



Développement reproducteur des bourgeons axillaires chez le maïs : stades de différenciation, nombre de fleurs

Francoise Ruget, Jean-Benoît Duburcq

► To cite this version:

Francoise Ruget, Jean-Benoît Duburcq. Développement reproducteur des bourgeons axillaires chez le maïs : stades de différenciation, nombre de fleurs. *Agronomie*, 1983, 3 (8), pp.797-808. <hal-00884573>

HAL Id: hal-00884573

<https://hal.science/hal-00884573v1>

Submitted on 11 May 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



HAL Authorization

Développement reproducteur des bourgeons axillaires chez le maïs : stades de différenciation, nombre de fleurs

Françoise RUGET & Jean-Benoît DUBURCQ *

I.N.R.A., Laboratoire de Bioclimatologie

* *Laboratoire de Génétique et d'Amélioration des Plantes, Estrées-Mons, F 80200 Péronne*

RÉSUMÉ

Chez le maïs, pour une variété donnée, le nombre de grains par plante est la composante essentielle du rendement : c'est pourquoi l'étude de la mise en place de l'appareil reproducteur femelle est primordiale, car le nombre de fleurs différenciées constitue une limite supérieure pour le nombre de grains final.

Plusieurs bourgeons axillaires ont un développement reproducteur (5 à 9 pour la variété tardive « INRA 508 » étudiée ici fig. 3b), mais les bourgeons inférieurs ont dès le début de la différenciation un retard sur les bourgeons supérieurs et ce retard s'accroît au cours du temps (fig. 4). L'étude des stades de différenciation montre comment les inhibitions entre bourgeons s'expriment sous forme d'un « gradient » de développement. Pour les variétés non prolifiques, seuls un ou deux bourgeons atteignent le stade floraison (tabl. 2).

Le nombre de fleurs d'un épi peut être estimé par le produit de ses nombres de rangs et d'étages.

Le nombre de rangs est fixé dès le début de la différenciation ; il varie d'un épi ou d'une plante à l'autre : bien que les distributions de nombres de rangs aient des modes nettement différents pour la variété tardive et la variété précoce (F7 × F2) étudiées (fig. 6), le nombre de rangs a une valeur qui n'est pas strictement définie par le génotype.

Le nombre d'étages peut être analysé comme le résultat du produit entre la durée des stades d'apparition des étages et leur vitesse d'apparition. Les étages apparaissent du début de la différenciation (C1) au début de la formation des ovules (E, cf. fig. 1). La durée des stades est calculée par une formule qui utilise les nombres de bourgeons observés dans chaque stade tous les 2 à 5 jours. Ces durées semblent bien reliées à la température, tandis que les vitesses d'apparition des étages, parallèles pour tous les bourgeons, sont corrélées avec le rayonnement.

Mots clés additionnels : *Zea mays L., durées de stade, nombre de rangs, nombre d'étages, température, rayonnement.*

SUMMARY

Reproductive development of axillary buds of maize : differentiation stages, number of flowers.

The number of grains per plant of maize is the main component of yield : it is therefore of great interest to study the period of female development and to quantify the number of differentiated flowers. This defines the upper limit for number of grains. In our study, many axillary buds began reproductive development (five to nine for the late variety, 'INRA 508', fig. 3b), but the lower buds were immediately delayed relative to the upper and this delay grew with time (fig. 4). Study of the stages of differentiation showed how inhibition between buds gives rise to a development 'gradient'. Only one or two buds went to flowering for the non-prolific varieties (table 2).

The number of flowers could be estimated from the product of number of rows and number of florets per row. The number of rows was stabilized at the beginning of differentiation. It varied between buds or plants and was not determined only by genotype, although the row number distribution had different modes for the late variety (INRA 508) and the early (F7 × F2) variety (fig. 6). The number of florets per row was the product of the duration of the stages in floret development multiplied by the appearance rate of new florets. New florets appeared between the beginning of differentiation and the end of stage D (fig. 1) ; the duration of each stage was computed by an expression based on frequency of buds observed at each stage every second to fifth day. These durations were correlated with temperature, while the rate of appearance of new florets was similar for all the buds and correlated with daily radiation.

Additional key words : *Female differentiation, corn, Zea mays L., stage duration, number of rows, number of florets per row, temperature, radiation.*

I. INTRODUCTION

Les tentatives de modélisation de la production d'un couvert végétal ont pour but ultime la prévision de rendements agricoles à partir de données climatiques dont l'effet a été analysé. Dans cette voie, des travaux récents (MONTEITH, 1977 ; BONHOMME *et al.*, 1982) montrent que la production de matière sèche totale d'un couvert végétal peut être considérée comme proportionnelle au rayonnement intercepté pendant le cycle de végétation. Mais la partie agricole utile est rarement l'ensemble de la plante : il en est ainsi pour le maïs dont « l'harvest index » varie en particulier lors de cultures sur film plastique pour lesquelles l'augmentation de la production totale ne s'accompagne pas d'une augmentation de la production de grains. Ainsi est soulignée la nécessité d'étudier les modalités de la production de grains.

Plusieurs auteurs (BOIFFIN *et al.*, 1976 ; DERIEUX, 1978 ; PINTER, 1980) ont montré que, pour une variété donnée de maïs, le nombre de grains est la composante qui explique la plus grande partie de la variabilité interannuelle des rendements, alors que le poids de 1 000 grains est assez stable.

L'étude des modalités de la production de grains s'oriente donc vers celle du déterminisme du nombre de grains. En première analyse, on peut considérer 2 périodes, l'une de la différenciation à la floraison, pendant laquelle se forment les fleurs qui constituent un nombre maximum de grains, l'autre de la floraison à la récolte, où fécondation et capacité de remplissage sont les facteurs limitants.

Dans cette étude, c'est la période de formation des fleurs qui est abordée. Les travaux antérieurs, peu nombreux, concernent essentiellement la définition des stades de développement à partir de la description morphologique des épillets les plus avancés (BONNETT, 1940, 1948 ; KUPERMAN *et al.*, 1955 ; GAY & MENETRIER, 1978). D'autres auteurs (FUCHS, 1968 ; GEISLER & AFSCHAR, 1977) tentent de prendre en compte le temps qui sépare la différenciation des épillets entre le bas et le haut de l'épi (différenciation acropète).

Par ailleurs, les travaux portant sur le développement des bourgeons situés à l'aisselle de chaque feuille (bourgeons axillaires) montrent que leur devenir dépend de leur position sur la plante (MESSIAEN, 1963) : les bourgeons inférieurs sont susceptibles de donner des talles, mais ils peuvent, selon le génotype et les conditions climatiques de l'année, rester à l'état végétatif. Les bourgeons suivants donnent des embryons d'épis (HANWAY, 1971) dont, généralement, seul le plus élevé donne des grains ; les bourgeons supérieurs dégénèrent. TOMOV (1971) montre que parmi les bourgeons à développement reproducteur, les 2 supérieurs ont rapidement une longueur plus grande que les autres.

L'analyse de l'ensemble des travaux fait apparaître de nombreuses lacunes :

- pour la compréhension du rendement : le déterminisme du nombre de grains et de fleurs est inconnu ; en particulier, l'existence de nombres différents de fleurs initiées selon les lieux ou années (DERIEUX *et al.*, 1983) n'est pas expliquée.

