



HAL
open science

Etude des interactions entre épis chez le maïs

André Gallais, Markus Kellerhals, François Philippe

► **To cite this version:**

André Gallais, Markus Kellerhals, François Philippe. Etude des interactions entre épis chez le maïs. *Agronomie*, 1982, 2 (10), pp.995-1004. hal-02722424

HAL Id: hal-02722424

<https://hal.inrae.fr/hal-02722424>

Submitted on 1 Jun 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.

Etude des interactions entre épis chez le maïs

André GALLAIS, Markus KELLERHALS & François PHILIPPE

I.N.R.A., Station d'Amélioration des Plantes fourragères, F 86600 Lusignan.

RÉSUMÉ

*Prolificité en épis,
Dominance apicale,
Défoliation,
Fécondation,
Maïs,
Zea mays.*

Trois expériences ont été réalisées pour préciser certains facteurs influençant la dominance de l'épi supérieur. Les facteurs de variation contrôlés ont été le génotype (prolifère ou non), le décalage entre les dates de fécondation de l'épi inférieur et de l'épi supérieur, la nature de la fécondation (autofécondation ou croisement) et l'effeuillage. Le génotype normal n'ayant pas réagi à ces divers traitements, les conclusions sont relatives au génotype prolifère. La fécondation en premier de l'épi inférieur permet de diminuer la dominance de l'épi supérieur : il en résulte une plus grande proportion de plantes à 2 épis et un meilleur équilibre entre les épis. L'effeuillage accentue cette dominance : ce sont les feuilles des épis et celles situées juste au-dessus qui semblent jouer un rôle important. Un effet de la nature de la fécondation a été mis en évidence : par rapport à l'autofécondation, le croisement effectué sur l'épi supérieur semble accentuer la dominance de celui-ci et, inversement, réalisé sur l'épi inférieur il tend à la diminuer. L'ensemble des résultats peut s'interpréter en termes d'offre et de demande de photosynthétats.

SUMMARY

*Prolificacy,
Apical dominance,
Defoliation,
Fertilization,
Maize,
Zea mays.*

Interactions between ears in maize

Three experiments have been carried out to study factors influencing the dominance of the upper ear in maize. The factors tested were : genotype (prolific or not), pollination advantage of upper ear over second ear, type of fertilization (crossing or selfing), and defoliation. Non-prolific genotype was not affected by these treatments so the conclusions relate only to the prolific genotype. Dominance of the upper ear was reduced when it was fertilized after the second ear. This treatment gave a higher percentage of two-eared plants and better balance between the ears. Defoliation increased dominance: the leaves by the ears and those just above appeared most important. Type of fertilization was also observed to have an effect : in comparison to selfing, cross fertilization of the upper ear tends to increase its dominance, while cross fertilization of the second ear tends to decrease it. The results are interpreted in terms of supply and demand of photosynthetate.

I. INTRODUCTION

L'intérêt agronomique des maïs prolifères en épis a été souligné par différents auteurs tant pour la production de grain (par exemple, HALLAUER, 1972 ; PRIOR & RUSSELL, 1975 ; BERTIN *et al.*, 1976 ; BOYAT & ROBIN, 1977) que pour la production de fourrage (GALLAIS & VINCOURT, 1981). Ils semblent en particulier présenter une plus grande stabilité de comportement selon le milieu et peut-être un potentiel de production plus élevé. De plus, pour la production de fourrage, leur activité nitratre réductase plus élevée pourrait leur conférer une teneur en protéines plus forte au niveau de la plante entière. Enfin, pour l'application des méthodes de sélection récurrente, la prolificité en épis présente l'intérêt de pouvoir réaliser autofécondation et croisement pour test sur la même plante. C'est cette possibilité que nous avons voulu considérer dans cette étude.

Les maïs prolifères peuvent globalement être décrits

comme des maïs chez lesquels la « dominance » de l'épi supérieur est plus faible que chez un maïs formant un seul épi. Chez un maïs normal, cette dominance se traduit par le développement d'un seul épi, l'épi supérieur, les autres avortant, ou par une production beaucoup plus forte de l'épi supérieur que de l'épi inférieur. Le phénomène est sans doute comparable à celui de la dominance d'un bourgeon terminal sur les bourgeons axillaires et les mêmes hypothèses trophiques ou hormonales peuvent être avancées pour expliquer le développement d'un ou plusieurs épis chez le maïs.

Pour préciser certaines conditions favorisant le développement de 2 épis, nous avons été amenés à réaliser différentes expériences avec des génotypes « normaux » et des génotypes plus ou moins prolifères : décalage de pollinisation entre les 2 épis supérieurs, suppression de certaines feuilles, comparaison du croisement et de l'autofécondation. Ces expériences ne visent donc pas à étudier la prolificité en elle-même, mais seulement certains aspects des interactions entre les épis.

