

Paramètres de croissance du maïs dans le Haouz de Marrakech (Maroc)

Bouchra Bennouna
Abderrahman Lahrouni
Said Khabba

Université Cadi Ayyad,
Faculté des sciences Semlalia,
Département de physique,
Laboratoire d'hydrodynamique et
d'aérodynamique expérimentale (LHAE)
BP 2390,
Marrakech,
Maroc
<b.bennouna@ucam.ac.ma>

Résumé

Le travail effectué part de l'approche de la modélisation présentée par Fournier et Andrieu selon laquelle la phase de croissance sigmoïde des différents organes de la plante a été découpée en quatre phases : phase exponentielle, phase courte et rapide, phase linéaire et phase terminale. Ce travail concerne la dynamique d'allongement des entre-nœuds et l'extension de la tige, de la panicule, des épis entiers ainsi que le développement de la surface foliaire du maïs. Les conditions de croissance sont celles du Haouz de Marrakech où le climat est semi-aride. Globalement, les résultats obtenus vont dans le même sens que ceux de la littérature. Les différences observées sur les paramètres du modèle, telles les vitesses et les durées d'extension, peuvent être attribuées aux effets combinés de la variété, des conditions environnementales et des pratiques culturales. La priorité chez la plante de mise en place des organes aériens, si on admet comme critère l'entrée de l'organe en phase de croissance linéaire, est attribuée successivement à la surface foliaire et à la panicule, puis à la tige et, un peu plus tard, aux épis. L'épi supérieur est le dernier à commencer sa croissance linéaire avec une vitesse 1,5 fois plus importante que celle des épis du bas. De plus, l'entrée de l'épi supérieur en phase linéaire coïncide avec le moment de la diminution des vitesses linéaires des entre-nœuds dont les durées d'extension sont relativement prolongées.

Mots clés : productions végétales ; méthodes et outils.

Abstract

Modelling parameters of maize growth in Marrakech.

The elongation dynamics of individual internodes and the panicle, ear and leaf area of maize were studied in the semi-arid conditions of Marrakech (Morocco) in a field experiment with the 16-leaf RAÏSA variety. Data for phytomer and organ extension and appearance were related to thermal time calculated from the base air temperature (10°C). Using the approach of Fournier and Andrieu [3], we identified four stages: elongation was initially exponential during stage (I), and then increased sharply for a short period (stage II). A constant elongation rate defined stage (III), followed by stage (IV), during which the elongation rate decreased. Analysis of the regression coefficients showed that the mean relative elongation rate (RER) for phytomers did not differ significantly ($P = 0.05$) between even (0.0181 ± 0.00027) °C⁻¹.d⁻¹ and odd (0.0149 ± 0.00058) °C⁻¹.d⁻¹ internodes. Stem and panicle extended similarly to even internodes (0.0179 ± 0.0039) °C⁻¹.d⁻¹. The end of the exponential period for all phytomers was closely synchronized with the time the collar of this phytomer reached its surrounding ligules. The linear rates depended on the phytomer number, increasing from 0.0313 cm/°Cd (internode 6) to 0.1188 cm/°Cd (internode 9) and declining for the higher internodes. We identified two linear relations between linear rates and final lengths of all organs: the coefficient of proportionality was (0.0058 ± 0.0003) per °Cd ($R^2 = 0.78$) for all internodes and (0.0027 ± 0.0005) per °Cd ($R^2 = 0.99$) for other organs. The kinetics of internode extension was consistent with the results found by studies in Grignon (France) and in Gatton (Australia), although the rates of processes are different. They probably depend on the genotypic and experimental conditions and cultural practices. The priority for the plant for setting up its aerial organ, if we assume that the organ is in the linear growth phase, is first the leaf area, then the panicle, the stem and finally the ears. The highest ear is the last to begin its

Tirés à part : B. Bennouna

linear growth, but grows at a rate 1.5 times higher than that of the bottom ears. Moreover, the top ear enters its linear phase at the same time as the linear rates of the internodes (which have a relatively long extension period) begin to slow.

Key words: vegetal productions; tools and methods.

L'élargissement des entre-nœuds des plantes a deux fonctions fondamentales : élévation des feuilles au sein du couvert végétal pour qu'il y ait une interception optimale du rayonnement actif pour la photosynthèse, et élévation d'organes reproducteurs pour que la pollinisation soit efficace [1]. Les premiers modèles d'élargissement des entre-nœuds pour la plante du maïs ont été établis par Morrison *et al.* [1] et par Robertson [2] qui rapportent que durant la première phase de croissance de chaque entre-nœud, l'élargissement est lent et uniforme pendant les trois premiers jours, puis devient plus rapide. Elle se localise au départ dans la moitié supérieure de l'entre-nœud, pour se déplacer ensuite à la base. Morrison *et al.* ont montré un synchronisme entre le début de l'élargissement de l'entre-nœud '*n*' et la fin de l'élargissement de l'entre-nœud '*n-4*'. Robertson a mesuré que la vitesse moyenne de croissance en longueur pour chaque entre-nœud varie entre 2 et 5 cm par phyllochrone. Récemment, Fournier et Andrieu [3, 4] ont décrit l'élargissement des entre-nœuds du maïs par quatre phases successives : dans un premier temps (phase I) la totalité de l'entre-nœud est méristématique et son extension est exponentielle. La phase II est relativement courte ; durant cette phase qui semble correspondre à la mise en place de la zone d'allongement cellulaire, la vitesse relative d'extension est plus élevée. L'essentiel de la longueur de l'entre-nœud est acquis au cours de la phase III pendant laquelle la vitesse d'extension est quasi constante. Cette phase correspond à un fonctionnement quasi stationnaire de la zone d'allongement. Dans une dernière phase (phase IV), la vitesse d'allongement décroît puis s'annule, avec l'épuisement des cellules de la zone méristématique. Cette façon de découper la période de croissance qui a une forme sigmoïde en quatre phases a l'avantage de permettre aux chercheurs de distinguer les différentes interactions entre phases et de les lier à l'évolution morphologique globale de la plante. Ce modèle d'élargissement a été aussi examiné dans les conditions de

l'Australie par Birch *et al.* [5], pour deux variétés tropicales de maïs.

L'objectif de ce travail est tout d'abord de réexaminer le modèle établi par Fournier et Andrieu [3, 4] sur une variété locale de maïs semée dans les conditions du Haouz de Marrakech (climat semi-aride et sol sablonneux).

Les observations concernent les croissances de la tige et de ses entre-nœuds, de la panicule, de la surface foliaire et des dimensions des épis d'une plante de maïs. Les conditions de croissance ont été pratiquées sans contrainte hydrique ni nutritionnelle. Les résultats obtenus sont ensuite comparés à ceux publiés par les auteurs cités ci-dessus [3, 5]. On établira ensuite les relations entre vitesse de croissance et taille finale de chaque organe.

Matériel et méthode

Conditions de culture

L'expérimentation en champ a été réalisée dans le domaine de l'Institut national de la recherche agronomique (Inra), Centre régional du Haouz et des régions pré-Sahara de Marrakech (31°37' N, 7°52' W) sur un bloc de quatre parcelles de 8 m × 4 m. Le maïs, *Zea mays* L., cv. Raissa, a été semé à la main le 24 avril 1999, sur des rangs espacés de 70 cm avec un espace de 20 cm entre plantes (densité de 7 plantes par m²). On a apporté comme fumure de fond 40 t.ha⁻¹ de fumier + N-P₂O₅+K₂O, respectivement 60-120-90 kg.ha⁻¹. Le sol a été aussi traité pour prévenir toute éventualité de maladie comme la sésamie ou l'apparition d'adventices. Il n'y a pas eu de feuilles détruites et les mauvaises herbes ont été éliminées à la main. L'irrigation gravitaire a été pratiquée hebdomadairement.