- pour la compréhension de la physiologie de la plante : les modalités d'interaction entre bourgeons ou d'enchaînement du développement des différents bourgeons ne sont pas connues précisément.

C'est pour tenter de répondre à ces 2 questions qu'ont été faites des observations de développement de l'ensemble des

bourgeons et des quantifications de fleurs tout au long de leur formation. Par ailleurs, l'observation de plusieurs génotypes permet d'aborder la part relative des facteurs physiologiques, génétiques et climatiques dans le déroulement du développement reproducteur des bourgeons axillaires.

Pour mener à bien cette étude, la caractérisation existante des stades constitue un outil ; mais, pour savoir pendant quels stades apparaissent les fleurs, il faut définir des durées de stades : cela permet aussi de rechercher par quels facteurs climatiques sont influencées les durées et si les effets sont les mêmes pour tous les stades de développement.

L'étude du nombre de fleurs se décompose en quantification des nombres de rangs et d'étages. Tandis que le nombre de rangs est fixé très rapidement au début de la différenciation, les étages apparaissent au cours d'une période assez longue couvrant plusieurs stades.

Pour analyser le déterminisme du nombre d'étages, il est utile de connaître la période d'apparition des étages (date et durée) de façon à mettre en relation la formation des étages et les conditions climatiques correspondantes : la définition de durées de stades est également nécessaire ici.

II. MÉTHODES ET MATÉRIEL VÉGÉTAL

A. Caractérisation des stades de différenciation femelle (fig. 1)

Le développement se produit de la base vers le sommet de l'ébauche. Malgré l'existence de nombreux travaux sur la caractérisation des stades (BONNETT, 1940 ; FUCHS, 1968 ; GAY & MENETRIER, 1978), des imprécisions subsistent dans leur détermination.

Le stade B marque le passage en phase reproductrice, son apparition est nommée initiation ou début de différenciation. Mais l'allongement qui le caractérise est difficile à quantifier puisqu'il nécessite lui-même la mesure de la longueur et de la largeur du bourgeon. De plus, l'apparition d'une feuille (au cours du stade A) est aussi précédée d'un allongement (ABBE *et al.*, 1951).

La distinction entre dernières spathes et premières rides du stade C1 est également délicate : c'est pourquoi nous avons considéré C1 comme atteint lorsque 4 rides au moins sont comptées. Le stade C3 est la séparation de chaque renflement en 2 futurs épillets, d'où le nombre pair de rangs ; le stade C4 est l'apparition de glumes à la base des épillets.

Le stade D correspond à la différenciation des fleurs : c'est à cette période que les fleurs mâles et femelles deviennent différentes par un développement prépondérant des anthères ou du style. Chaque épillet contient 2 fleurs dont une avorte systématiquement. En pratique, les différentes phases du stade D sont repérées à partir de la forme des épillets et non de la présence des fleurs : elles ne seront pas présentées séparément, d'autant plus qu'elles sont très courtes.

Le stade E est la période où se forment les téguments de l'ovule : les différentes phases ne seront pas observées séparément, en raison de la finesse des dissections nécessaires.

Le stade F (floraison) est considéré comme atteint lorsque des soies apparaissent.

La caractérisation et la dénomination des stades paraissent arbitraires : certains correspondent à l'apparition d'organes nouveaux, mais ce n'est pas toujours le cas.











Nom du stade	Caractéristiques	Ebauche d'épi de paire d'épillets	Dimension de l'ébauche d'épi
A	Stade végétatif apex arrondi		
B	Début de la phase reproductrice allongement de l'apex		
	apparition de rides		
C1	Différenciation des ébauches de paires d'épillets		0,1 cm
C3	Différenciation de deux épillets par ébauche		0,3
C4	Différenciation des glumes		0,4 à 1
D1	Différenciation de deux fleurs par épillet		
D2	" des anthères et du pistil de la fleur 1		1 à 2
D3	" " " "		2
E	Allongement des styles (soies)		3 à 7 cm

Figure 1

Etapas caractéristiques du développement femelle.

Characteristic stages of female development.

B Beginning of the reproductive period

C1 Appearance of ridges (future pair of spikelets)

C3 Division of each ridge into two spikelets

C4 Appearance of glumes.

D Flower differentiation.

E Ovule differentiation, silk growth.

same stages
for male
development

L'ensemble du stade E est défini par la croissance des soies, même si des phénomènes de différenciation de tissus se déroulent en même temps : il est donc de nature tout à fait différente. Ces réserves conduiront à une certaine prudence dans l'interprétation des résultats concernant les stades.

B. Caractérisation de l'évolution de la population de bourgeons

1. Convention

a) Fleur

Le mot « fleur » sera employé pour désigner les futurs grains, quel que soit le stade de différenciation : la 2^e fleur de chaque épillet, qui avorte systématiquement, est ignorée.

b) Numéro de bourgeon

A chaque bourgeon, situé à l'aisselle d'une feuille et développé, est attribué un numéro qui caractérise sa position par rapport à l'épi supérieur, portant le numéro 1.

Dans les calculs primaires concernant les durées de stades ou les élaborations d'étages, ne sont associés que des bourgeons de même numéro (ou position), sauf indication contraire. Si des comportements analogues sont identifiés, les grandeurs se rapportant à des bourgeons de numéros différents seront éventuellement regroupées.

2. Date et durée de stade : définitions et calcul

La date du stade j est la médiane de la courbe de présence des bourgeons dans ce stade.

Pratiquement, elle correspond à la moitié de la somme des bourgeons présents chaque jour (avec estimation des effectifs par interpolation linéaire pour les jours sans comptage, fig. 2). L'intervalle entre 2 stades est défini par la différence de leurs dates respectives.

a) Durée du stade j

La notion de date d'un stade n'utilise que partiellement les informations contenues dans les observations réalisées : pour la plante, un stade a une durée ; il n'est pas ponctuel comme le laisserait penser la notion de date. En effet, la durée d'un stade peut être définie comme le temps moyen passé par un bourgeon dans un stade donné. On fait l'hypothèse que le temps de présence dans un stade est indépendant de la date d'entrée et du nombre d'individus présents dans le stade. La durée est alors exprimée par le rapport du temps total passé par les bourgeons dans ce stade au nombre de bourgeons l'ayant réellement traversé : le numérateur est la somme des nombres de bourgeons présents chaque jour dans le stade considéré et le dénominateur, la taille de l'échantillon observé à chaque date si tous les bourgeons sont sortis de ce stade (fig. 2). On ne peut définir que la durée d'un stade achevé, c'est-à-dire d'un stade dont tous les bourgeons sont réellement sortis.

b) Expression littérale de la durée d'un stade

Soit i le numéro de prélèvement (un prélèvement = une date d'observation),

j le stade de différenciation,

Δt_i l'intervalle de temps entre le (i-1)^e et le i^{ème} prélèvement,

x_{ij} le nombre de bourgeons (de position donnée) présents au stade considéré j le jour du i^{ème} prélèvement,

n la taille de l'échantillon soit 12 plantes.

