



---

# PHYSIOLOGIE ET PRODUCTION DU MAIS

Pau (France), 13-15 novembre 1990

---





**COLLECTION**

**PHYSIOLOGIE  
ET PRODUCTION  
DU MAIS**



# PHYSIOLOGIE ET PRODUCTION DU MAÏS

Communications au Colloque  
La vie du maïs  
*Physiologie du maïs*  
Application à la production  
organisé par l'INRA, l'AGPM et l'Université de Paris-Sud  
Pau, 13-15 novembre 1990

D. PICARD  
*Coordinateur*

AGPM  
122, boulevard Tourasse  
64000 PAU

INRA  
147, rue de l'Université  
75341 PARIS Cedex 07

**© INRA Paris, 1991**  
**ISBN : 2-7380-0304-4**

# Table des matières

INTRODUCTION : D. PICARD .....	13
<b>PREMIÈRE PARTIE : PHASE JUVÉNILE : DE LA GRAINE AU STADE 4 FEUILLES</b> .....	15
• De la germination à la post-levée : une série de processus intégrés sous contraintes – R. BOURDU .....	17
<i>La germination : déroulement des processus morphologiques et physiologiques</i>	
• Structures et infrastructures du maïs au cours de la germination – R. BOURDU et A. BOUSSER .....	19
• Métabolisme glucidique et activités amylasiques liés à la germination du maïs – N. GRÉGORY et R. BOURDU .....	29
• Imbibition et absorption d'eau au cours de la germination du maïs sous différentes conditions thermiques – E. JEANNETTE .....	39
<i>Le proche environnement de la semence : approche en conditions contrôlées</i>	
• Comportement du maïs au stade jeune en fonction de la température racinaire – J.S. FROSSARD, M.T. SALABERRY et J.F. FRIAUD .....	47
• Effets de la teneur en oxygène et de la température au niveau racinaire sur la croissance de 8 génotypes de maïs – P. SAGLIO .....	55
• Influence sur la germination de la concentration en azote dans l'environnement immédiat de la semence de maïs – Ph. GIRARDIN et F. GEORGE .....	61
<i>Étude de la germination, de la levée et de la croissance au stade jeune au champ</i>	
• Variabilité génétique de la croissance de la jeune racine en fonction de la température – C. GIAUFFRET et M. DERIEUX .....	69
• Caractérisation de la plantule de maïs par ses paramètres au départ et selon son environnement – B. POMMEL .....	75

- Influence du régime thermique sur la croissance pondérale et le rythme d'apparition des feuilles de jeunes plantes de maïs  
C. DURR, J. BOIFFFIN et H. BOIZARD ..... 83
- Évolution comparée du système aérien et racinaire au stade jeune –  
J.P. GAY, B. GOYTINO et M. TOLLENAAR ..... 91

**DEUXIÈME PARTIE : DE LA PHASE JUVÉNILE A LA PHASE REPRODUCTIVE ..... 101**

- La mise en place de la culture : une phase déterminante pour l'élaboration du nombre de grains – M. DERIEUX ..... 103

*Contribution à l'étude de quelques mécanismes*

- Assimilation nette et conductance stomatique du maïs –  
O. BETHENOD et F. TARDIEU ..... 105
- Effet d'une limitation en azote ( $\text{NO}_3^-$ ) sur la photosynthèse chez le maïs – T. LAMAZE, S. KHAMIS, C. FOYER et J. FARINEAU ..... 113

*Mise en place des structures de production*

- Variabilité du nombre de racines adventives émises : effet du génotype et des conditions de croissance – S. PELLERIN et F. TARDIEU ..... 123
- Modélisation de l'architecture du système racinaire du maïs au champ : aspects géométriques – F. TARDIEU et S. PELLERIN ..... 133
- Effet de la durée du jour sur la mise en place de la surface foliaire chez le maïs – C. GIAUFFRET, D. DORVILLEZ, R. BONHOMME, M. DERIEUX ..... 143
- Contribution à l'étude du déterminisme du nombre de rangs – M. BERTRAND, A. FLEURY, F. TARDIEU ..... 153
- Différenciation de l'épi chez le maïs : effet des conditions climatiques sur le nombre de fleurs formées – F. RUGET ..... 161

*Tolérance aux stress*

- Résistance à la sécheresse chez le maïs : quelques mécanismes impliqués – J. MORIZET, A.M. TRIBOI et M. POLLACSEK ..... 167