Mesures et observations

La date de levée a été déterminée visuellement par le comptage journalier du nombre de plantes visibles sur une ligne

du milieu de l'une des parcelles. Le stade de la levée est défini lorsque 50 % des plantes ont leur coléoptile visible (la date zéro pour la suite sera prise à partir du jour de semis). Sur les 10 plantes choisies sur la ligne du milieu, un suivi des dimensions des feuilles a été effectué depuis la levée jusqu'à la floraison. Les mesures concernent la longueur L_F (mesurée du point d'insertion jusqu'à la pointe), et la largeur maximale, W_F , de toutes les feuilles jusqu'à apparition de leurs ligules. La surface foliaire a été calculée en utilisant la formule de Montgomery [6], $K \times L_F \times W_F$, avec le coefficient $K = 0,75$ pour les feuilles déployées et $K = 0,5$ pour les feuilles du cornet [7, 8].

À partir de la date du déploiement de la sixième feuille (24 mai, soit à 443 °C-J après le semis), on a procédé au prélèvement quasi journalier de six plantes prises au hasard à l'intérieur des différentes parcelles pour des mesures destructives au laboratoire. Il s'agit des mesures de la longueur de la vraie tige (après défoliation de la plante), ensuite de la longueur de chaque entre-nœud, de la longueur de la panicule (si elle est visible, sa mesure est faite à partir de la limite supérieure du dernier entre-nœud jusqu'à sa pointe supérieure). On mesure aussi la longueur et le diamètre de l'épi entier principal et secondaire, avec ou sans son pédoncule. Cette opération est répétée chaque jour pour chaque organe jusqu'au stade final de son élargissement.

Calcul du temps thermique

La durée de la période de croissance est essentiellement fixée par un certain nombre de degrés-jour [9, 10]. La somme des températures pour un jour est calculée par :

$$T = (T_{\min} + T_{\max}) / 2 - T_b \quad (1)$$

où T_{\min} et T_{\max} sont les températures minimale et maximale du jour (figure 1) enregistrées pendant la période des 5 mois d'expérience dont la moyenne journalière dépasse toujours la température de base T_b . Pour le maïs, et dans nos conditions climatiques, T_b a été prise égale à 10 °C. Les températures maximale

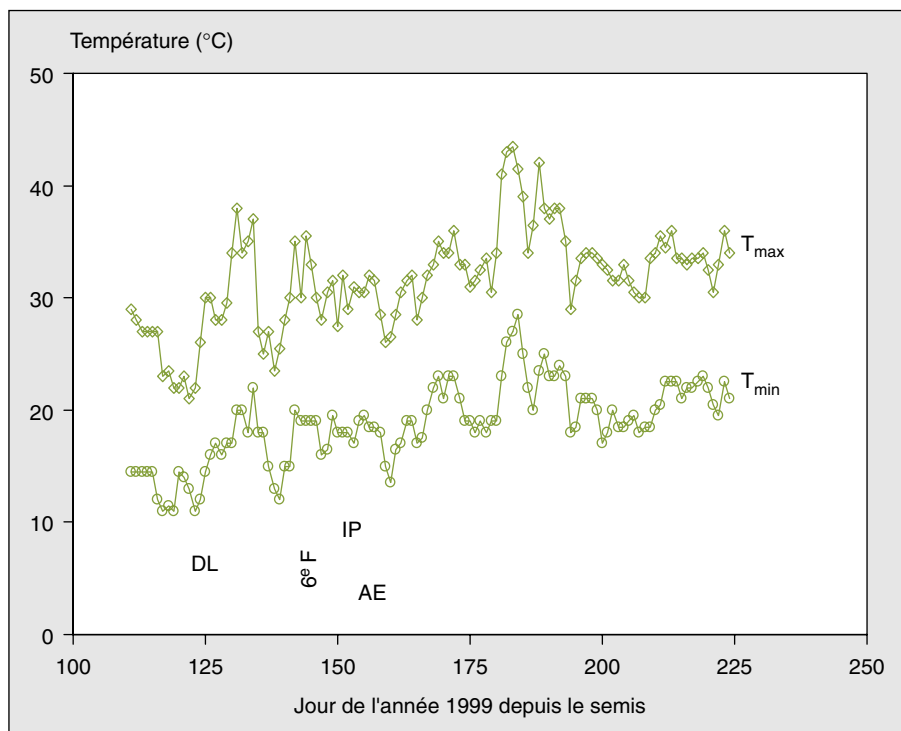


Figure 1. Évolution des températures maximales et des températures minimales en fonction de la date Julian depuis le semis.

Figure 1. Time course of maximal temperature, and minimal temperature from planting as a function of the Julian date.

◇ : températures maximales ; ○ : températures minimales.

Les barres verticales indiquent les dates de levé (DL), de déploiement de la 6^e feuille (6° F), d'initiation de la panicule (IP) et d'apparition de l'épi (AE).

et minimale de l'air ont été mesurées à l'aide d'un thermomètre Nutrisoil-Nutrifer commercial (Nutri-Heat International, Australie) placé près de l'essai depuis le semis.

La date de levée (DL) a été notée à 150 °C - J (5 mai), l'initiation de la panicule (IP) à 480 °C - J, et l'apparition de l'épi (AE) à 600 °C - J.

Modèle de croissance et méthode d'analyse

Modèle de croissance

La croissance de chaque organe de la plante du maïs en fonction de la somme de température est représentée par une courbe sigmoïde (figure 2). On y observe les deux phases principales :

- *Phase exponentielle d'élongation (phase I):*

Au cours de cette première phase, l'extension est exponentielle. Elle est représentée par l'équation suivante :

$$l_n = l_{0,n} \times \exp[V_n(t - t_{0,n})] \quad (2)$$

Où l_n est la longueur (cm) de l'organe, V_n est sa vitesse relative d'élongation

(°C - J)⁻¹, t est le temps thermique (°C - J) depuis le semis, et $l_{0,n}$ est la longueur de l'organe au temps $t_{0,n}$, instant où il est initié (voir ci-après, équation 3). La régression linéaire du logarithme de la longueur de chaque organe nous permet de calculer la vitesse relative d'élongation V_n . La fin de la phase exponentielle a été calculée par la méthode graphique en se fondant sur la régression de la phase linéaire (voir ci-après).

- *Phase linéaire d'extension (phase III):*

Après la phase exponentielle, et une phase de transition (phase II) qui est courte (considérée ici comme négligeable), l'élongation devient une fonction linéaire du temps thermique. La vitesse linéaire d'extension (cm/°C - J) a été calculée pour chaque organe en utilisant une régression linéaire entre les valeurs observées et le temps thermique.