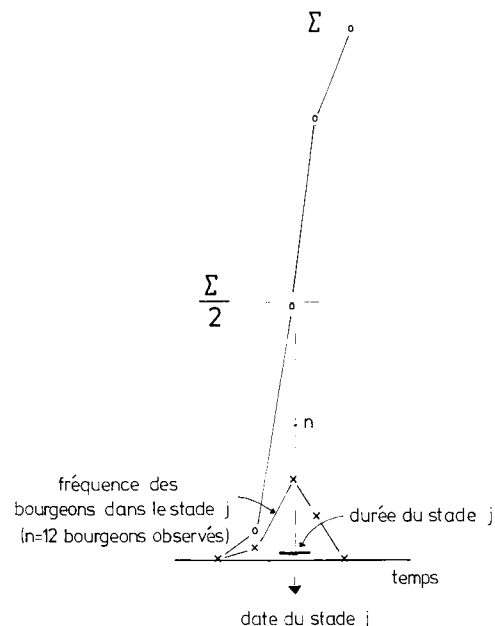


Figure 2

Comparaison graphique des notions de durée et de date de stade pour une courbe de fréquence dans un stade donné.

Comparison between duration and date of each stage for a frequency curve of buds at a given stage.

une estimation du nombre de bourgeons présents entre 2 dates d'observation par interpolation linéaire permet d'exprimer la durée d'un stade sous la forme :

$$T = \sum_i \frac{\Delta t_i \frac{x_{ij} + x_{i-1,j}}{2}}{n}.$$

La grandeur T est nommée « durée du stade j (pour un bourgeon de numéro donné) » lorsque toute la période où existe le stade j (pour le numéro de bourgeon étudié) est prise en compte. Dans le cas contraire, cette somme porte le nom de « temps de présence des bourgeons (au stade j) entre les dates choisies ».

On peut démontrer que :

la somme des temps de présence des bourgeons dans tous les stades existant entre 2 dates est égal à l'intervalle entre ces 2 dates ;

par conséquent,

l'intervalle entre 2 dates de stade est égal à la demi-somme des durées de ces stades, si ces stades sont les deux seuls représentés à la période considérée.

L'utilisation de ces notions permet donc de connaître le stade auquel se trouve la population moyenne à une date donnée ou encore d'attribuer au déroulement de tel ou tel stade l'intervalle entre 2 dates.

c) Variance de la durée d'un stade

Si l'on considère que les fréquences de présence dans un stade suivent une loi binomiale qui peut être approchée par une loi normale, on démontre que la variance de la durée peut être estimée grâce à l'expression :

$$v = \frac{1}{4n} \sum_{i=1}^m \frac{x_{ij}}{n} \left(1 - \frac{x_{ij}}{n}\right) (\Delta t_i + \Delta t_{i+1})^2$$

où m est le nombre d'observations où le stade j existe, et où l'incertitude sur la dernière date avant l'apparition du stade, ou la première après sa disparition, est négligée.

C. Matériel végétal

1. Culture

Deux variétés de maïs ont été cultivées en 1981 à Estrées-Mons (50°N, 3°E), 80200 Péronne ; cette station sera désignée par « Mons » dans la suite du texte. Ces 2 variétés sont :

— « INRA 508 », variété tardive, habituellement cultivée dans le Sud-Ouest de la France,

— « F7 × F2 », hybride simple à l'origine des variétés précoces adaptées à la culture dans le Nord de la France.

Quelques observations complémentaires ont été faites sur un hybride double prolifique tardif.

Sauf indication contraire, les résultats utilisés dans la description sont ceux d'« INRA 508 ». Le dispositif contient 3 répétitions : un rang sur 2 est destiné à être prélevé ; les parcelles expérimentales sont insérées dans de grandes surfaces de maïs.

2. Echantillonnage

Des observations aussi fréquentes que possible ont été faites à Estrées-Mons, en 1981, de la différenciation femelle à la floraison. La taille de l'échantillon, fixée à 4 plantes (successives sur un rang) dans chaque répétition, est limitée par les temps de préparation et d'observation de tous les bourgeons axillaires de chaque plante.

3. Observations

Pour chaque plante, les observations réalisées concernent :

a) la « plante entière »

— comptage du nombre de feuilles visibles et adultes (dont la ligule est apparue). La feuille cotylédonaire est comptée bien qu'il n'y ait pas de bourgeon à son aisselle.

— mesure de la hauteur de la tige.

b) le développement des bourgeons axillaires, décortiqués par découpage des spathes

— détermination du stade de chaque bourgeon, en attribuant à chacun le stade de sa zone la plus avancée (c'est-à-dire, le plus souvent, celle de sa base),

— comptage du nombre de rangs et du nombre d'étages. Pour estimer le nombre total de fleurs, on tient compte des éventuels changements de nombre de rangs le long de l'épi, tandis que pour comparer les fréquences d'épis par classes de nombres de rangs, on attribue à chaque épi le nombre de rangs de sa partie médiane.

D. Caractéristiques climatiques

Somme de température ou de rayonnement

Les sommes de température (air) et de rayonnement sont calculées à partir de données de la station météorologique de Saint-Quentin. La somme de température (ou le rayonnement moyen \bar{R}) attribuée à une période donnée (placée sur un graphique au dernier jour de cette période) est la somme des températures moyennes (ou le rayonnement moyen) du premier à l'avant-dernier jour de la période.

La durée exprimée en somme de température ou en somme de rayonnement est définie de la même façon que la durée en jours en remplaçant les Δt_i en jours par les sommes de température ou de rayonnement sur les périodes correspondantes.

La température moyenne subie par un bourgeon pendant un stade donné (θ_s) est calculée grâce à l'expression : durée du stade en somme de température/durée du stade en jours. C'est le rapport de la somme des températures subies par tous les bourgeons au nombre total de jours passés par les bourgeons dans ce stade. Une température moyenne de la période où existe ce stade, n'intégrerait pas le fait qu'un nombre variable de bourgeons a subi les conditions d'un jour donné, d'où la nécessité de pondérer la température moyenne « climatique » de la période : on obtient ainsi une température qui correspond à la température moyenne journalière subie par un bourgeon « moyen » pour traverser le stade considéré.

III. RÉSULTATS ET DISCUSSION

Les résultats sont présentés selon 2 axes principaux :

— recherche des modalités d'instauration et d'expression de l'inhibition des bourgeons inférieurs par les bourgeons supérieurs,

— recherche de la part relative des effets physiologiques, génétiques et climatiques sur le nombre de fleurs initiées.

A. Développement relatif des différents bourgeons

Ce chapitre traite du comportement des différents bourgeons, en recherchant les différences — c'est-à-dire l'expression d'inhibition entre bourgeons — et les similitu-

des qui permettraient d'analyser l'élaboration du nombre de fleurs du futur épi, à l'aide des comportements de tous les bourgeons.

1. Déroulement des stades de différenciation

a) Nombre de bourgeons en phase reproductrice

Le nombre total de bourgeons différenciés passe de 0 à son maximum au cours des 3 premières semaines de juillet (pour les conditions de 1981 à Mons). Lorsque le nombre maximal de bourgeons est atteint, sa variation entre dates d'observation donne une idée de la variabilité des échantillons entre prélèvements : ce nombre est particulièrement faible les 22 juillet, 6 et 11 août. Ces irrégularités soulignent le fait que la taille de l'échantillon n'est pas suffisante pour que l'hypothèse de l'observation du même échantillon d'une date à l'autre soit remplie.