*Variabilité génétique*

- Hétérosis pour l'expression génétique au cours du développement – A. LEONARDI, C. DAMERVAL et D. de VIENNE ..... 175

<b>TROISIÈME PARTIE : DE LA FÉCONDATION A LA MATURITÉ</b> .....	183
• L'élaboration du poids des grains – Ph. GIRARDIN .....	185
• De l'ovule au grain de maïs mature – Ph. GIRARDIN .....	187
<i>La fécondation</i>	
• La fécondation chez le maïs – C. DUMAS .....	201
<i>Évolution de l'appareil végétatif</i>	
• Importance respective des périodes de formation, de remplissage et de maturation du grain dans la composition du rendement – B. GOYTINO et J.P. GAY .....	207
• Verse en végétation : la variabilité génétique du système racinaire et de l'appareil aérien du maïs et ses conséquences pour la sélection – Y. HEBERT, A. DUPARQUE et S. PELLERIN .....	215
<i>Remobilisation des réserves et remplissage du grain</i>	
• Méthode de suivi du développement du maïs après la floraison par des estimations visuelles – J.F. LEDENT .....	227
• Origine des assimilats pour le remplissage des grains : importance des remobilisations – F. RUGET .....	233
• Métabolisme carboné dans les feuilles sources lors de la phase de remplissage des grains : recherche de critères de remobilisation et de sénescence – J.L. PRIOUL, A. REYSS et N. SCHWEBEL-DUGUE .....	239
• Étude, par utilisation des isotopes lourds, de la capacité de stockage de la tige de maïs pendant la montaison, puis de la remobilisation de ces réserves vers l'épi – J.B. CLIQUET, E. DELEENS, J.L. PRIOUL, A. MARIOTTI et J.F. MOROT-GAUDRY .....	245
• Suivi de la croissance du grain par une technique de microéchantillonnage – J.F. LEDENT et D. MOURAUX .....	253
• Évolution du poids d'un grain et de sa teneur en eau – J. LORGEOU .....	259
<b>QUATRIÈME PARTIE : APPROCHE DE L'ÉLABORATION DU RENDEMENT</b> .....	275
• L'élaboration du rendement, outil de diagnostic sur l'effet des techniques – A. FLEURY .....	277
<i>Des méthodes de diagnostic</i>	
• Méthodologie de l'analyse de l'élaboration du rendement – A. FLEURY .....	279

- Des références pour les variétés – J. LORGEOU ..... 291
- Évolution de l'hétérogénéité d'un peuplement jeune de maïs  
et répercussions sur le rendement et ses composantes – A. DUPARQUE,  
A. FLEURY et J. LORGEOU ..... 307
- Quels indicateurs du fonctionnement hydrique des plantes permettent  
de rendre compte des variations de rendement du maïs ?  
– F. TARDIEU et O. BETHENOD ..... 319

*Élaboration du rendement et itinéraires techniques*

- Interaction précocité x densité sur l'interception du rayonnement  
et la production de matière sèche en conditions Nord de la France –  
D. DORVILLEZ, C. GIAUFFRET, M. DERIEUX  
et R. BONHOMME ..... 329
- Adaptation de quatre types variétaux de maïs aux fortes densités de  
peuplement – A. BOYAT, F. KAAAN, A. PANOUILLE ..... 335
- Densité de culture et distance entre rangs : conséquences en matière  
de préconisation sur les structures de peuplement – J. LORGEOU  
et B. GOYTINO ..... 345
- Alimentation en eau du maïs en période préfloraison et élaboration  
du rendement en grain – J.M. DEUMIER, B. LACROIX,  
A. BOUTHIER ..... 359
- Fertilisation azotée et composantes du rendement du maïs :  
effets des niveaux et des modalités d'apport – D. PLENET, E. LUBET,  
Ph. DESVIGNES et F. SOMBRUN ..... 367

**CINQUIÈME PARTIE : MODÉLISATION AGROPHYSIOLOGIQUE  
DE L'ÉLABORATION DU RENDEMENT DU MAÏS ..... 383**

*Principes des modèles de simulation de cultures de maïs*

- Modélisation du fonctionnement d'une culture de maïs :  
cas de CORNGRO et CERES-Maize – R. BONHOMME,  
F. RUGET ..... 385
- Le compartiment hydrique des modèles de simulation de la culture  
du maïs : analyse comparative de trois modèles existants –  
N. BRISSON, M. VOLTZ ..... 393
- Évaluation d'un modèle mécaniste : aspects statistiques –  
D. WALLACH ..... 403

