floraisons mâle et femelle marquent vraisemblablement une certaine indépendance vis-à-vis de ce dernier phénomène.

L'observation minutieuse, au cours de deux années d'études (LE RHEU, 1974 1975) (fig. 3) de ces manifestations, montrent un étalement important des floraisons mâles et femelles. A une distribution unimodale et peu asymétrique des courbes fréquentielles de floraison mâle s'oppose l'allure fortement dissymétrique ou régulièrement bimodale chez certaines variétés (Primeur 170 - INRA 258) de la floraison femelle. Ces particularités engendrent des conséquences au niveau de l'interprétation statistique et posent le problème du choix variétal en vue de révéler l'hétérogénéité physique d'un milieu.

FIG 3 MODALITES DE FLORAISON FEMELLE



#### 2 — Relation avec les facteurs physiques d'origine climatique

En règle générale, du moins sous climat atlantique, l'expression des floraisons mâle et femelle dépend principalement de la température. Cependant, en années sèches ou en sols desséchants, l'approvisionnement hydrique défaillant devient une source de perturbation.

Une température élevée, supérieure à 30° C pendant les heures les plus chaudes de la journée, peut créer une rupture provisoire de l'alimentation en eau des portions supérieures du végétal, responsable, chez certaines variétés apparemment plus sensibles (LG 11 en 1975), d'une inversion de la séquence habituelle de floraison (BARLOY, 1975).

Ces conditions climatiques prolongent d'ailleurs la floraison femelle, accentuent l'asymétrie ou le caractère bimodal des courbes de fréquence.

Dans la gamme des valeurs thermiques non limitantes, la connaissance approfondie des liens de causalité reste à établir et présente quelques difficultés de résolution en conditions naturelles (variabilité interannuelle imprévisible nécessitant des observations prolongées).

### **3 — Usage des caractéristiques de floraison pour identifier des différences climatiques**

Malgré l'imperfection des connaissances et l'incertitude planant sur la signification écophysiological précise des phénomènes de floraison, ceux-ci ont été mis à profit pour détecter, tant la variation micro-climatique que d'éventuelles différences interparcelles.

La justification de cet usage repose sur l'expérience agronomique quelque peu empirique des «dates médiane de floraison femelle» employées pour distinguer en un même lieu et à ce stade, les différences de précocité entre variétés. Ce même critère sert également pour effectuer des comparaisons interlieux dans une même région.

Les résultats issus du «terrain» confirment l'intérêt de recourir à ces critères qui reflètent peut-être seulement l'historique de la croissance caulinaire (SIMON et DELECOLLE, 1974 ; MALET, 1974).

## **CONCLUSION**

Ces données écophysiological constituent un apport propre à mieux faire comprendre la portée de telles études dans le cadre de recherches portant sur l'aménagement territorial à vocation agricole.

Les mesures de croissance non destructives examinées dépendent partiellement des facteurs climatiques, ce qui implique, dans la mesure où l'on vise à les révéler, à vérifier pour chaque phase en jeu, l'absence d'assujettissement envers les autres agents régulateurs ou un asservissement faible.

Si en conditions habituelles de l'Ouest atlantique les composantes climatiques représentent pour les phases de végétation étudiées, les principaux agents régulateurs de la croissance du maïs, la généralisation de ces résultats et leur application à d'autres régions bocagères ou ouvertes, devra s'entourer de la plus grande prudence.

---

## **SUMMARY**

**Ecophysiological contribution related to maize, and operating conditions of this knowledge to the detection of climatic effects.**

In Brittany, Maize is placed in limit conditions of growth. Thus, it seems to be a plant able to reveal certain climatic differences that would not be easily

shown up by the use of other processes. The report specifies the nature of ecophysiological contributions that can be detected thanks to the growth rates measures, it emphasizes the interest of using non destructive methods.

For each stage of growth (spring of shoots, leaves emission, elongation of stems, female flowering...) the operating conditions of this knowledge to the identification of climatic factors are discussed.