Pour chaque plante, le nombre de bourgeons différenciés est compris entre 5 et 8 et le mode de la distribution se situe à 6 (fig. 3b). Il en est de même pour la variété précoce.

Le nombre de bourgeons qui peuvent être différenciés (du futur épi supérieur à la base de la plante) s'élève en général à 11 et, la plupart du temps, à Mons, en 1981, les plantes présentaient 2 talles : il reste donc le plus souvent 3 bourgeons indifférenciés (fig. 3a).

La description des stades et de l'élaboration des étages sera faite pour les 6 premiers bourgeons, les autres étant trop irrégulièrement différenciés pour qu'on puisse les utiliser.

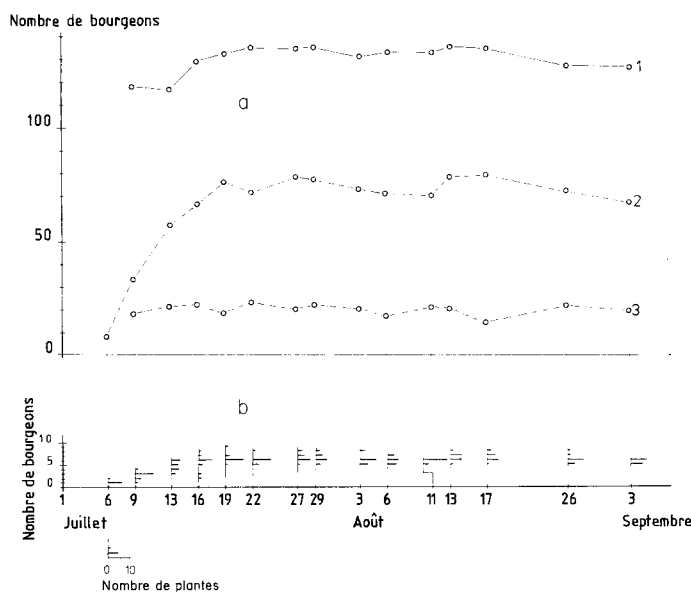


Figure 3a

Pour 12 plantes (« INRA 508 », Mons, 1981), nombre de bourgeons
1 potentiels
2 différenciés en organes femelles
3 différenciés en talle.

For 12 plants (« INRA 508 », Mons 50°N, 3°E, 1981), number of buds

- 1 maximum (buds under the future ear)
- 2 differentiated as female inflorescences
- 3 developed as tiller.

Figure 3b

Répartition des plantes selon leur nombre de bourgeons différenciés (« INRA 508 », Mons 1981).

Frequencies of one to nine-bud plants (« INRA 508 », Mons 1981).

b) Fréquences de bourgeons dans chaque stade

L'évolution, en fonction du temps, du nombre de bourgeons (de numéro donné) dans chaque stade (fig. 4) permet de montrer :

— pour chaque stade, un déplacement progressif de la date du maximum des courbes, c'est-à-dire un retard des bourgeons inférieurs sur les bourgeons supérieurs ; c'est ce retard qui sera nommé « gradient de développement entre bourgeons ».

— pour les bourgeons inférieurs, une dissymétrie croissante des courbes de fréquence : les bourgeons tardifs séjournent plus longtemps dans le stade correspondant (exemple : 4^e bourgeon, stade C3) et même certains bourgeons n'atteignent pas le stade suivant (exemple : 5^e bourgeon, stade C4 non atteint).

— des variations non monotones des fréquences de bourgeons par stade pour les bourgeons de numéro supérieur ou égal à 3. Les 2 premiers bourgeons ne sont jamais concernés : la taille de l'échantillon paraît donc suffisante pour observer ceux-ci. Par contre, les reculs apparents (3^e bourgeon de E en D le 11 août ; 4^e bourgeon de E en D le 17 août, ...) sont peut-être des effets de la variation de l'échantillon entre dates.

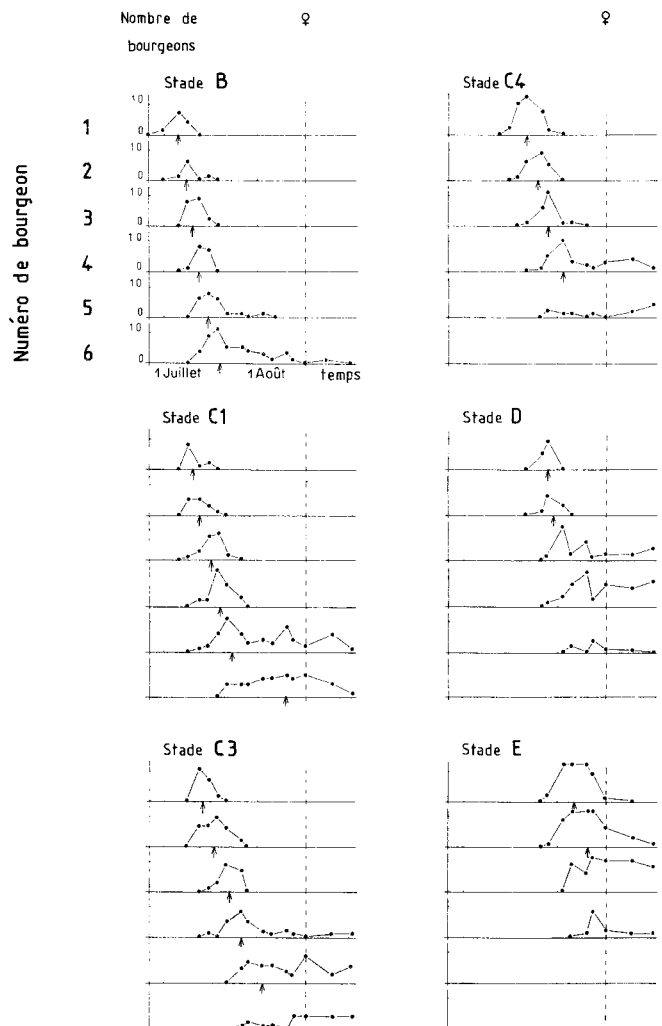


Figure 4

Evolution en fonction du temps des fréquences des bourgeons dans un stade donné (selon leur position) ; dates moyennes de réalisation des stades (↑, « INRA 508 », Mons 1981).

Frequencies of buds in each stage, in relation to time and position of axillary bud ; mean dates of stages (↑, « INRA 508 », Mons 1981).

Le nombre de bourgeons différenciés par plante, donc le nombre de bourgeons observés d'une position donnée, varie entre dates (fig. 3b) ; de plus, il semble probable qu'un bourgeon de position donnée ait un développement différent selon qu'il est ou non le dernier différencié. Ces remarques soulignent le fait que, pour observer de façon précise les bourgeons 5 et 6, il serait nécessaire d'utiliser des échantillons plus importants.