*Exemple d'un modèle particulier : CERES-Maize*

- Applications et utilisations de CERES-Maize dans différentes régions  
du monde – F. RUGET, R. BONHOMME ..... 413

• L'échelle phénologique dans CERES-Maize – F.A. DAUDET et T. HARENA .....	419
• Prise en compte de la photopériode dans CERES-Maize – R. BONHOMME, F. RUGET, M. DERIEUX .....	429
• Test des fonctions décrivant la mise en place du feuillage dans le modèle CERES-Maize – A. LAHROUNI, J.F. LEDENT .....	437
• Analyse de la fonction de photosynthèse dans CERES-Maize – F. RUGET, R. BONHOMME, C. VARLET-GRANCHER .....	445
• Simulation du nombre de grains par CERES-Maize – J. LORGEOU .....	455
• Prise en compte du stress hydrique dans CERES-Maize – S. PLANTUREUX, P. GIRARDIN, G. VINCENT .....	469
<b>SIXIÈME PARTIE : PERSPECTIVES ET CONCLUSION .....</b>	<b>477</b>
• Les attentes des établissements de semences de maïs – D. RAILLARD .....	479
• Impact de la physiologie sur la productivité du maïs : perspectives – M. TOLLENAAR et L. DWYER .....	485
<b>CONCLUSION : D. PICARD .....</b>	<b>499</b>



Sept ans se sont écoulés depuis le coup d'envoi du dernier Colloque « *Physiologie du maïs* » de Royan. Le premier essai a été marqué, j'espère qu'aujourd'hui il sera transformé.

Cette manifestation me tient d'autant plus à cœur qu'elle est l'aboutissement d'une collaboration fructueuse entre les chercheurs et les ingénieurs de l'INRA, de l'Université Paris-Sud XI, du CNRS et de l'AGPM. Défi d'autant plus difficile à tenir dans notre pays où il est coutume de dire que la collaboration entre nos instituts et la Recherche n'est pas toujours aisée.

Nos ingénieurs et chercheurs ont su travailler de concert et surtout ont pu trouver ensemble des moyens financiers. A partir de 1986, le travail entrepris en commun a été financé grâce à une action d'intervention sur programme (AIP) de l'INRA, avec le soutien de l'Office National Interprofessionnel des Céréales (ONIC) et le Ministère de la Recherche et de la Technologie (MRT).

Cette collaboration ne devra donc pas en rester là. Des moyens financiers européens ne pourront être obtenus que si le « pack » de recherche français est soudé et cohérent. N'oublions pas que les financements européens ne seront affectés qu'à des actions et que celles-ci ne sont éligibles aux yeux des experts européens que lorsque tous les acteurs de la filière sont réunis.

Sur le plan technique, la sécheresse de 1990 nous révèle tous les problèmes qui restent à résoudre. Elle devrait nous servir de leçon et les performances de ces dix dernières années ne doivent pas nous sembler acquises. Notre technologie est peut-être la pointe mais elle est partiellement prise en défaut par un simple phénomène climatique.

Il nous faut relever le défi et être prêt technologiquement à affronter avec succès les prochains assauts de Dame Nature.

Je tiens à remercier la ville de Pau de la collaboration active et conséquente qu'elle a apportée à la réussite de cette manifestation. Elle confirme ainsi sa vocation de pôle maïs en France.

Marcel CAZALE  
*Président de l'Association Générale  
des Producteurs de Maïs*



# Introduction

**Didier Picard**

INRA, Département d'Agronomie, 78850 Thiverval-Grignon, France

---

A. Cauderon concluait le colloque de Royan « *Physiologie du maïs* » en mars 1983, en souhaitant que les participants se retrouvent dans quelques années pour poursuivre le dialogue engagé, en ayant travaillé entre-temps et, cela, au niveau de la physiologie de la plante entière.

Le nouveau colloque qui se tient à Pau montre que son appel n'aura pas été vain.