Période d'allongement

Temps thermique d'initiation des entre-nœuds

Les mesures d'élongation des entre-nœuds ont commencé alors qu'ils avaient déjà quelques millimètres de longueur. Cependant, la fonction exponentielle (équation 2) permet d'estimer la date

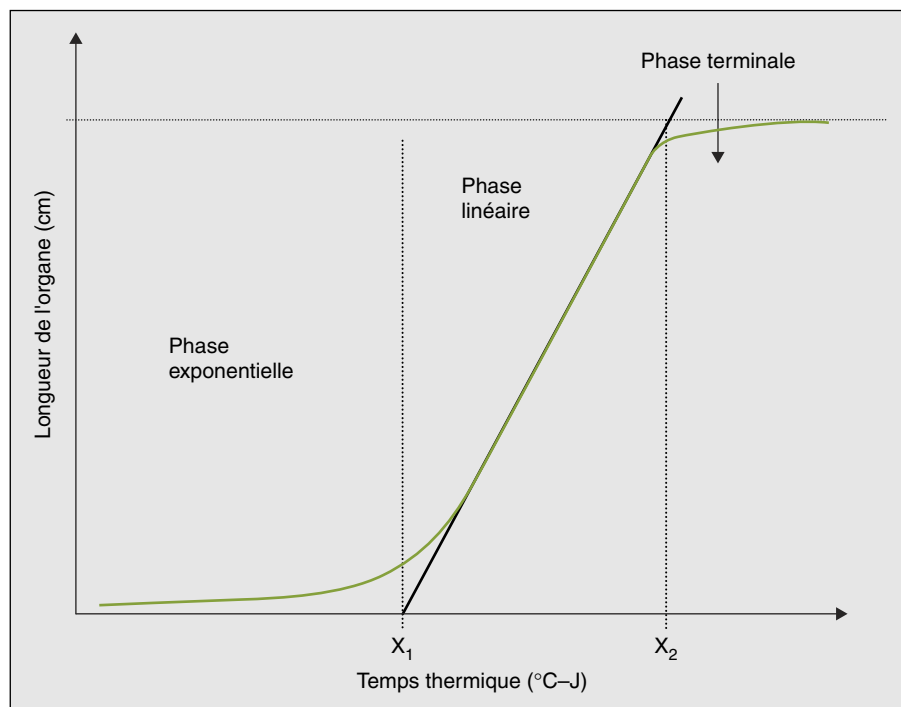


Figure 2. Modèle de croissance sigmoïdale d'un organe de plante.

Figure 2. Sigmoidal growth model of plant organ.

X_1 et X_2 indiquent les dates considérées du début et de la fin de la phase linéaire.

d'initiation de chaque entre-nœud. Le paramètre $t_{0,n}$ est défini comme étant le temps thermique durant lequel l'entre-nœud ne possède qu'une seule couche de cellules, soit lorsque $l_0 = 20 \mu\text{m}$ [11]. D'après l'équation (2), $t_{0,n}$ est alors définie par :

$$t_{0,n} = (1/V_n) \times \ln(0,002/l_{0,n}) \quad (3)$$

Durée de la phase linéaire

Le début et la fin de la phase linéaire ont été identifiés graphiquement [3]. Sur la *figure 2*, la droite de régression linéaire obtenue sur la courbe de la croissance de chacune des parties de la plante étudiée coupe l'axe du temps en X_1 ($l = 0$), et la limite asymptotique de la sigmoïde (longueur finale) en un point d'abscisse X_2 . La durée d'élongation linéaire est calculée par la différence $X_2 - X_1$.

Résultats et discussion

Cinétique d'émergence de la plante

Apparition des pointes, des ligules des feuilles et des entre-nœuds

L'apparition des pointes des feuilles et de leurs ligules en fonction du temps thermique est représentée sur la *figure 3*. Les vitesses moyennes d'apparition des feuilles et des ligules ont été calculées à partir des droites de régression linéaire. Comme le rythme d'apparition des pointes est assez régulier, on a obtenu ($0,029 \pm 0,002$) ($R^2 = 0,98$) feuilles visibles par $^\circ\text{C}-\text{J}$ (soit un phyllochrone pointe de $37 \text{ }^\circ\text{C}-\text{J}$). L'apparition des ligules des feuilles se fait selon deux rythmes : un rythme lent pour les cinq premières feuilles pour lesquelles on a obtenu ($0,0132 \pm 0,0039$) ($R^2 = 0,90$) ligules par $^\circ\text{C}-\text{J}$ (soit un phyllochrone ligule de $75 \text{ }^\circ\text{C}-\text{J}$) suivi d'un rythme rapide pour la suite des feuilles avec ($0,031 \pm 0,008$) ($R^2 = 0,98$) ligules par $^\circ\text{C}-\text{J}$ (soit un phyllochrone ligule de $25 \text{ }^\circ\text{C}-\text{J}$). Le phyllochrone ligule moyen est de $40 \text{ }^\circ\text{C}-\text{J}$, ce qui est proche du phyllochrone pointe. Ces résultats vont dans le même sens que ceux cités dans la littérature [12-14].

Les deux évolutions montrent aussi que le nombre de feuilles visibles et en croissance (feuilles du cornet) augmente durant la période végétative de 1 à 4 ou 5 feuilles selon le nombre final de feuilles par plante, puis diminue pour s'annuler à

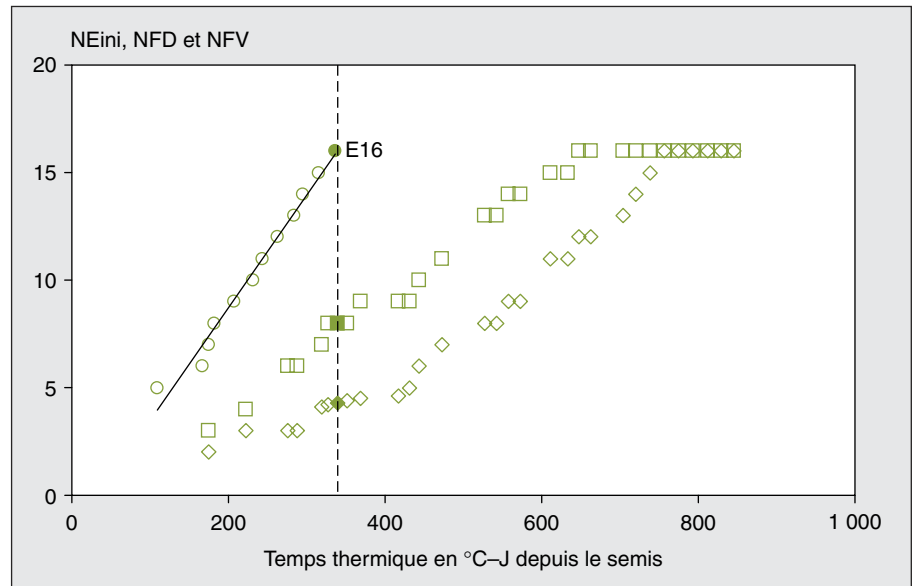


Figure 3. Évolution en fonction de la somme des températures du nombre d'entre-nœuds initiés (NEini), des feuilles visibles (NFV) et des feuilles déployées (NFD).

Figure 3. Initiation of internode number, number of visible leaf tips, and leaf collars plotted against thermal time.

o : nombre d'entre-nœuds initiés (NEini) ; nombre de feuilles visibles (NFV) ; \diamond : nombre de feuilles déployées (NFD).

La ligne verticale indique la synchronisation entre l'initiation du dernier entre-nœud et la présence de 7,7 feuilles visibles.

la fin de cette période. Il est évident que les 4 ou 5 feuilles visibles dans le cornet sont observées au moment de l'apparition de la pointe de la dernière feuille sur la plante [8, 13].

Sur la même figure, nous avons représenté le rythme d'apparition des entre-nœuds. Elle montre que l'initiation des différents entre-nœuds est aussi une fonction linéaire de la somme des températures avec une vitesse de ($0,0523 \pm 0,0019$) ($R^2 = 0,98$) entre-nœuds par $^\circ\text{C}-\text{J}$ (soit un phyllochrone de $19 \text{ }^\circ\text{C}-\text{J}$: intervalle d'initiation successive des entre-nœuds). À partir de ces observations, on peut obtenir la relation linéaire liant le rythme d'initiation des entre-nœuds au rythme d'apparition des pointes des feuilles dans le cornet. Cette relation se déduit du fait que les deux phénomènes sont tous les deux des fonctions linéaires de la somme des températures ; d'où nous obtenons la relation suivante :

$$NE_{in} = 1,38 + 1,937 \times NFV \quad (4)$$

Où NE_{in} est le nombre d'entre-nœuds initiés, et NFV est le nombre décimal de pointes des feuilles visibles. Sur la *figure 3*, on remarque que le dernier entre-nœud apparaît lorsque 7,7 pointes de feuilles sont visibles (ou bien 4 feuilles entières).