— le développement des bourgeons inférieurs ne s'arrête pas à une date très précoce : ce n'est qu'à partir de la floraison du 1^{er} épi que l'évolution des autres bourgeons est bloquée. En fait, la différenciation est très ralentie à partir du moment où le 1^{er} bourgeon a atteint le stade E (3 août). Il en est de même pour la variété précoce observée.

— le stade auquel s'arrête le développement des bourgeons est donc déterminé par sa position sur la tige. Le niveau auquel se stabilisent les courbes de fréquences des bourgeons de position donnée, dans leurs stades ultimes, permet de définir un « devenir » des bourgeons selon leur position (tabl. 1). Cette différence entre les stades atteints par les différents bourgeons est très atténuée dans le cas de l'hybride prolifique observé (tabl. 2).

c) Durées de stades

Les calculs de durées de stades (tabl. 3) font apparaître que :

α) les durées des stades B, C1, C3, C4, D varient dans une même gamme tandis que le stade E paraît beaucoup plus long. Cette observation est confirmée aussi bien par les valeurs des variances que par le comportement de la variété précoce : son stade dure longtemps aussi (20 et 22 j. pour les 1^{er} et 2^e épis), bien qu'il ait eu lieu à une autre période, donc sous d'autres conditions climatiques.

β) le dernier stade entièrement achevé pour un bourgeon de numéro donné est souvent nettement plus long que ceux des bourgeons supérieurs, ce qui exprime de façon chiffrée l'observation faite sur les courbes d'évolution de fréquences de bourgeons dans chaque stade. La durée de ce stade ne sera pas prise en compte dans les calculs d'effets de la température puisqu'elle est fortement influencée par des conditions internes.

L'inhibition des bourgeons inférieurs par les bourgeons supérieurs prend donc la forme :

— d'un ralentissement de plus en plus accentué — dans le temps et du haut vers le bas — de l'évolution des stades des bourgeons inférieurs.

— d'un arrêt de développement des bourgeons (sauf du 2^e) à partir de la floraison du 1^{er}.

Les vitesses de stade (V), définies comme l'inverse des durées, sont assez bien corrélées à la température moyenne du stade correspondant (θ_s) : du stade B au stade D (17 points),

$V = 0,047 \theta_s - 0,58$ avec un seuil de 12,4 °C ($\pm 0,4$) et un coefficient de corrélation de 0,75 (cf. fig. 5).

Cela montre que les différents stades subissent de la même façon l'influence de la température. Ces observations permettent de lever les réserves émises sur la signification relative des stades — sauf du stade E — et de rechercher l'effet de la température sur l'ensemble des stades regroupés : la température a une influence forte (pente et seuil élevés pour un ajustement linéaire ; $Q_{10} = 8,8$ pour un ajustement logarithmique), mais commune à tous les stades du début de la phase reproductrice à la fin de différenciation des fleurs : la durée de l'ensemble de cette épiode peut donc être étudiée globalement.

TABLEAU 1

Devenir des bourgeons selon leur position (« INRA 508 », Mons, 1981).

Fate of buds in relation to their place on the stem (" INRA 508 ", Mons, 1981).

Fréquence finale de bourgeons dans chaque stade	Stade	C1	C3	C4	D	E	F
N° du bourgeon							
1							1
2							1
3					$\frac{1}{4}$	$\frac{3}{4}$	
4				$\leq \frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	ϵ	
5		$\leq \frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	ϵ			
6		$\frac{2}{3}$	$\frac{1}{3}$				

TABLEAU 2

Nombre de bourgeons par stade pour 4 plantes de 2 génotypes (« INRA 508 » et « P.T. » (prolifique)) à Mons, en 1981.

Number of buds at each stage for a non-prolific (" INRA 508 ") and a prolific (PT) genotype (4 plants ; Mons, 1981).

N° de bourgeon	INRA 508 27 juillet					P.T. 7 juillet			
	Stades	C1	C3	C4	D1	C1	C3	C4	D1
1				2	2		1	2	1
2				4			1	3	
3			3	1			2	2	
4		1	3				2	2	
5		2	2			1	1	2	

TABLEAU 3

Durées de stades (moyenne (4,0) (jours) et variance (0,5) (jours)²) pour « INRA 508 » à Mons en 1981.

Stage duration, " INRA 508 ", Mons, 1981 (mean value (4.0) (days) and variance (0.5) (days)²).

	Stade	B	C1	C3	C4	D	E
N° de bourgeon							
1		3,9 0,71	3,1 0,41	5,5 0,36	9,6 0,57	4,1 0,44	14,8 0,55
2		2,3 0,41	3,9 0,69	8,9 1,01	6,3 0,83	3,0 0,58	19,0 2,21
3		5,4 0,52	6,1 0,76	6,0 0,70	5,7 0,63		
4		4,4 0,49	7,3 0,76	8,5 1,39			
5		6,2 0,89					

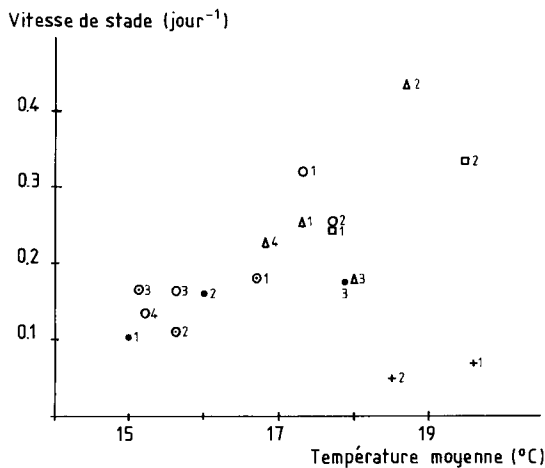


Figure 5

Relation entre vitesse de stade et température. Les chiffres représentent le numéro de bourgeon considéré (« INRA 508 », Mons, 1981). Δ B, ○ C1, ● C3, ● C4, □ D, + E.

Reciprocal of stage duration in relation to temperature. Numbers are position of designated axillary bud (« INRA 508 », Mons, 1981).

La nature du stade E et la qualité des observations ne permettent pas de l'associer à cette analyse.

2. Evolution du nombre de fleurs différenciées

L'ébauche d'épi est considérée comme un cylindre dont le nombre de fleurs peut être estimé par le produit du nombre de rangs et du nombre d'étages.

a) Nombre de rangs

Le nombre de rangs est généralement fixé dès que se forment à la base du bourgeon les premières ébauches de paires d'épillets.

Il arrive qu'il existe, le long de l'épi, des ruptures de rangs (essentiellement des diminutions), qui se produisent plus tard, donc plus haut, mais sont inexpliquées. Pour un bourgeon de numéro donné, le nombre de rangs n'est pas fixe mais réparti entre plusieurs classes.

Le long de la plante, les distributions des fréquences de nombres de rangs sont significativement différentes lorsqu'elles sont testées par χ^2 (fig. 6, tabl. 4). Le mode de distribution croît du 1^{er} au 3^e bourgeon puis décroît faiblement. Ce phénomène n'apparaît donc pas comme l'expression directe d'une inhibition.

Pour la variété « F7 × F2 », dont le nombre de rangs a été fixé à un autre moment donc dans d'autres conditions, les distributions de fréquences ont la même forme, avec les nombres de rangs les plus élevés pour le 2^e et le 3^e bourgeon.