II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

A. Expérience I (1979)

Il s'agissait essentiellement de voir l'effet du décalage entre les fécondations des 2 épis, sur le pourcentage des plantes à 2 épis et sur le poids de chaque épi, selon le génotype et la nature du pollen.

Trois hybrides simples correspondant à différents niveaux de prolificité ont été utilisés : un hybride dit « normal », ne formant qu'un seul épi, mais ayant tendance à faire 2 inflorescences avec soies, un hybride semi-prolifique avec un fort pourcentage de plantes à 2 épis formant des soies et une bonne tendance de ceux-ci à faire des grains et un hybride considéré comme très prolifique.

Les traitements, décalage de fécondation entre l'épi inférieur et l'épi supérieur étaient de - 4, - 2, - 1, 0, + 1, + 2, + 4 j, un décalage négatif ou positif signifiant que l'épi inférieur a été fécondé avant ou après l'épi supérieur.

Pour chaque décalage, chacun des 2 épis a été traité en croisement (C) et en autofécondation (A), ce qui conduit à 4 modalités de fécondation : C_5C_1 , C_5A_1 , A_5C_1 , A_5A_1 , les indices S et I représentant respectivement l'épi supérieur et l'épi inférieur. Pour chaque fécondation artificielle, au moment de la fécondation, la feuille de l'épi était supprimée. Le croisement était réalisé avec une source constante de pollen non apparentée au matériel étudié.

Le dispositif expérimental était du type split-plot à 2 répétitions (génotype comme grande parcelle et combinaison décalage \times modalités de fécondation comme sous parcelle). Chaque parcelle comprenait 10 plantes (lignes espacées de 80 cm, 25 cm entre plantes). Les effectifs par traitement étant trop faibles, certains traitements « décalage » ont été regroupés pour l'analyse.

B. Expérience II (1980)

Suite aux résultats de l'expérience I montrant qu'il valait mieux féconder en premier l'épi inférieur et qu'il pouvait y avoir un effet défavorable de la suppression des feuilles des épis, nous avons repris les 4 traitements de fécondation (C_5C_1 , C_5A_1 , A_5C_1 , A_5A_1) avec fécondation en premier de l'épi inférieur (1 à 3 j avant l'épi supérieur) et en ne supprimant qu'une feuille (celle de l'épi supérieur) ou les deux. Trois traitements témoins ont été ajoutés : fécondation libre, fécondation libre avec suppression de la feuille de l'épi supérieur et fécondation artificielle de type C_5A_1 , sans suppression de feuilles. C'est la lourdeur de l'expérience qui n'a pas permis d'étendre ce dernier traitement à l'ensemble des modes de fécondation.

Ces traitements ont été appliqués à 2 génotypes : l'un « normal » (INRA 508), l'autre prolifique (F703 \times F705). Là encore, une source constante de pollen non apparentée au matériel étudié a été utilisée pour la réalisation des croisements.

Ce dispositif était du type split-plot à 2 répétitions (génotype comme grande parcelle) avec 16 plantes par parcelles espacées de 50 cm sur la ligne et 80 cm entre lignes.

C. Expérience III (1980)

Le but de cette expérience était de préciser l'effet d'un certain type d'effeuillage en fécondation libre. La suppression des feuilles de l'épi diminue la fréquence des plantes à 2 épis, mais la suppression des feuilles supérieures, ou la suppression de la panicule, ne pourrait-elle pas lever une

certaine dominance apicale de l'épi supérieur ? Douze traitements ont ainsi été réalisés :

— 6 correspondant à la suppression des 2, 3 et 4 feuilles supérieures (comptées à partir du sommet), avec ou sans suppression de la panicule au moment de la floraison,

— 3 traitements correspondant à la suppression de la feuille de l'épi supérieur seule ou avec la ou les 2 feuilles situées juste au-dessus,

— 3 traitements « témoins » : aucune modification, pas d'effeuillage mais suppression de la panicule avant la floraison, suppression des feuilles des 2 épis (témoin fécondation libre des fécondations artificielles avec suppression des 2 feuilles).

Dans chaque expérience, les caractères suivants ont été étudiés : le pourcentage de plantes à 2 épis et le poids en grains de chaque épi, pour les plantes ayant donné 2 épis. Pour l'analyse de variance du pourcentage de plantes à 2 épis, la transformation $\arcsin \sqrt{x}$ a été utilisée (x étant le pourcentage au niveau d'une parcelle ou d'un traitement). De plus, pour ce caractère, certains pourcentages ont été comparés directement entre eux (ce qui est justifié en supposant l'indépendance des effets « milieu » au niveau de chaque plante). Dans le texte la signification d'une corrélation est indiquée au seuil 0,05 ou 0,01 respectivement par 1 ou 2 astérisques.