Longueur finale des entre-nœuds

La longueur finale de chaque entre-nœud dépend de son rang sur la tige. Notre étude sur la variété Raissa (avec 15 à 16 feuilles par plante) a montré que les quatre premiers entre-nœuds sont entassés au ras du sol et ont donc une longueur considérée négligeable. À partir du cinquième entre-nœud qui a une longueur moyenne de 1,8 cm, la longueur finale augmente avec le rang jusqu'à un maximum situé au rang 10 pour lequel on a obtenu une longueur moyenne de 18,5 cm (*figure 4*). La longueur finale diminue pour les entre-nœuds supérieurs, et devient pratiquement constante pour les trois derniers entre-nœuds (15 cm).

La tige adulte (quand elle atteint sa longueur finale) est une succession étagée des entre-nœuds. Sa longueur finale, LT_f , est la somme des longueurs finales des différents entre-nœuds, $L_f(i)$. La position de chaque entre-nœud de rang n sur la tige, noté $S(n)$, est donnée par la relation :

$$S(n) = \sum_{i=5}^n L_f(i) \quad (5)$$

Nos observations sur la variété Raissa ainsi que d'autres données tirées de la

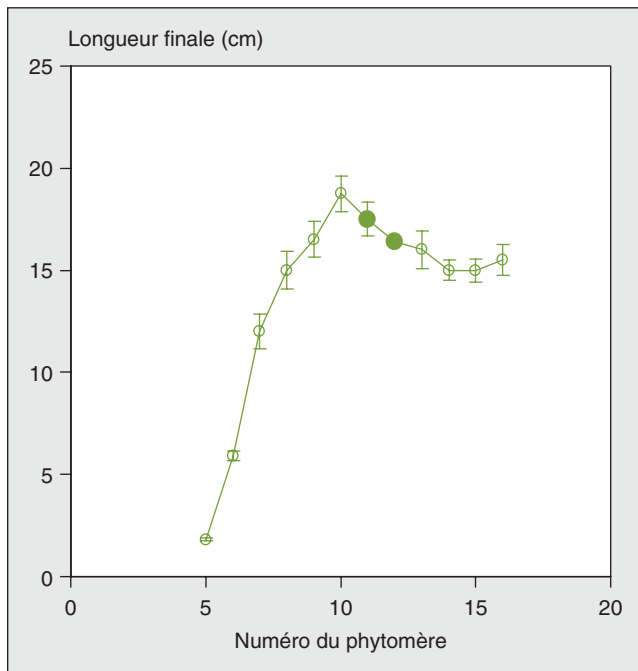


Figure 4. Longueur finale des entre-nœuds en fonction de leur numéro.

Figure 4. Final internode length plotted against phytomer number.

Les cercles remplis indiquent les positions des épis. Les barres représentent les intervalles de confiance au seuil de 95 %.

littérature [1, 3, 15] ont été utilisées pour représenter la fonction :

$$f(n) = \frac{S(n)}{LT_f} \quad (6)$$

$f(n)$ dans ce cas est la somme des longueurs des n entre-nœuds normalisées par la tige finale. La figure 5 montre les variations de $f(n)$, et la régression linéaire pour les 4 variétés s'écrit :

$$f(n) = 0,0793(n - n_0) - 0,0657r^2 = 0,99 \quad (7)$$

où n_0 est le nombre d'entre-nœuds entassés au ras du sol ($n_0 = 4$).

Croissance des entre-nœuds, de la tige, de la panicule, de la surface foliaire et des épis

La croissance en longueur normalisée de chaque entre-nœud est représentée sur la figure 6. Les évolutions des longueurs de la tige, la panicule, les épis 11 et 12 ainsi que le développement de la surface foliaire sont présentés sur la figure 7. Ces données montrent un modèle homogène de croissance en longueur de chaque entre-nœud, de la tige, de la panicule, des épis 11 et 12 et de la surface foliaire. Les figures montrent aussi le commencement séquentiel d'extension rapide de chacun des organes cités.

Analyse de la vitesse de croissance des différents organes

Phase exponentielle

• Vitesse relative d'extension en longueur des entre-nœuds

L'analyse par régression de l'état de croissance en longueur des entre-nœuds pendant la phase exponentielle montre que la vitesse relative, V_n , de croissance des entre-nœuds se fait en deux groupes (figure 8). De plus, d'après ces observations, il n'y a pas de différences significatives ($p = 0,05$) entre les vitesses relatives des entre-nœuds qui varient entre $0,0141 \text{ } ^\circ\text{C}^{-1} \cdot \text{J}^{-1}$ et $0,0181 \text{ } ^\circ\text{C}^{-1} \cdot \text{J}^{-1}$, soit une valeur moyenne de $(0,0162 \pm 0,0008) \text{ } ^\circ\text{C}^{-1} \cdot \text{J}^{-1}$ (tableau 1). Nos résultats montrent aussi que les vitesses d'allongement de la tige et de la panicule sont proches avec une moyenne de $(0,0175 \pm 0,0005) \text{ } ^\circ\text{C}^{-1} \cdot \text{J}^{-1}$ (proche aussi de celles des entre-nœuds 6, 10 et 16) (figure 8). Pour l'accumulation de la surface foliaire, la vitesse relative est pratiquement la même que celle de l'entre-nœud 11, soit $0,0162 \text{ } ^\circ\text{C}^{-1} \cdot \text{J}^{-1}$, qui est la valeur moyenne des vitesses relatives de tous les entre-nœuds.

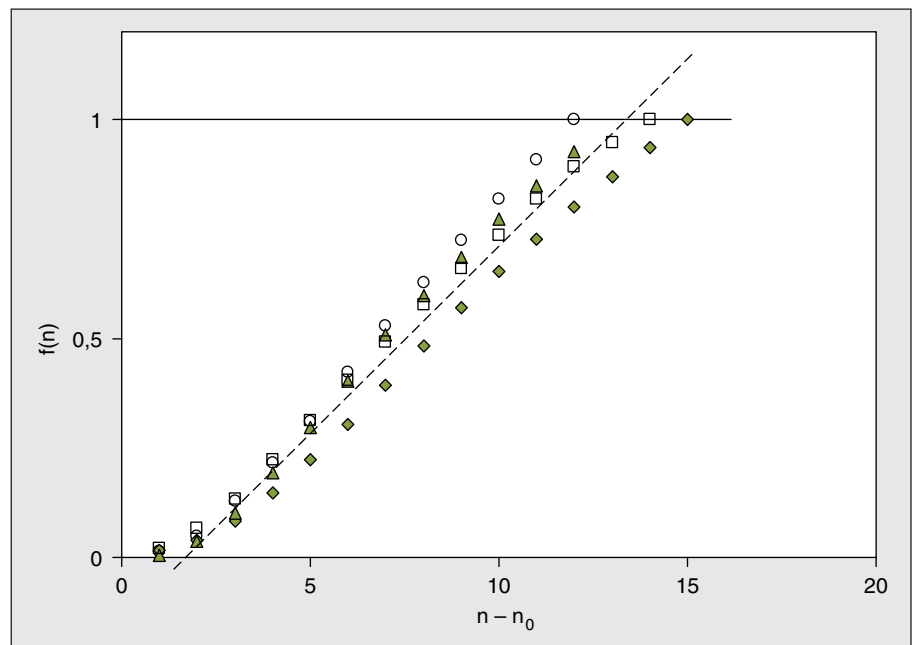


Figure 5. Variation de la position normalisée des entre-nœuds en fonction du rang n .