La similitude de formes de distribution entre les 2 variétés (fig. 6) montre que ces distributions ne sont pas seulement la résultante d'un effet climatique, mais aussi d'un effet physiologique. Cette observation empêche alors de considérer le nombre de rangs des différents bourgeons comme déterminé selon une même loi appliquée dans des conditions climatiques différentes : puisque les bourgeons de différentes positions ne peuvent pas être utilisés comme des répétitions d'un même événement à plusieurs dates, l'étude de l'effet des conditions climatiques sur le nombre de rangs n'est pas possible ici.

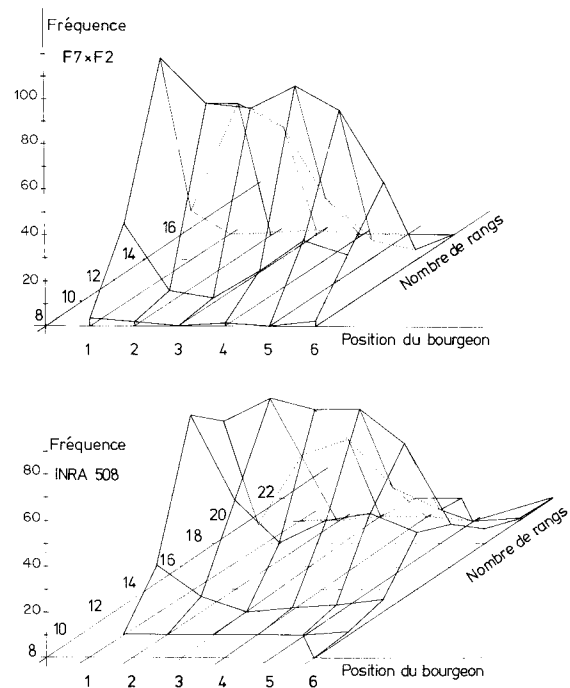


Figure 6

Fréquences de nombres de rangs selon la position des ébauches d'épi sur la plante, pour 2 variétés (Mons, 1981).

Frequencies of row number in relation to position of axillary bud, for 2 varieties (Mons, 1981).

TABLEAU 4

Comparaison entre les nombres de rangs des différents bourgeons, pour 2 variétés (« INRA 508 » et « F7 × F2 », Mons 1981).

Comparison between row numbers of axillary buds as female inflorescences developed (« INRA 508 » and « F7 × F2 », Mons 1981).

	F7 × F2	INRA 508	
χ^2 entre les nombres de rangs des 2 premiers épis	37,8	35,4	
Seuil 5 %	7,4	7,4	sign.
χ^2_{10} ou χ^2_8 entre les nombres de rangs de l'ensemble des épis	143,1	87,7	
Seuil 5 %	20,5	17,5	sign.

b) Nombre d'étages

Les étages apparaissent pendant une période longue qui s'étend du début du stade C1 à la fin du stade D pour ceux qui dépassent ce stade (fig. 7) ; cela confirme les observations « épis terminés », c'est-à-dire différenciés jusqu'au sommet, faites à cette période.

Les bourgeons inférieurs ont un nombre final d'étages plus faible que les bourgeons supérieurs. L'apparition des étages des bourgeons inférieurs est très ralentie après l'arrivée du 1^{er} bourgeon au stade E (fig. 7), malgré la

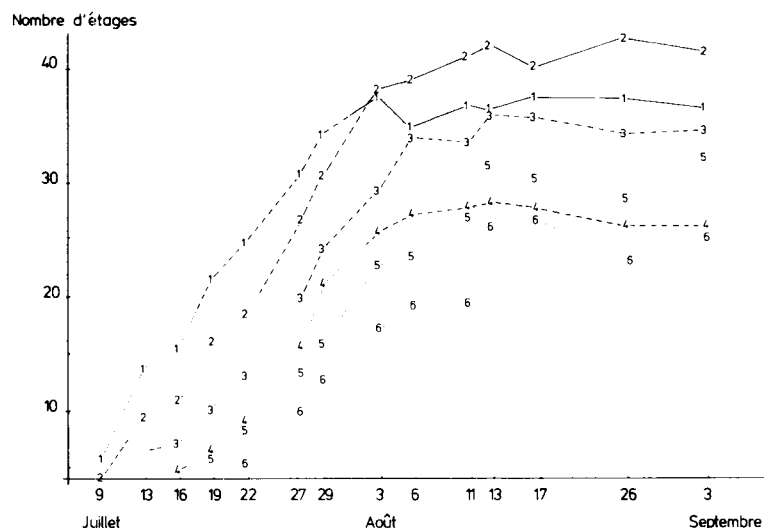


Figure 7

Evolution des nombres moyens d'étages de chaque ébauche d'épi, en fonction du temps (« INRA 508 », Mons, 1981).

Stades : --- B ; C1 et C3 ; -.-.-.- C4 et D ; — E.

Mean number of florets per row for each axillary bud, in relation to time (« INRA 508 », Mons, 1981).

Stages : --- B ; C1 et C3 ; -.-.-.- C4 et D ; — E.

persistance d'une pointe indifférenciée : cet effet pourrait être une expression de l'inhibition exercée par les bourgeons supérieurs sur les bourgeons inférieurs, traduite finalement par un nombre d'étages plus faible pour les bourgeons inférieurs. A noter la reprise d'apparition d'étages des 5^e et 6^e bourgeons peu avant la floraison du 1^{er} qui pourrait provenir des variations d'échantillonnage à ces dates, mais aussi d'une reprise réelle juste avant l'apparition de la panicule.

L'évolution des nombres d'étages de tous les bourgeons a une vitesse moyenne du même ordre de grandeur pour tous sauf pour le 5^e et surtout le 6^e qui ont une vitesse globale nettement plus faible (tabl. 5) ; aucune variation systématique de la vitesse n'apparaît en fonction du stade (fig. 7), tandis que des accélérations ou des ralentissements existent simultanément pour tous les bourgeons. Cette observation permet d'utiliser les apparitions d'étages des différents bourgeons comme des répétitions décalées dans le temps d'un même événement, donc soumises à des conditions climatiques variables.

B. Elaboration du nombre de fleurs du 1^{er} bourgeon

L'étude réalisée ici n'apporte des informations que sur la formation des étages. Celle-ci peut être considérée comme le produit d'une durée et d'une vitesse d'apparition.

1. Durée d'apparition d'étages

A partir du début du stade C1, les étages apparaissent tant que la base du futur épi n'a pas atteint le stade E. La vitesse de réalisation de ce parcours ne dépend pas du stade traversé, mais seulement de la température : cette période peut donc être considérée comme soumise globalement à un même effet de la température.

2. Vitesse d'apparition d'étages

Exprimées en valeurs quotidiennes, les vitesses d'apparition d'étages sont irrégulières d'un bourgeon à l'autre, bien qu'elles présentent les mêmes formes de courbes (tabl. 6) ; c'est pourquoi elles sont étudiées à partir de valeurs

TABLEAU 5

Vitesses moyennes d'apparition des étages du début du stade C1 à la fin du stade D (« INRA 508 », Mons 1981), pour chaque bourgeon. Mean rate of appearance of new florets from beginning of C1 stage to end of D stage (« INRA 508 », Mons 1981), for each bud.