Cependant, les deux colloques de Royan et de Pau, les deux livres qui en rendent compte, n'ont pas le même objectif. Le premier, comme l'a rappelé A. Gallais, qui l'a coordonné ainsi que l'ouvrage en résultant, avait pour objet de rassembler les connaissances, nombreuses mais dispersées, sur la physiologie de la plante entière de maïs. Ce travail de synthèse étant fait, et fort bien fait si l'on en juge par le succès qu'ont connu la réunion de Royan et le livre « *Physiologie du maïs* », il fallait innover.

Dès l'automne 1983, un groupe de chercheurs, principalement de l'Association Générale des Producteurs de Maïs (AGPM), de l'Institut National de la Recherche Agronomique (INRA) et de l'Université de Paris-Sud, se mettait au travail pour identifier les principaux domaines où des travaux devaient être conduits prioritairement pour faire progresser les connaissances sur des périodes critiques du cycle du maïs.

Trois puis cinq domaines de recherche ont ainsi été progressivement identifiés. A partir de 1986, des appuis financiers ayant été trouvés sous forme d'une « Action d'Intervention sur Programme » (AIP) de l'INRA, soutenue par l'Office National Interprofessionnel des Céréales (ONIC) puis, plus récemment, par le Ministère de la Recherche et de la Technologie (MRT), certains des travaux initiés ont pu bénéficier d'un financement particulier.

Les résultats présentés sont, pour l'essentiel, ceux obtenus dans le contexte de cette AIP. Ils ont cependant été complétés grâce, notamment, à un réseau de collaborations plus large, faisant appel à des chercheurs d'autres organismes, y compris hors de France.

Les principaux facteurs limitants du rendement du maïs identifiés sont :

1. le froid et le risque d'asphyxie au printemps ;
2. la sécheresse en période de mise en place des organes reproducteurs ;
3. les accidents en cours de maturation.

Les travaux engagés ont donc porté principalement sur ces trois catégories de sujets.

Par ailleurs, il était important de pouvoir resituer les phénomènes étudiés dans l'ensemble du cycle de la plante. En effet, un stress à un moment particulier du cycle peut avoir des effets sensibles immédiatement après mais ne pas se traduire nécessairement par une réduction de rendement. Un stress de type différent peut ne pas avoir d'effet apparent très marqué dans la période qui suit, mais provoquer un écart de production par rapport à un peuplement non stressé à la récolte.

Il existe actuellement deux types de méthodes complémentaires pour étudier l'effet d'un événement sur la suite du cycle de la plante et le fonctionnement du peuplement :

- d'une part, les méthodes fondées sur l'analyse de l'élaboration du rendement, qui permettent de raisonner simultanément les itinéraires techniques et sont, de ce fait, particulièrement intéressantes pour la conduite des cultures, mais qui ne font qu'indirectement référence aux mécanismes physiologiques impliqués ;

- d'autre part, les méthodes de modélisation reposant davantage sur ces mécanismes, mais qui ne permettent pas aussi aisément de raisonner les itinéraires techniques.

Compte tenu de leurs avantages complémentaires, ces deux types de méthodes ont été mis en œuvre simultanément dans le programme.

La démarche d'ensemble se retrouve dans le plan d'exposé des résultats : les trois premières parties traitent successivement des trois phases du cycle du maïs, en mettant l'accent sur l'effet des stress les plus fréquemment rencontrés lors de chacune d'elle ; les deux dernières abordent l'ensemble du cycle, la cinquième s'appuyant sur le modèle « CERES-Maize ».

\*

\* \*

Ainsi, le colloque de Pau est l'occasion d'évaluer très précisément les progrès accomplis et cela en associant à la réflexion non seulement des chercheurs mais aussi des représentants des principales branches professionnelles concernées par la culture du maïs. A. Cauderon avait souligné à Royan la richesse du dialogue qui en avait résulté.

Les textes présentés font une plus large place aux résultats des travaux qui ont été effectués qu'aux synthèses, celles de Royan restant d'actualité. Les ouvrages rendant compte des deux colloques sont donc complémentaires.