III. RÉSULTATS

A. Expérience I (décalage entre fécondation + nature des pollinisations)

1) Pourcentage de plantes à 2 épis (tabl. 1)

a) Effet du génotype

Quel que soit le traitement, le génotype normal ne donne toujours qu'un taux très faible de plantes à 2 épis (9,9 p. 100), non affecté de façon significative par les différents traitements, alors que les 2 autres génotypes présentent un taux moyen de 60 p. 100, et très variable selon les traitements (de 35 à 90 p. 100).

b) Effet du décalage des fécondations

Pour les 2 génotypes prolifique et semi-prolifique, dans l'intervalle retenu, le pourcentage de plantes à 2 épis est nettement plus élevé lorsque l'épi inférieur est fécondé en premier (83 p. 100 s'il est fécondé 4 j avant l'épi supérieur contre 50 p. 100 s'il est fécondé en même temps ou après l'épi supérieur). Cependant, le génotype prolifique tend à mieux « supporter » la fécondation en premier de l'épi supérieur.

c) Effet de la nature de la fécondation

L'analyse de variance sur le pourcentage moyen de plantes à 2 épis pour les 2 génotypes (prolifique et semi-prolifique) aux différents traitements décalage de fécondation, montre un effet significatif (au seuil 0,05) de la nature de la fécondation sur l'épi inférieur : l'autofécondation sur l'épi inférieur a un effet défavorable par rapport au croisement. L'écart moyen est toutefois faible (6 p. 100) et apparaît plus marqué lorsqu'on ne considère que le génotype prolifique, avec fécondation en premier de l'épi inférieur. Dans ce cas, la différence entre autofécondation et croisement sur l'épi inférieur atteint 14 à 21 p. 100, selon qu'une autofécondation ou un croisement est réalisé sur

TABLEAU 1

Nombre de plantes à 2 épis par rapport au nombre de plantes utilisées selon les traitements réalisés.
Number of two-eared plants for each treatment.

Décalage		- 4	- 2	- 1	Moyenne (%) (- 4, - 2, - 1)	0	1	2	4	Moyenne (%) (1, 2, 4)
A _s A ₁	N	3/13	1/14	1/13	12,5	3/14	0/13	1/15	0/10	2,6
	SP	9/13	8/14	11/14	68,3	6/13	5/11	7/14	7/13	50,0
	P	9/12	9/14	5/11	62,2	10/15	7/11	8/11	9/16	63,1
A _s C ₁	N	2/14	1/16	4/14	15,9	2/15	0/13	3/15	1/13	9,7
	SP	14/15	10/16	12/16	76,6	4/13	6/8	3/10	5/16	37,8
	P	10/13	10/14	9/11	76,3	13/16	6/13	8/13	6/14	50,0
C _s A ₁	N	2/14	2/15	3/11	17,5	0/13	2/21	1/15	0/13	6,1
	SP	12/14	6/12	6/8	70,6	6/13	4/12	4/13	4/10	34,3
	P	11/13	10/13	6/13	69,2	3/6	18/24	8/16	8/15	61,8
C _s C ₁	N	1/14	2/15	0/13	7,1	0/13	1/13	2/15	2/15	11,6
	SP	13/15	9/15	5/10	67,5	6/15	5/11	5/17	5/15	34,9
	P	14/15	14/15	12/14	90,1	9/14	10/14	9/15	17/16	68,9
% moyenne(SP + P)		83,2	67,2	66,7	72,4	53,7	54,5	45,7	48,7	49,6

Génotypes : N = normal, SP = semi-prolifique, P = prolifique. Fécondation : A = autofécondation, C = croisement, l'indice S ou I indique l'épi concerné par la nature de la pollinisation (S = épi supérieur, I = épi inférieur). Le décalage indique la différence entre la date de fécondation de l'épi inférieur et la date de fécondation de l'épi supérieur.

Génotypes : N = normal, SP = semi-prolific, P = prolific. Fertilization : A = self-fertilization, C = cross fertilization. Subscript S or I means upper (first) or lower (second) ear.

l'épi supérieur. De plus, il y a un effet favorable, significatif, du croisement sur l'épi supérieur (tabl. 2).

2) Poids de grains des épis formés chez les plantes à 2 épis

a) Equilibre entre les 2 épis

— Effet génotype et décalage entre les dates de fécondation des 2 épis (tabl. 3).

La précision sur la production de chaque épi selon le décalage entre les 2 fécondations est faible. Elle est plus faible pour l'épi inférieur, ce qui reflète une plus grande instabilité de son comportement par rapport à l'épi supérieur. Pour le génotype normal, l'imprécision plus grande est due au faible effectif de plantes à 2 épis.