Figure 5. Variation of the normalized position of the internodes according to n rank.

n_0 : nombre d'entre-nœuds entassés dans le sol ($n_0 = 4$).

La ligne continue est la droite de régression et les symboles représentent les données expérimentales de 4 variétés. Les longueurs ont été normalisées relativement à la tige pour chaque variété.

◆ : Mo17 x B17 [1] ; ▲ : Déa [3] ; □ : Hanway [15] ; ○ : Raissa.

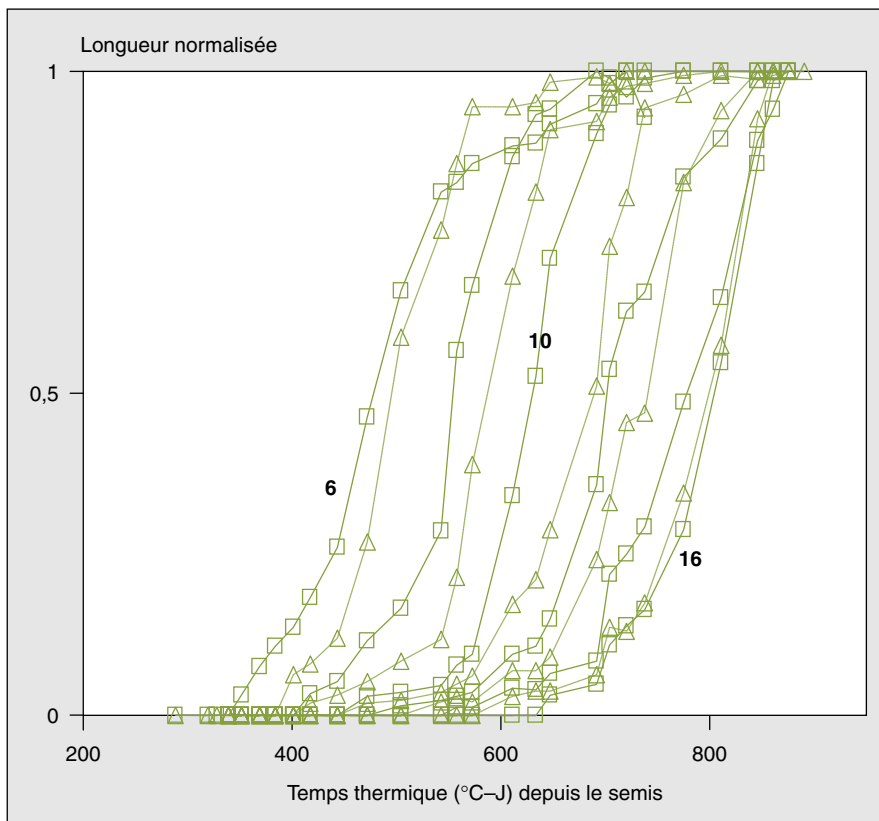


Figure 6. Évolution des longueurs normalisées des entre-nœuds (6^e au 16^e).

Figure 6. Variation of the normalized length of internodes (6th to 16th).

□ : entre-nœuds pairs ; Δ : entre-nœuds impairs en fonction du temps thermique.

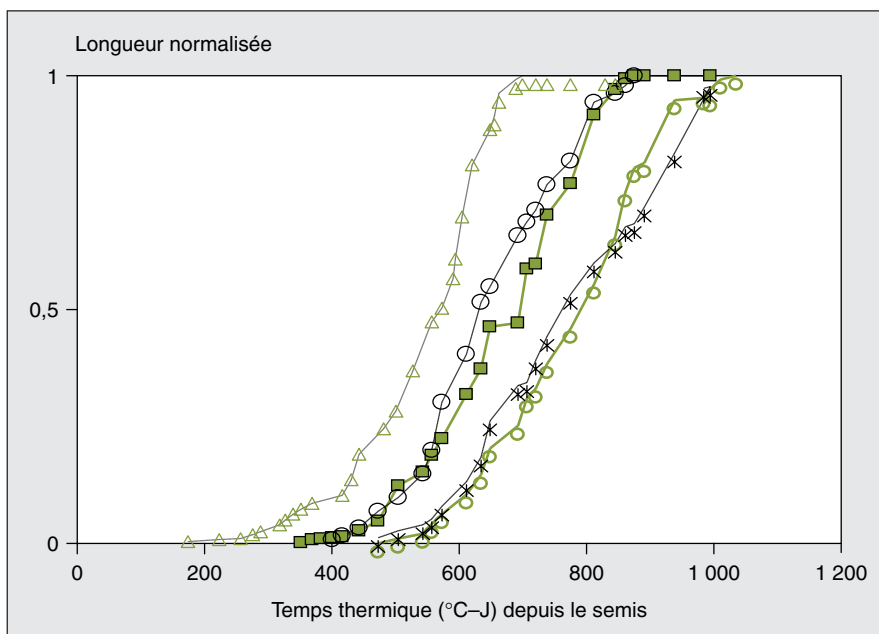


Figure 7. Évolution des longueurs normalisées de la tige, de la panicule, de la surface foliaire, de l'épi principal et de l'épi secondaire.

Figure 7. Evolution of the normalized length of the stem, the panicle, leaf area, principal ear, and secondary ear.

■ : tige ; ○ : panicule ; Δ : surface foliaire ; ○ : épi principal ; * : épi secondaire.

Les études effectuées tant en France sur la variété Déa [3] qu'en Australie sur deux autres variétés [5] ont montré que les vitesses relatives des entre-nœuds sont distribuées autour d'une valeur moyenne, et les différences observées ont été jugées non significatives. En Australie, Birch *et al.* [5] ont trouvé pour les variétés Pioneer 3527 (P3527) et Pioneer C87 des vitesses relatives moyennes de $(0,0189 \pm 0,0006)$ et de $(0,0194 \pm 0,0015) \text{ } ^\circ\text{C}^{-1}\cdot\text{J}^{-1}$ respectivement. En revanche, en France, Fournier et Andrieu [3] ont trouvé pour la variété Déa une valeur moyenne de $(0,0235 \pm 0,0008) \text{ } ^\circ\text{C}^{-1}\cdot\text{J}^{-1}$. Cela montre que durant la phase I, et dans nos conditions, les différents organes étudiés ont des vitesses relatives V_n qui ne sont pas différentes l'une de l'autre. Ainsi les différences observées pour la vitesse relative entre Marrakech, Gaton et Grignon peuvent dépendre de plusieurs facteurs : le lieu, la variété, les techniques culturales ou autres. À l'issue de cette discussion, nous pouvons donc conclure que le fait d'observer dans nos conditions un comportement des vitesses relatives des entre-nœuds en deux groupes est un résultat à prendre avec précaution et mérite d'être confirmé dans un protocole expérimental bien approprié.

Nous avons cherché par la suite à exprimer les dates de fin de la phase de croissance exponentielle de chacun des entre-nœuds (définie dans notre travail comme étant le début de la croissance linéaire) notée X_1 , au rythme d'apparition des ligules. En effet, d'autres auteurs [4, 5, 16, 17] ont signalé que la phase de croissance rapide d'un entre-nœud commence juste après l'apparition de la ligule de la feuille fixée à son extrémité haute. Nos résultats sur la *figure 9* montrent et affirment cette synchronisation. La pente de la droite de régression est de 0,92 pour tous les entre-nœuds avec un coefficient de corrélation de 98 %.