**I. Phase juvénile :  
de la graine au stade 4 feuilles**

---



# De la germination à la post-levée : une série de processus intégrés sous contraintes

**Robert Bourdu**

Laboratoire « Structure et Métabolisme des Plantes », associé au CNRS (URA 1128),  
Université Paris-Sud, 91405 Orsay Cédex, France

---

La germination d'une semence mûre occupe une période de courte durée, quelques heures seulement, mais au cours de laquelle un nombre considérable de processus physiologiques s'exprime avec une grande intensité. Cette activité « explosive » aboutit, si tout se déroule normalement, au gonflement des tissus séminaux et à l'éclatement des téguments. Ainsi, commence pour la jeune plante une nouvelle phase de sa jeune vie. Mise en contact avec un environnement généralement hostile – ou qui pose problème – privée de lumière la plupart du temps – c'est le cas du maïs – la plantule croît et se développe en puisant dans les réserves (albumen et/ou cotylédon(s)) jusqu'au moment où la partie supérieure devient véritablement aérienne. Alors tout bascule grâce à un climat lumineux et à un micro-environnement gazeux qui l'autorisent à vivre « de ses propres ailes »... Germination, croissance hétérotrophe, levée sont ces trois périodes qui se suivent en s'emboîtant les unes dans les autres comme un système gigogne et se contrôlant successivement.

Il est capital de prendre conscience que chacune de ces phases recouvre une diversité très grande de processus :

- imbibition, absorption, diffusion de l'eau,
- synthèse et/ou libération d'un système hormonal,
- synthèse et/ou activation d'un système enzymatique,
- hydrolyses...,
- transports des produits solubles provenant de ces hydrolyses,
- activité respiratoire exaltée,
- multiplications cellulaires,
- allongements cellulaires,

sont quelques points marquants de la seule germination considérée dans le sens le plus restreint évoqué au début de ce texte.

Pour chacune des deux autres phases on pourrait établir une liste aussi longue avec la possibilité bien consciente d'oubli...

Or, chacun de ces processus recouvre à son tour au niveau cellulaire une multiplicité de réactions biochimiques.

A quelque niveau qu'on se place (moléculaire, cellulaire ou de la semence entière), aucun de ces processus ne peut être contourné, ce qui signifie qu'aucun d'eux ne peut être privilégié ; ils se commandent tous.

Diversité, contrôles successifs, irremplaçabilité sont donc des caractéristiques de cette véritable intégration. Un dernier caractère doit être souligné même s'il peut paraître évident : tous ces phénomènes sont localisés dans des structures rigoureusement architecturées.

Le rôle de l'environnement peut, dans un tel système, être envisagé sous trois aspects :

a) dans l'environnement, la germination et la jeune plante trouvent la source et le moteur des réactions successives. C'est le cas de l'eau qui doit être disponible pour engager et entretenir l'enchaînement des réactions. C'est le cas aussi de l'oxygène qui doit subvenir aux besoins respiratoires. La demande est élevée. A ce niveau, toute carence peut avoir des conséquences décisives et fatales ;

b) l'environnement module l'intensité de chacune des réactions. C'est, bien entendu, le cas de la température. Quand on sait que chacun des éléments de l'intégration possède sa propre courbe d'activation et ses propres limites thermiques, on comprend la complexité et l'importance du paramètre température. On peut dire, à quelques nuances près, la même chose de la lumière qui n'intervient pas seulement en photosynthèse mais aussi dans la mise en place des structures propres à cette réaction, dans le bilan hormonal, dans les systèmes enzymatiques photosensibles, dans l'organogenèse etc...

Ainsi, l'environnement d'une façon ou d'une autre contrôle indirectement l'intégration des processus. Il ne peut modifier qualitativement le cours des événements mais il peut le retarder ou l'accélérer rendant l'organisme tout entier résistant ou fragile à toute agression ;

c) le contexte (faune et flore parasites comprises) dans lequel, de la germination à la post-levée, la jeune plante se développe constitue une contrainte au travers de laquelle elle doit passer avec plus ou moins de bonheur au risque de compromettre la suite du déroulement de sa vie. C'est bien le cas du maïs qui ne se « récupérera » que très difficilement et très partiellement après un mauvais départ.

La plante et la nature en général se moquent des analyses et des classifications que nous n'introduisons que pour la logique de notre compréhension des phénomènes et pour mieux agir sur eux.

Dans les quelques textes qui suivent, l'accent a été porté sur chacun des points précédents avec des niveaux d'analyse plus ou moins poussés. Il s'agit souvent de processus globaux, parfois de processus plus élémentaires (au sens analytique). Peu importe, l'essentiel étant que chacun présente sa contribution car toutes ont leur importance.