Quels que soient le génotype et le traitement, la production de l'épi supérieur a toujours été plus importante que celle de l'épi inférieur. L'effet du décalage n'apparaît

significatif (au seuil 0,05) que pour la production de l'épi supérieur chez le génotype prolifique : la fécondation en premier de l'épi inférieur favorise la production de l'épi supérieur (+ 9 p. 100 par rapport à la fécondation en premier de l'épi supérieur). Pour ce génotype, elle tend aussi à diminuer la production de l'épi inférieur et elle affecte donc plus la différence de production des 2 épis (tabl. 4). Il s'agit là d'un comportement inverse de celui du génotype normal.

— Effet nature de la fécondation

L'effet de la nature de la fécondation ne s'observe de façon significative (seuil 0,05) que chez le génotype semi prolifique (tabl. 5). Les épis supérieurs issus de croisement ont en moyenne une production plus importante que celle des épis issus d'autofécondation. La réalisation du croisement sur l'épi inférieur augmente aussi la production de l'épi supérieur. L'effet du traitement sur l'épi inférieur tend

TABLEAU 2

Effet de la nature de la pollinisation sur le pourcentage de plantes à 2 épis lorsque l'épi inférieur est fécondé le premier.
(autofécondation A et croisement C, sur l'épi inférieur EI ou supérieur ES).

Effect of type of fertilization on percentage of two-eared plants when second ear is fertilized first (A = self fertilization, C = cross-fertilization ; EI, ES respectively second and first ear). Two percentages with a different letter are significantly different at 0,05 probability level.

EI	ES	A	C	EI	ES	A	C
	A	68,3 (a)	70,6 (a)	A		62,2 (a)	69,2 (a)
	C	76,6 (a)	67,5 (a)	C		76,3 (a)	90,1 (b)
semi-prolifique				prolifique			

Ne sont différents entre eux que les pourcentages affectés d'une lettre différente.

TABLEAU 3

Effet du décalage entre les fécondations sur la production des 2 épis ES et EI (g/plante) et sur le rapport de ces productions.
Effect of pollination advantage of first ear (ES) over second ear (EI) on yield (g/plant) of the two ears and on the ratio of their yields.

Génotype		Décalage (1) - 4, - 2, - 1	Décalage (2) + 1, + 2, + 4	$\frac{(1) - (2)}{(1)}$ (%)	Test (³)
Normal	ES	63,8	78,3	- 23	N.S.
	EI	54,5	41,1	+ 25	N.S.
	ES/EI	1,17	1,90		
Semi-prolifique	ES	60,2	59,0	+ 2	N.S.
	EI	42,3	38	+ 10	N.S.
	ES/EI	1,42	1,55		
Prolifique	ES	89,3	81,2	+ 9	x
	EI	60,4	66,8	- 10,6	(x)
	ES/EI	1,47	1,21		

(³) Test de F par l'analyse de variance génotype par génotype des combinaisons décalage x nature de la fécondation (x significatif à 0,05 (x) significatif à 0,10).

(³) F test for pollination advantage effect, x, (x) respectively significant at 0,05, 0,10 probability level.

TABLEAU 4

Effet du décalage des fécondations sur la différence de production entre l'épi supérieur (ES) et l'épi inférieur (EI) chez le génotype prolifique (différences en g/plante).

Effect of pollination advantage of first ear over second ear on the difference between yield of first ear (ES) and second ear (EI) for the prolific genotype (in g/plant).

Décalage	- 4	- 2	- 1	0	+ 1	+ 2	+ 4
ES-EI	28,7	25,0	33,2	16,2	18,7	11,0	15,0

TABLEAU 5

Production des épis supérieur (ES) et inférieur (EI) en g/plante, selon la nature de la fécondation (autofécondation A, croisement C) et le décalage entre les fécondations chez le génotype semi-prolifique (différences significatives au seuil 0,05 pour les productions de l'épi supérieur).

Yield of first ear (ES) and second ear (EI) in g/plant according to type of fertilization (A = self fertilization, C = cross fertilization) and pollination advantage of first ear over second ear with the semi-prolific genotype (significant differences at 0.05 probability level for yields of first ear).

Epi récolté	Fécondation EI ES	Décalages (- 4, - 2, - 1)		Décalages (+ 1, + 2, + 4)	
		A	C	A	C
		ES	A	57	62
	C	57,6	64	61,7	66
EI	A	39,6	41	48,3	34,6
	C	40	49	29,3	28

à dépendre du décalage entre les fécondations : l'interaction nature de la fécondation sur l'épi supérieur x décalage est significative au seuil 0,10. Lorsque l'épi inférieur est fécondé le premier, il n'y a pas d'effet nature de la fécondation ; au contraire, s'il est fécondé en second, il y a

une forte différence entre croisement et autofécondation, le croisement sur l'épi inférieur augmentant la production de l'épi supérieur.