Cela confirme donc fortement l'idée que l'émergence de la ligule serait un signal déterminant de la transition de la phase I à la phase suivante d'extension dans la croissance des entre-nœuds.

Phase linéaire

• Vitesse d'extension linéaire

Durant la phase linéaire, par opposition à la phase exponentielle, les vitesses d'allongement présentent des variations significatives et importantes entre les entre-nœuds (*figure 10*). La vitesse d'extension varie selon la position de l'entre-nœud ; elle croît de

Tableau 1. Vitesse relative d'élongation des différents organes du plant de maïs

Table 1. Relative elongation rate of different organs of maize plant.

Organes	Vitesse (cm/°C - J)	Erreur
Entre-nœuds pairs	0,0181	0,0003
Entre-nœuds impairs	0,0149	0,0006
Tige	0,0176	0,0005
Panicule	0,0173	0,0005
Surface foliaire	0,0162	0,0004

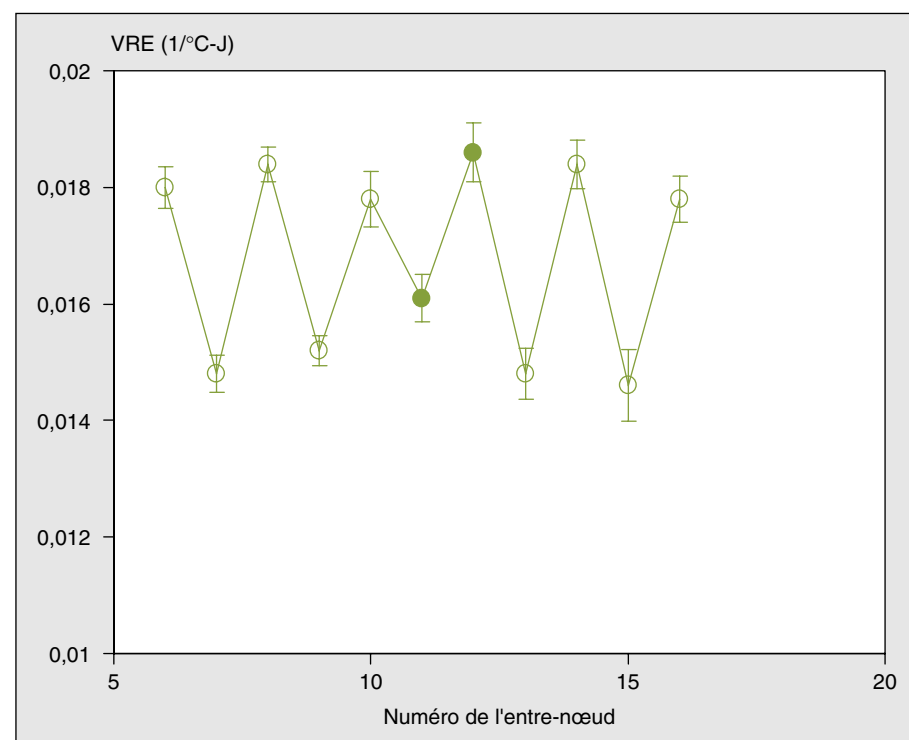


Figure 8. Vitesse relative d'élongation pendant la phase exponentielle des entre-nœuds en fonction de leur numéro.

Figure 8. Relative elongation rate of internodes during the exponential phase plotted against phytomer number.

Les symboles remplis indiquent la position des épis. Les barres représentent les intervalles de confiance au seuil de 95 %.

0,0313 cm/°C - J pour l'entre-nœud 6 jusqu'à 0,1188 cm/°C - J pour l'entre-nœud 9, puis décroît ensuite jusqu'à 0,0747 cm/°C - J pour l'entre-nœud 13. Au-delà du 13^e entre-nœud, la vitesse d'extension linéaire augmente légèrement vers 0,0819 cm/°C - J pour les trois derniers entre-nœuds.

La décroissance des vitesses linéaires d'allongement observées pour les entre-nœuds situés entre le 9^e et le 14^e est due à la croissance simultanée de l'épi qui diminue la disponibilité en assimilats [18]. Cela expliquerait l'obtention du maximum de la vitesse d'extension à 2 ou

3 entre-nœuds au-dessous de l'entre-nœud porteur de l'épi principal.

Pour les autres organes, les résultats obtenus montrent que les vitesses d'extension linéaire latérale (du diamètre) mesurées au milieu des épis entiers situés au 11^e et au 12^e entre-nœud sont respectivement de 0,0074 cm/°C - J et de 0,0103 cm/°C - J, tandis que les vitesses d'extension linéaire en longueur sont de 0,0797 cm/°C - J et de 0,136 cm/°C - J. Les extensions des épis sans spathes et de leurs pédoncules se font en parallèle avec une vitesse moyenne de (0,0653 ± 0,005) cm/°C - J pour l'épi 12

(épi principal) et (0,044 ± 0,004) cm/°C - J pour l'épi 11 (épi secondaire). Ces valeurs montrent qu'en moyenne les vitesses d'extension linéaire des dimensions des épis principal et secondaire entretiennent un rapport d'environ 1,5 au profit de l'épi principal.

La panicule a une vitesse d'extension linéaire proche de celle de l'épi principal avec une moyenne de (0,135 ± 0,005) cm/°C - J. Pour la tige, la vitesse de croissance linéaire est 0,448 cm/°C - J tandis que la surface foliaire se développe avec une extension linéaire de 17,14 cm²/°C - J. Les valeurs que nous venons d'exposer sont très différentes de celles obtenues par d'autres auteurs [3, 5], ce qui confirme une fois de plus que l'extension des plants de maïs peut dépendre de la variété, du climat et des conditions culturales.

La vitesse d'allongement en phase linéaire paraît donc comme une annonce précoce, et assez fidèle, de la capacité de l'entre-nœud ou de tout organe à réaliser un certain allongement.

• *Durée de la phase linéaire*

Signalons tout d'abord que la phase linéaire trouve son importance dans le fait que chaque organe produit pendant cette période la quasi-totalité de sa taille. La figure 11 montre la répartition dans le temps des phases de croissance linéaire des entre-nœuds, de la tige, de la panicule, de la surface foliaire et des épis (11 et 12). Sur cette figure, on a relevé les points suivants :

- On a deux durées distinctes pour l'ensemble des entre-nœuds : une durée courte qui vaut en moyenne (130 ± 5) °C - J et qui est observée depuis le 6^e jusqu'au 10^e entre-nœud et une durée relativement plus longue qui vaut en moyenne (204 ± 2) °C - J observée pour la suite des entre-nœuds. Il semble que c'est l'entrée de l'épi supérieur en phase de croissance linéaire qui a provoqué cette différence. En effet, les entre-nœuds au-delà du 10^e voient leur vitesse de croissance ainsi que leur longueur finale diminuer en fonction du rang.