N° de bourgeon	Nombre de points
1	Nombre d'étages = 1,31 t + 10,24 r = 0,994 6
2	N.e. = 1,41 t + 7,54 r = 0,994 7
3	N.e. = 1,30 t + 7,60 r = 0,997 7
4	N.e. = 1,26 t + 7,41 r = 0,986 6
5	N.e. = 1,00 t + 10,80 r = 0,993 8
6	N.e. = 0,84 t + 11,01 r = 0,970 7

t = temps en jours.

TABLEAU 6

Accroissement quotidien de nombre d'étages pour chaque numéro de bourgeon (« INRA 508 », Mons 1981). Daily rate of appearance of number of new florets per row for each bud position (« INRA 508 », Mons 1981).

Dates	Numéro de bourgeon					
	1	2	3	4	5	6
13-16 juillet	0,5	0,5				
16-19 juillet	2,1	1,7	1,0			
19-22 juillet	1,0	0,8	1,0	0,8	0,8	
22-27 juillet	1,2	1,6	1,4	1,4	1,0	0,9
27-29 juillet	1,7	2,0	2,1	2,8	1,3	1,4
29 juill.-3 août	0,6	0,5	1,0	0,9	1,4	0,9

moyennes pour tous les bourgeons en phase active d'apparition d'étages, c'est-à-dire avant que le 1^{er} bourgeon n'ait atteint le stade E.

TABLEAU 7

Corrélations entre accroissement moyen de nombre d'étages ($\Delta\text{ét.}$) et température (θ), rayonnement moyen (R) ou variations de rayonnement (ΔR) (« INRA 508 », Mons, 1981).

Correlations between mean growth of number of florets per row ($\Delta\text{ét.}$) and temperature (θ) or mean radiation (R) or radiation variation (ΔR) ("INRA 508", Mons, 1981).

			Nombre de points	Seuil de signification
INRA 508	$\Delta\text{ét.} = 0,022 \theta + 1,57$	$r = 0,09$	6	0,81
	$\Delta\text{ét.} = 0,093 \bar{R} - 0,26$	$r = 0,66$	6	
	$\Delta\text{ét.} = 0,101 \Delta R + 1,19$	$r = 0,88$	6	
F7 \times F2	$\Delta\text{ét.} = 0,126 \theta + 0,87$	$r = 0,54$	5	0,88
	$\Delta\text{ét.} = 0,113 \bar{R} - 0,52$	$r = 0,86$	5	
	$\Delta\text{ét.} = 0,076 \Delta R + 1,30$	$r = 0,91$	5	
INRA 508 et F7 \times F2	$\Delta\text{ét.} = 0,105 \bar{R} - 0,43$	$r = 0,79$	11	0,52
	$\Delta\text{ét.} = 0,079 \Delta R + 1,24$	$r = 0,88$	11	

La courbe des accroissements de nombres d'étages a des extremums relatifs en même temps que la courbe de rayonnement, tandis que ceux de la courbe de température semblent décalés de quelques jours (fig. 8a et b) : les accroissements de nombres d'étages sont effectivement bien corrélés avec le rayonnement, très peu avec la température (tabl. 7). L'analyse des résultats de la variété «F7 \times F2» conduit aux mêmes conclusions, avec des effets analogues du rayonnement.

Le nombre de fleurs du 1^{er} bourgeon dépend de plusieurs facteurs : la durée des stades C et D — qui est d'autant plus courte que la température est plus élevée —, la vitesse d'apparition des étages — liée au rayonnement — et le nombre de rangs qui n'est pas analysé ici.

L'ensemble des phénomènes de la différenciation florale femelle peut aussi être relié au développement des autres parties de la plante.

C. Relations entre développement végétatif et reproducteur

La différenciation femelle se produit vers 6 feuilles adultes ($\approx 1/3$ du nombre total, fig. 9) ; le nombre maximal de fleurs du 1^{er} bourgeon est atteint lorsque environ toutes les feuilles sont visibles ($\approx 2/3$ de feuilles adultes), c'est-à-dire approximativement 2 semaines avant la floraison.

L'allongement de la tige commence à peu près au début de la différenciation, mais la période d'allongement rapide a lieu lorsque le futur épi est presque entièrement initié (stade D ou début du stade E).

Les vitesses d'apparition de feuilles et d'allongement de la tige présentent des variations en même temps que les vitesses d'apparition d'étages : les apparitions de feuilles et l'allongement de la tige sont donc mieux reliés au rayonnement qu'à la température à l'échelle de quelques jours.

Par ailleurs, puisque ce sont les mêmes facteurs climatiques qui favorisent le développement de l'appareil végétatif et celui de l'appareil reproducteur, ces derniers paraissent ne pas être antagonistes. Le rapport entre les vitesses d'apparition d'étages et de feuilles est, comme pour l'orge (GALLAGHER, 1979), situé entre 3 et 4.

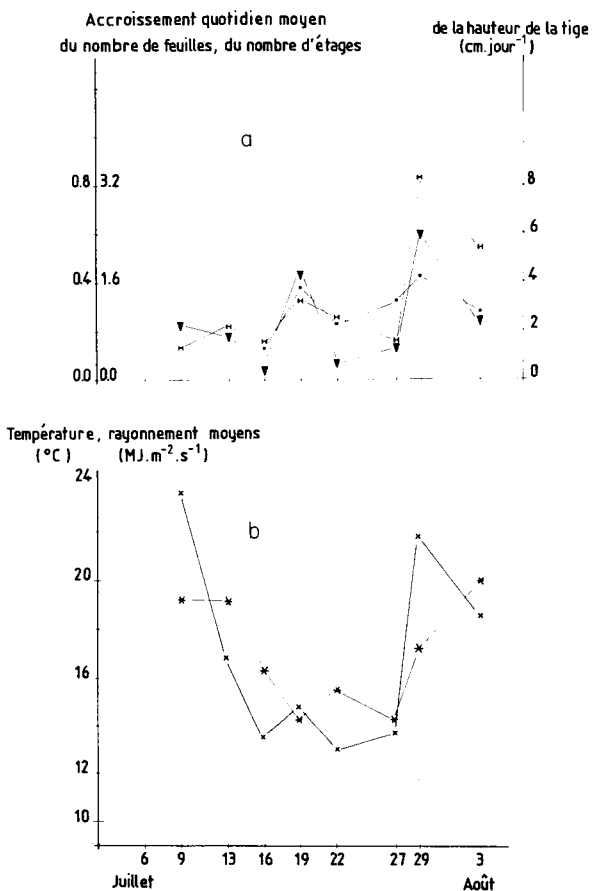


Figure 8a)

Accroissements journaliers de :
nombre d'étages (.)
nombre de feuilles adultes (▼)
hauteur de la tige (H)
en fonction du temps.

Daily rates of :
appearance of new florets in each row (.)
appearance of ligules (▼)
stem length growth (H)
in relation to time.

Figure 8b)

Température (*) et rayonnements (x) journaliers moyens des périodes correspondantes.

Mean daily temperature and radiation during the same periods.