Pour l'ensemble des 2 génotypes, prolifique et semi-prolifique, avec fécondation en premier de l'épi supérieur, la différence entre la production de celui-ci et celle de l'épi inférieur est significativement plus forte (seuil 0,05) lorsque le croisement, plutôt que l'autofécondation est réalisé sur l'épi inférieur (25 g contre 10 g pour une production moyenne de 70 g de l'épi supérieur).

b) Production totale des 2 épis

La production totale des deux épis est assez indépendante des traitements décalage et nature de la fécondation. Elle n'est affectée que par le génotype. Il y a donc une tendance pour les 3 génotypes à un phénomène de compensation : si un traitement favorise la production de l'épi supérieur, il défavorise la production de l'épi inférieur et réciproquement. Ce phénomène est surtout net pour le génotype « normal », même au niveau de chaque plante (corrélation de - 0,48*, entre les productions des 2 épis). Il n'en est pas de même pour les 2 autres génotypes : les 2 épis sont plus indépendants chez le prolifique et, chez le semi prolifique, la faible production de l'épi inférieur pour les décalages défavorables n'entraîne pas d'augmentation de production de l'épi supérieur.

B. Expérience II (suppression des feuilles des épis et nature de la fécondation avec fécondation en premier de l'épi inférieur)

1) Pourcentage de plantes à 2 épis (tabl. 6)

Aucun traitement n'a permis une production suffisante de plantes à 2 épis chez le génotype normal. Cependant pour ce génotype, le traitement suppression de la feuille de l'épi supérieur avec croisement sur les 2 épis a eu tendance à donner un effet favorable (5 plantes sur 21 ont en effet donné 2 épis, alors que pour l'ensemble des autres traitements, aucune plante à 2 épis n'est observée).

Chez le génotype prolifique, la moyenne des traitements fécondation artificielle avec suppression d'1 ou 2 feuilles (82,3 p. 100) est significativement inférieure (au seuil 0,05)

TABLEAU 6

Effet de l'effeuillage et du mode de fécondation sur le pourcentage de plantes à 2 épis.

Effect of defoliation and of type of fertilization on the percentage of two-eared plants. (-1F, -2F, removal of leaves respectively of 1st and of 1st + 2nd ears).

Témoins		A _S A _I	A _S C _I	C _S A _I	C _S C _I
C _S A _I (1) = 19/19 = 100 %	-1F	18/21 = 86 %	23/27 = 85 %	26/29 = 90 %	22/27 = 81 %
FL = 88/98 = 90 %	-2F	17/20 = 85 %	24/29 = 83 %	18/25 = 72 %	19/25 = 76 %

(1) Sans suppression de feuilles (F. L. = fécondation libre).

(A = self fertilization, C = cross fertilization, subscripts S and I means first and second ear). (1) without defoliation. FL = free pollination.

à celle sans suppression de feuilles (91,4 p. 100). De même, les traitements avec 2 feuilles supprimées et croisement sur l'épi supérieur sont significativement (seuil 0,10) inférieurs aux autres (74 contre 85 p. 100).

2) Production des plantes à 2 épis chez l'hybride prolifique (tabl. 7)

a) Production totale des 2 épis

La suppression d'une feuille de l'épi et la fécondation artificielle ont un effet défavorable sur la production totale des épis. Seul le traitement fécondation sans suppression de feuilles permet d'atteindre des productions voisines de celles obtenues en fécondation libre. Il n'y a pas de différence entre 1 ou 2 feuilles supprimées. Par contre, un effet du mode de fécondation apparaît : l'autofécondation sur l'épi inférieur permet des productions significativement plus élevées (+ 8 p. 100 par rapport au croisement).

TABLEAU 7

Effet du mode de fécondation sur la production des 2 épis (g/plante) dans la 2^{ème} expérience.

Effect of type of fertilization on the yield of the two ears (g/plant) in the second experiment (first ear = ES, second ear = EI).

	Témoins		Traitements (*)			
	C _S A _I	FL	A _S A _I	A _S C _I	C _S A _I	C _S C _I
ES	63,1	76,8	62,2	65,0	57,8	64,4
EI	64,6	59,9	57,3	45,6	56,2	41,9
ES + EI	127,7	136,7	119,5	110,6	114,0	106,3
ES - EI	-1,5	16,9	4,9	19,4	1,6	22,5

(*) Moyenne des 2 traitements défoliation.

(*) Means of the 2 defoliation treatments.

b) Equilibre entre les 2 épis

L'épi supérieur ne montre pas de réaction significative aux différents traitements de fécondation artificielle. Par contre, la différence de production entre fécondation libre et fécondation artificielle est très nette (+ 23 p. 100).

Les différences sur le 2^{ème} épi sont beaucoup plus significatives et montrent une nette supériorité du traitement sans effeuillage (C_SA_I) par rapport aux traitements C_SC_I. D'une façon plus générale, l'autofécondation sur l'épi inférieur conduit à une production significativement plus élevée que le croisement (+ 33 p. 100).