- On a une synchronisation montrant que la fin de chacune des phases linéaires de durée courte des entre-nœuds coïncide avec le début de l'une des phases relativement longues. Cette synchronisation se suit par couple de la manière suivante : (6, 10), (7, 11), (8, 12), (9, 13) et (10, 14). On note le rôle particulier du 10^e entre-nœud (dernier entre-nœud du groupe de durée courte) dont la croissance linéaire

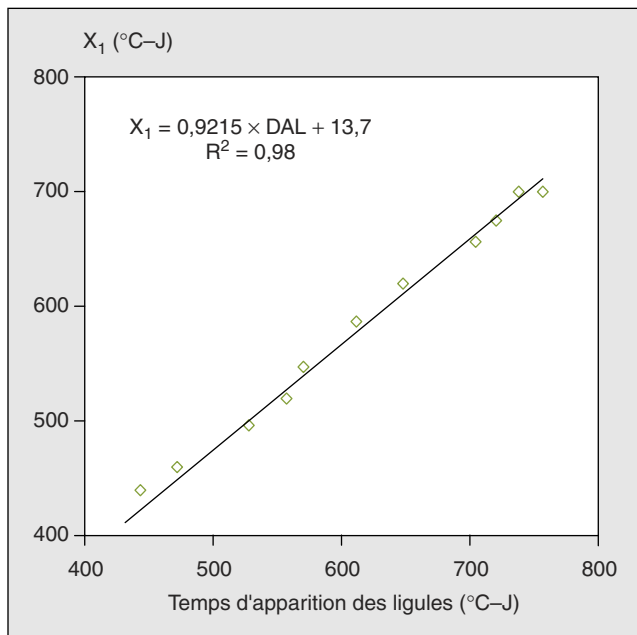


Figure 9. Relation entre la date d'apparition des ligules, des feuilles et la date de la fin de la phase exponentielle X_1 des entre-nœuds.

Figure 9. Relation between the date of emergence of the collars and the date of the end of exponential phase X_1 of internodes.

DAL : date d'apparition des ligules.

Les symboles indiquent les mesures expérimentales et la droite indique la régression linéaire.

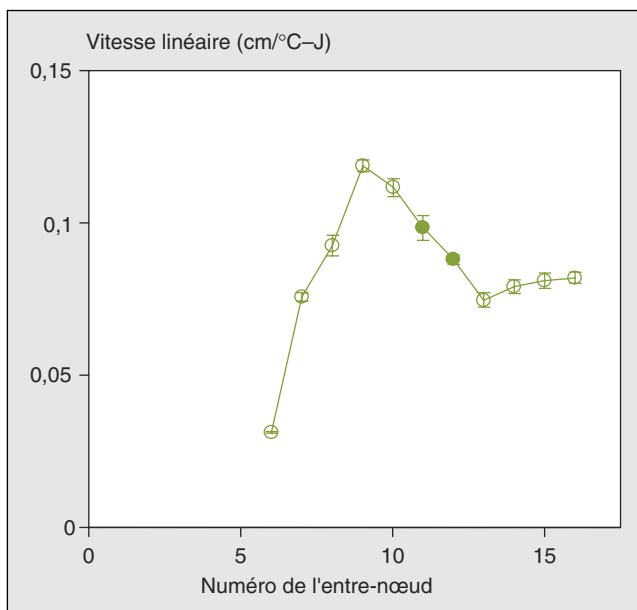


Figure 10. Vitesse linéaire d'allongement des entre-nœuds en fonction de leur numéro.

Figure 10. Linear elongation rate of internodes plotted against phytomer number.

Les symboles remplis indiquent la position des épis et les barres représentent les intervalles de confiance au seuil de 95 %.

commence à la fin de celle du 6^e et finit sa croissance linéaire au moment où le 14^e commence la sienne. De cette manière,

on a souvent 4 entre-nœuds qui sont en même temps dans la phase de croissance linéaire.

– Chronologiquement, pour le plant de maïs, le début de la croissance linéaire est observé tout d'abord en même temps chez la surface foliaire et la panicule, suivi par la tige puis un peu plus tard par les épis. L'épi principal (supérieur) est le dernier à commencer son allongement linéaire avec une phase de croissance linéaire plus courte relativement aux autres épis. La surface foliaire termine sa phase de croissance linéaire bien avant la tige et la panicule qui, elles, finissent en même temps leur allongement linéaire.

Dans la suite, nous avons cherché la relation linéaire entre la vitesse d'extension et la longueur finale des entre-nœuds. Pour la variété Déa, Fournier et Andrieu [5] ont trouvé deux relations différentes : le coefficient de proportionnalité a été de $(0,011 \pm 0,0002)$ par $^{\circ}\text{C} - \text{J}$ pour les derniers entre-nœuds et de $(0,0158 \pm 0,0005)$ par $^{\circ}\text{C} - \text{J}$ pour les entre-nœuds du bas. Birch [6] a confirmé la liaison pour les trois variétés P3527, C87 et Déa avec un coefficient $(0,0114 \pm 0,007)$ par $^{\circ}\text{C} - \text{J}$, mais seulement pour les 11 premiers entre-nœuds. Dans ce travail, nous avons étendu l'existence de cette relation linéaire entre la vitesse d'élongation linéaire et la longueur finale à d'autres organes de la plante (figure 12a et 12b). Le coefficient de proportionnalité obtenu dans le cas des entre-nœuds est de $(0,0058 \pm 0,0003)$ par $^{\circ}\text{C} - \text{J}$, et pour les autres organes, le coefficient obtenu est de $(0,0027 \pm 0,0005)$ par $^{\circ}\text{C} - \text{J}$.

Conclusion

L'approche de Fournier et Andrieu [3] est un outil intéressant pour analyser l'extension des organes d'une plante telle que celle du maïs. Notre travail vient confirmer et compléter les résultats obtenus par Fournier et Andrieu ainsi que par Birch [3, 5] à Grignon et à Gatton alors que nos conditions environnementales sont celles du semi-aride avec un fort gradient thermique. Les résultats obtenus vont dans le même sens que ceux obtenus par les auteurs cités ci-dessus à l'exception de la phase II qui n'a pas été détectée vu sa courte durée. Les différences des paramètres tels que les vitesses et les durées d'extension peuvent s'expliquer par les différences variétales, les conditions environnementales et/ou les pratiques culturales. De plus, puisque la phase de croissance linéaire est la plus importante pour

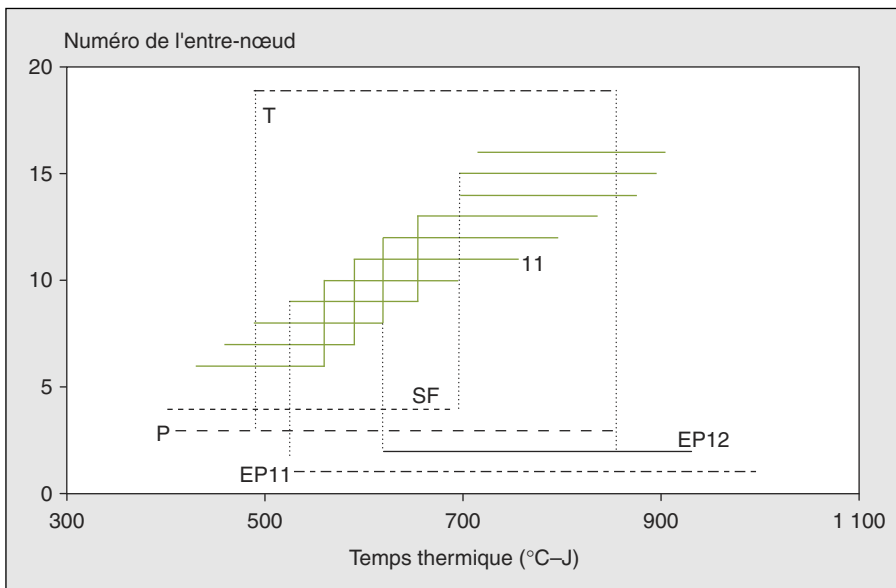


Figure 11. Répartition dans le temps des durées de la phase linéaire des entre-nœuds et des autres organes.

Figure 11. Duration of the linear phase of the internodes and other organs.