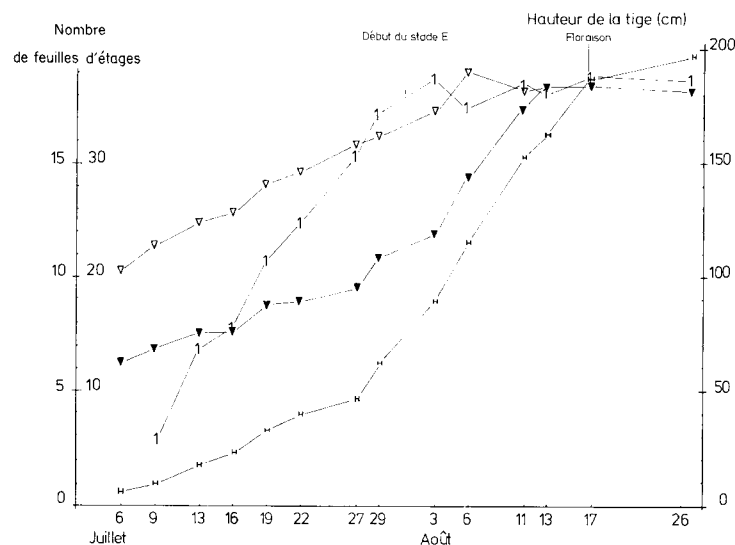


Figure 9

Hauteur moyenne de tige (H) nombre moyen de feuilles adultes (▼) et visibles (▽) et évolution du nombre moyen d'étages du 1^{er} bourgeon (1) en fonction du temps (« INRA 508 », Mons, 1981).

Stem length (H), mean number of ligules (▼) and visible (▽) leaves and mean number of florets per row for the first axillary bud (1) in relation to time (« INRA 508 », Mons, 1981).

IV. CONCLUSION

L'étude de la période s'étendant de l'initiation femelle à la floraison a été axée sur la recherche de quantifications du développement : en effet, toutes les connaissances actuelles sont qualitatives.

Les observations réalisées concernent les stades de différenciation de l'ensemble des bourgeons axillaires du maïs : pour les 2 variétés étudiées (l'une précoce, l'autre tardive), plus de la moitié des bourgeons axillaires placés en dessous du futur épi sont différenciés en organes femelles. L'inhibition des bourgeons supérieurs sur les bourgeons inférieurs se manifeste par un retard qui s'accroît à la fois au cours du temps et de haut en bas le long de la tige. Lorsque les premières soies apparaissent, toute l'évolution semble bloquée sur les épis, sauf sur le second. L'observation d'une variété prolifique fait apparaître un gradient de développement entre bourgeons beaucoup plus réduit.

Cette approche permet aussi d'établir des correspondances entre stades et élaboration des fleurs : le nombre de rangs est fixé très précocement (début du stade C1) tandis que les étages apparaissent sur une période longue qui couvre l'ensemble des stades C et D. Aucun nouvel étage

n'apparaît lorsque les épillets inférieurs ont atteint le stade E (allongement des soies).

L'étude détaillée des stades permet de conclure :

— que l'effet de la température est le même sur tous (sauf, peut-être sur le stade E) et qu'ils peuvent donc être considérés globalement,

— que la vitesse d'apparition des étages ne dépend pas du stade traversé.

Le nombre d'étages peut être considéré comme défini par le produit de la durée des stades C et D et d'une vitesse d'apparition des étages. Celle-ci est sensiblement la même pour tous les bourgeons, mais elle oscille au cours de la différenciation avec le rayonnement. La durée des stades paraît liée de façon négative à la température au-dessus d'un seuil apparent élevé ($\approx 12^\circ\text{C}$). De nouvelles observations sont nécessaires pour préciser les effets du rayonnement sur l'apparition des étages et expliquer les nombres de fleurs initiées à partir des conditions climatiques subies par les plantes pendant leur différenciation florale femelle.

Reçu le 13 décembre 1982.

Accepté le 20 avril 1983.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Abbe E. C., Phinney B. O., Baer D. F., 1951. The growth of the shoot apex in Maize : internal features. *Am. J. Bot.*, **38**, 744-751.
- Boiffin J., Sebillotte M., Couvreur F., 1976. Incidence de la simplification du travail du sol sur l'élaboration des rendements du blé et du maïs. *Colloque ITCF : « Simplification du travail du sol en production céréalière »*, 239-280.
- Bonhomme R., Ruget F., Derieux M., Vincourt P., 1982. Relations entre production de matière sèche aérienne et énergie interceptée chez différents génotypes de maïs. *C.R. Acad. Sci.*, série D, **294**, 393-398.
- Bonnett O. T., 1940. Development of the staminate and pistillate inflorescences of sweet corn. *J. agric. Res.*, **60**, 1, 25-37.
- Bonnett O. T., 1948. Ear and tassel development in maize. *Ann. Mo. Bot. Gard.*, **35**, 269-287.
- Derieux M., 1978. Etude de quelques facteurs d'adaptation du maïs aux conditions climatiques du Nord de la France. *Ann. Amélior. Plantes*, **28** (5) 529-566.
- Derieux M., Bonhomme R., Duburcq J.-B., Ruget F., Vincourt P., 1983. Influence du génotype et du lieu sur le nombre d'ovules présents à la floraison chez le maïs. *Can. J. Plant Sci.*, **63**, 2 (sous presse).
- Fuchs A., 1968. Beziehungen zwischen der Organogenese und der Ertragsbildung bei *Zea mays*. *Z. Pflanzenzucht.*, **60** (3) 260-283.
- Gallagher J. N., 1979. Ear development : processes and prospects. In *Crop Physiology and cereal breeding* (Proceedings of an Eucarpia workshop), Wageningen, 16-17 nov. 1978, PUDOC, Wageningen, 3-9.
- Gay J.-P., Menetrier M. A., 1978. Morphogenèse des organes reproducteurs chez le maïs : échelle de notation des stades. *AGPM-ITCF*, 8, avenue du Président-Wilson, 75116 Paris, 38 p.
- Geisler G., Afschar I., 1977. Zur Methodik der Bewertung der Entwicklungszustandes von Maïs Infloreszenzen. *Z. Acker. Pflanzenbau*, **145**, 173-183.
- Hanway J. J., 1971. How a corn plant develops. *Iowa State University, cooperative extension service special report*, **48**, 1-17.
- Kuperman F. M., Dvorjankin F. A., Rostovceva Z. P., Rzanova E. I., 1955. *Etapy formirovaniya organov plodonovseniya zlakov*. Moscou.
- Messiaen C. M., 1963. *Physiologie du développement chez Zea mays*. Thèse Fac. Sci. Aix-Marseille, 95 p.
- Monteith J. L., 1977. Climate and the efficiency of crop production in Britain. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.*, **281**, 277-294.
- Pinter L., 1980. Effect of leaf area on reduction of grain yield and yield components in maize (*Zea mays* L.) hybrids with different genotypes. *Acta Agron., Acad. Sci. Hungar.*, **29**, 359-364.
- Tomov N., 1971. Development of the potential ears in certain inbred lines of maize. *Rastenievud. Nauki*, **8** (7) 13-20.