Si l'on considère les 8 traitements avec suppression de

feuilles, il y a une liaison négative entre les productions de l'épi supérieur et celle de l'épi inférieur, mais avec une variation beaucoup plus faible pour l'épi supérieur ($r = -0,75$)*. Toutefois, cette corrélation est rompue lorsque les fécondations sont faites sans effeuillage. La présence des 2 feuilles des épis fécondés lèverait donc la compétition entre les 2 épis.

De ces différences de comportement entre les 2 épis, il résulte que lorsqu'il y a une suppression de feuilles, la différence entre l'épi supérieur et l'épi inférieur est significativement plus forte si le croisement, plutôt que l'autofécondation, est réalisé sur l'épi inférieur (21 g contre 3,3 g).

C. Expérience III (effet de l'effeuillage)

1) Pourcentage de plantes à 2 épis (tabl. 8)

Les différents traitements effeuillage ou suppression de la panicule n'ont pas permis d'agir positivement sur le pourcentage de plantes à 2 épis. L'effeuillage a même un effet défavorable qui a pu être précisé chez le génotype prolifique (le génotype normal a toujours donné 0 p. 100 de plantes à

TABLEAU 8

Effet de l'effeuillage sur la proportion de plantes à 2 épis et sur la production de chacun des 2 épis en fécondation libre (g/plante).

Effect of defoliation on the percentage of two-eared plants and on the yield of each of the two ears with free pollination (g/plant).

Traitements	% de plantes à 2 épis	Production	
		ES	EI
Témoin	88,4	76,4	50,9
— Panicule	88,5	75,3	57,6
— F ES	88,1	77,4	50,1
— 2 FS (*)	83,6	77,6	50,5
— F ES - F EI	62,8	71,4	50,0
— 3 FS	52,6	72,5	42,6
— 2 F ES	39,2	76,8	47,4
— 4 FS (*)	38,6	76,0	44,1
— 3 F ES	17,5	78,7	—

— F ES (EI) suppression de la feuille de l'épi supérieur (ou inférieur), — n FS : suppression de n feuilles à partir de la panicule, — n F ES : suppression de n feuilles à partir de l'épi supérieur.

(*) Ces traitements sont la moyenne de 2 traitements, avec et sans suppression de la panicule à floraison.

F ES (EI) removal of the leaf of first (second) ear, — n FS : removal of n leaves from the tassel, — n F ES removal of n leaves from upper ear.

(*) Average of two treatments with or without removal of the tassel at the beginning of anthesis.

2 épis). L'effet est d'autant plus défavorable que l'effeuillage est intense. La suppression des 2 ou 3 feuilles supérieures n'a pas d'effet, de même que la suppression de la seule feuille de l'épi. Par contre, les suppressions des 3-4 feuilles supérieures ou de la feuille de l'épi plus 1 à 2 autres feuilles au-dessus de l'épi ont un effet très défavorable.

2) Production des 2 épis chez l'hybride prolifique

La production de l'épi supérieur est assez peu affectée par les traitements effeuillage. Par contre, l'épi inférieur présente plus de réaction. La suppression des 3 ou 4 feuilles supérieures diminue de façon significative la production de l'épi inférieur et donc la production totale des 2 épis.

IV. DISCUSSION DES RÉSULTATS

A. Effet du génotype, du décalage des fécondations et de l'effeuillage

1) Pourcentage de plantes à 2 épis

Chez les génotypes normaux utilisés, il est apparu impossible d'augmenter la fréquence de plantes à 2 épis par un décalage entre les fécondations. Par contre, l'effet du décalage est très net chez les plantes ayant une certaine aptitude à produire 2 épis. Les résultats obtenus qui rejoignent ceux de HARRIS *et al.* (1976) montrent que, même chez ces génotypes, il y a un effet de la fécondation de l'épi supérieur sur le développement de l'épi inférieur : fécondé en premier, il diminue les chances de développement de l'épi inférieur ; par contre la fécondation en premier de l'épi inférieur n'affecte pas le développement (sans tenir compte de sa production) de l'épi supérieur. Nous parlerons alors de « dominance » de l'épi supérieur pour exprimer ce phénomène.

Cette dominance peut être le résultat de phénomènes intervenant avant ou après la fécondation. Dans la nature, pour des génotypes présentant une floraison plus tardive de l'épi inférieur, l'épi supérieur sera fécondé en premier ce qui, par suite de phénomènes trophiques ou hormonaux, peut accentuer sa dominance. Une sortie simultanée des soies sur les 2 épis ou une sortie plus précoce de celles de l'épi inférieur doit donc favoriser le développement des 2 épis. Ce caractère se rencontre effectivement chez les génotypes dits prolifiques. Cependant, il ne semble pas suffisant : le génotype « normal » utilisé dans l'expérience I montre une quasi-simultanéité de sorties des soies sur les 2 épis, supérieur et inférieur, mais conduit à un faible pourcentage de plantes à 2 épis.