T : tige ; P : panicule ; SF : surface foliaire ; EP11 : épi 11 ; EP12 : épi 12.

chaque organe, nous pouvons admettre que, chronologiquement, la priorité de mise en place des organes aériens par la

plante se déroule en commençant tout d'abord par la croissance simultanée de la surface foliaire et de la panicule suivie

par la tige et enfin par les épis. La période d'extension linéaire de l'épi du bas s'avère plus longue que celle de l'épi supérieur. Mais l'extension des épis se fait avec une importance de 1,5 fois en faveur de l'épi supérieur.

Quand la tige entre en phase de croissance linéaire, on note toujours que 4 entre-nœuds sont dans cette phase. Chaque fois qu'un de ces entre-nœuds termine sa phase de croissance linéaire, un nouveau prend la relève, et ainsi de suite.

Lorsque l'épi principal commence sa croissance linéaire, cela se fait aux dépens de la vitesse linéaire des entre-nœuds qui commence à diminuer. La plante compense légèrement cette diminution par un prolongement de la durée de la phase linéaire des entre-nœuds.

L'ensemble des résultats que nous venons de signaler est à prendre avec précaution vu qu'ils doivent être encore suffisamment testés en fonction du lieu et de l'année. De plus, il sera utile d'analyser l'effet de différents stress hydriques sur la façon dont la plante effectue son choix de donner la priorité à un organe en croissance. ■

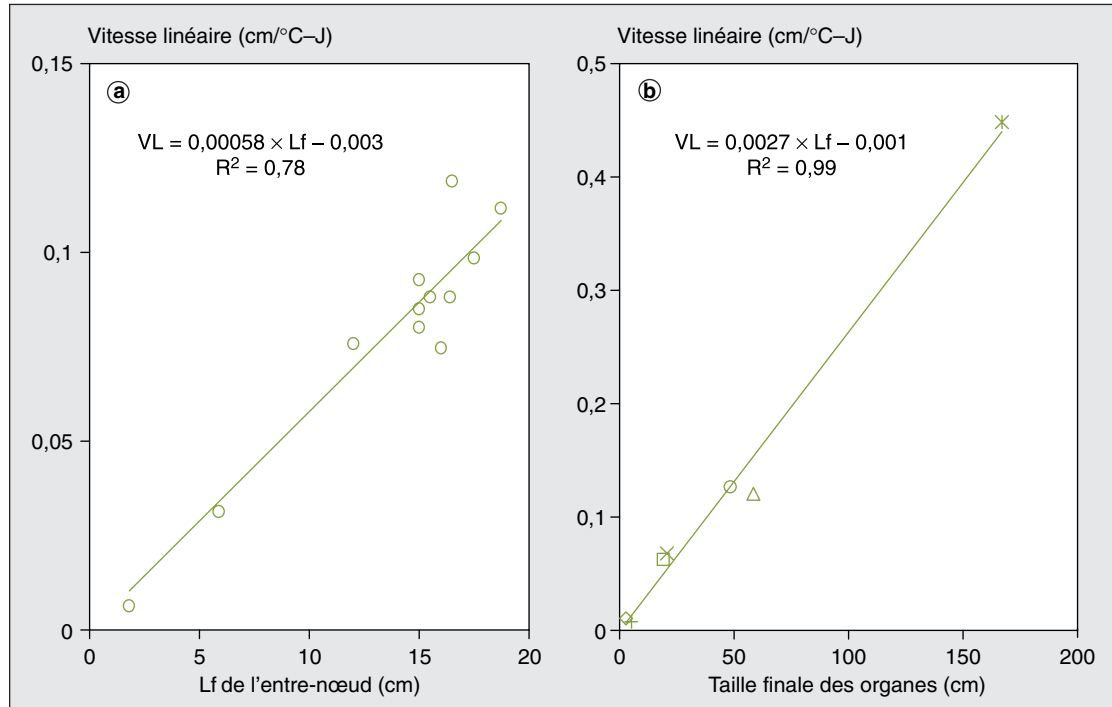


Figure 12. Relation entre la taille finale (Lf) et la vitesse linéaire d'allongement (VL) : (a) entre-nœuds et (b) différents organes.

Figure 12. Relationships between final internode length and linear elongation rate: (a) for internodes and (b) for other organs.

Lf : taille finale ; VL : vitesse linéaire d'allongement.

□ : tige ; Δ : panicule ; ○ : épi principal ; □ : pédoncule de l'épi principal ; × : épi principal sans spathe ; + : diamètre de l'épi principal ; ◇ : diamètre de l'épi secondaire.

Références

1. Morrison TA, Kessler JR, Buxton DR. Maize Internodes Elongation Patterns. *Crop Sci* 1994 ; 34 : 1055-60.
2. Robertson MT. Relationships between internodes elongation, plant height and leaf appearance in maize. *Field Crops Res* 1994 ; 39 : 135-45.
3. Fournier C, Andrieu B. Dynamic of the elongation of internodes in maize (*Zea Mays* L.) : Analysis of phases of elongation and their relationships to phytomer development. *Ann Bot (Lond)* 2000 ; 86 : 551-63.
4. Fournier C, Andrieu B. Dynamic of the elongation of internodes in maize (*Zea Mays* L.). Effects of Shade Treatment on elongation Patterns. *Ann Bot (Lond)* 2000 ; 86 : 1127-34.
5. Birch CJ, Andrieu B, Fournier C. Dynamics of internode and stem elongation in three cultivars of maize. *Agronomie* 2002 ; 22 : 511-24.
6. Montgomery EG. Correlation studies in corn. In : *24th Annual Report Agricultural Experiment Station, Nebraska*, 1911.
7. Garcia de Cortazar V. *Modélisation de la croissance d'une culture du maïs*. Thèse de docteur-ingénieur, Orsay, 1982.
8. Lahrouni A. *CERES-Maize : Critique et adaptation du modèle, Application à l'étude des variations de rendement de maïs en Belgique*. Thèse de doctorat, Louvain-La-Neuve, Belgique, 1990.
9. Durant R, Bonhomme R, Derieux M. Seuil optimal des sommes de température, application au maïs (*Zea mays* L.). *Agronomie* 1982 ; 2 : 589-97.
10. Pan X, Hesketh JD, Huck MG. *PHENAPP : A Java Applet and Application for Plant Phenological Events*. USA : The 27th Crop Simulation Workshop, Gainesville, FL, 1997.
11. Martin GG. Cell growth in the maize stem. *Ukrayins'kij Botanichnij Zhurnal* 1988 ; 45 : 35-9.
12. Rafik M. *CERES-Maize dans les conditions climatiques du Maroc – analyse des modules de base*. Thèse de 3^e cycle, UCAM, Marrakech, 1996.
13. Lahrouni A, Ledent JF. Test des fonctions déterminent la mise en place du feuillage dans le modèle CERES-Maize. In : Picard D, ed. *Physiologie et Production du maïs*. AGPM, Paris : Inra éditions, 1991.
14. Birch CJ, Vos J, Kiniry JR. *Towards a robust method of modelling leaf appearance in plants*. Proceedings of the 9th Australian Agronomy Conference, Wagga wagga, 1998.
15. Hanway JJ. Internode Lengths at different developmental stages of corn. *Agron J* 1970 ; 62 : 116-7.
16. Sharman BC. Developmental anatomy of the shoot of *Zea Mays* L. *Ann Bot (Lond)* 1942 ; 6 : 245-82.
17. Thiagarajah MR, Hunt LA. Effects of temperature on leaf growth in corn (*Zea Mays*). *Can J Bot* 1982 ; 60 : 1647-52.
18. Jones CA, Kiniry JR. *CERES-Maize : A simulation model of maize growth and development*. College Station (Texas). Texas : A M University Press, 1986.