L'effet défavorable de la suppression de certaines feuilles, déjà observé par BAUMAN (1960), montre un rôle possible du niveau de la source, de la quantité disponible des produits (offre) de la photosynthèse après la fécondation. Une limitation dans la source accroîtrait la « dominance » de l'épi supérieur. Avec une source non limitante, les génotypes prolifiques seraient aptes à développer 2 épis. Peut-être même auraient-ils une « offre » supérieure (par suite d'un transport plus efficace, ou d'une surface foliaire plus importante). A l'extrême, quelle que soit l'offre, certains génotypes normaux, par suite d'une dominance apicale très forte (d'origine hormonale ou trophique), pourraient ne développer que l'épi supérieur.

Différentes expériences tendent à montrer un effet de l'offre avant la floraison. Les études que nous avons réalisées des effets de densité ou des effets de bordure (tabl. 9 et 10) permettent de penser qu'une quantité de

TABLEAU 9

Effets du génotype, de la densité et effet de bordure sur le pourcentage de plantes à 2 épis. Faible densité : plantes à 30 cm × 80 cm, forte densité : plantes à 15 cm × 80 cm.

Effects of genotype, of density and border effect on the percentage of two-eared plants. Low density : plants at 30 cm × 80 cm, high density : plants at 15 cm × 80 cm.

Traitement N° plante de bordure (*)	Faible densité		Forte densité	
	Prolifique	Normal	Prolifique	Normal
1	63,6 %	9,1 %	43,9 %	7,7 %
2	68,2 %	10 %	47,5 %	5,3 %
3	58,1 %	2,3 %	28,9 %	0

(*) Le numéro d'une plante (1, 2, 3) représente sa position par rapport à une allée d'1 m.

(*) Number of a plant (1, 2, 3) shows its rank from a one-meter alley.

TABLEAU 10

Effet de la bordure sur le pourcentage de plantes à 2 épis en fonction de leur position sur la ligne par rapport à une allée d'un mètre (les plantes étant espacées de 15 cm sur la ligne, avec 80 cm entre lignes).

Border effect on the percentage of two-eared plants according to their rank in the row from a one-meter alley (spacing 15 cm in the row with 80 cm between rows).

Génotype	Plantes			
	1	2	3	Centrales
Semi-prolifique précoce	41,2 %	38 %	25 %	23,4 %
Prolifique tardif	83,6 %	62,2 %	52,2 %	53,6 %

lumière plus importante, reçue par un maïs à tendance prolifique, favorise le développement de 2 épis. Par contre, le génotype normal n'a que très faiblement réagi aux variations de densité.

Les travaux de PRINE (1971) permettent de préciser que c'est la quantité de lumière reçue juste avant la floraison qui influence fortement le taux de formation de 2 épis avec un semis à densité normale pour la production de grain (la suppression d'une plante sur deux juste avant la floraison conduit au même taux de plantes à 2 épis qu'un semis à densité 2 fois plus faible). Cette réaction rappelle la crise du tallage étudiée par GILLET *et al.* (1969) chez les graminées fourragères.

Une meilleure utilisation de la lumière peut donc conduire à un taux plus élevé de plantes à 2 épis. Il est remarquable, de ce point de vue, que les génotypes prolifiques résistent mieux à l'ombrage par suite d'une activité nitrate réductase plus élevée (MULLER, 1974 ; BRANLARD, 1976 ; BOYAT & ROBIN, 1977).

Il est possible que la dominance de l'épi supérieur soit aussi influencée avant la fécondation, par une dominance apicale de la panicule : la floraison mâle contribuerait à ce phénomène par suite d'une demande d'énergie importante pour la production de pollen. Nos essais suppression de la panicule n'ont rien montré ; la suppression était peut-être trop tardive (à la floraison ou juste avant) et le principal facteur limitant était peut-être ailleurs.

Différentes observations tendent cependant à montrer le rôle de la floraison mâle : SANFORD *et al.* (1965) observèrent bien que les plantes mâles-stériles forment plus d'épis par plante. Selon HALLAUER (1972), la prolificité est augmentée si la dominance apicale de la panicule est diminuée. De même, le taux de stérilité femelle est diminué par castration des plantes en floraison (GROGAN, 1956 ; DUVICK, 1958 ; SCHWANKE, 1965). Enfin, le fait que les maïs prolifiques en épis ont souvent une panicule de masse proportionnellement plus faible que celle des maïs normaux permet de penser qu'ils auraient une dominance apicale plus faible de la panicule (BERTIN *et al.*, 1976).

L'hypothèse d'une dominance hormonale ou trophique de l'épi supérieur semble donc pouvoir expliquer les résultats obtenus par le décalage des fécondations et l'effeuillage des plantes selon les génotypes et être cohérente avec d'autres résultats déjà connus.

2) Production des 2 épis et relation avec le pourcentage de plantes à 2 épis

L'examen de la production des 2 épis montre en général une assez grande stabilité de l'épi supérieur et, au contraire, une grande sensibilité, à des facteurs contrôlés ou non, de l'épi inférieur. C'est une preuve supplémentaire de la priorité, de la dominance de l'épi supérieur.

Dans l'expérience I, pour les génotypes prolifique et semi-prolifique, la production des 2 épis est d'ailleurs peu affectée par le décalage entre leur date de fécondation (tabl. 3). Pour le génotype normal, bien que non significatifs, les résultats sont cohérents avec l'hypothèse d'une dominance trophique : le meilleur équilibre entre les 2 épis est obtenu lorsque l'épi inférieur est fécondé en premier. De plus, pour ce génotype, la corrélation entre les 2 épis est négative de façon significative. La réaction à tendance inverse du génotype prolifique vient du fait que la production des épis semble avoir été déterminée par leur âge au moment de la fécondation : les soies des 2 épis apparaissant sensiblement au même moment, lorsqu'un épi est fécondé en second, il est plus « âgé » que celui fécondé en premier ; il doit donc avoir un plus grand nombre de soies sorties et donc un plus grand nombre d'ovules fécondés. C'est un autre élément en faveur de l'indépendance (ou de l'équivalence) des épis développés chez ce génotype.

Ainsi, le meilleur équilibre entre les épis, bien connu chez les maïs prolifiques, n'apparaît pas seulement dû à une simultanéité de sortie des soies de ces 2 épis (ou à une sortie plus précoce de celles de l'épi inférieur), mais aussi à une certaine indépendance dans la répartition des produits de la photosynthèse. TSOTSIS (1972), par l'utilisation du carbone marqué, l'a d'ailleurs montré. Chez le maïs normal, l'épi supérieur serait toujours prioritaire et sa dominance serait d'autant plus forte que la source serait limitée. « L'offre » des prolifiques peut aussi être plus importante ce qui limite la compétition entre les épis.

Les mécanismes en cause pour expliquer l'équilibre entre les 2 épis sont-ils les mêmes que ceux qui contrôlent le développement de 2 épis ? Si oui, il devrait y avoir une corrélation due aux traitements, pour un génotype donné, entre le pourcentage de plantes à 2 épis et la production de l'épi inférieur. C'est effectivement le cas pour l'essai effeuillage (expérience III), $r = 0,74^{**}$ et pour l'essai fécondation 1980 (expérience II), $r = 0,62^*$.

L'expérience I ne révèle aucune corrélation, le facteur essentiel de variation étant le décalage entre les fécondations (il y a une tendance pour le génotype normal). En fait,

l'examen des résultats de l'expérience II montre que la corrélation est due à l'effet de l'effeuillage. Avec une source limitante, les 2 phénomènes réagiraient de la même façon à une variation de la source. Par contre, pour une source donnée, ou moins limitante (cas de la 1^{ère} expérience), les 2 phénomènes pourraient être indépendants.

Ces 2 phénomènes apparaissent donc comme le résultat de l'équilibre « offre » et « demande » pour l'épi inférieur. Mais, l'offre et la demande étant susceptibles de varier au cours du temps à partir de la fécondation, par suite de changement de milieu, de régulation génétique différente, ils ne seront pas nécessairement corrélés.

Deux phases essentielles doivent d'ailleurs être distinguées après la fécondation : une phase de latence pendant laquelle il peut y avoir un avortement non visible et une phase d'accumulation d'amidon dans le grain. L'avortement précoce apparaît comme un phénomène à seuil : il n'y a pas d'intermédiaire entre l'absence de développement de l'épi inférieur et un certain développement de celui-ci. Il est d'ailleurs remarquable que quels que soient le génotype et le traitement, c'est toujours l'épi inférieur qui avorte quand il y a avortement. Cet avortement pourrait être le résultat d'une demande instantanée trop forte par rapport aux disponibilités.

B. Effet de la nature de la fécondation

1) Pourcentage de plantes à 2 épis

L'expérience I a mis en évidence une différence entre l'autofécondation et le croisement sur l'épi inférieur, en défaveur de l'autofécondation, en moyenne pour les 2 génotypes prolifique et semi-prolifique et, de façon plus nette, pour la moyenne de ces 2 génotypes lorsque l'épi supérieur est fécondé en second avec de l'autopollen (tabl. 2). Tout se passe comme si la probabilité de développement de grains après fécondation sur l'épi inférieur était plus forte en croisement qu'en autofécondation.

L'expérience II tend à confirmer la différence de comportement de l'allopollen et de l'autopollen, mais cette fois-ci par une réaction de l'épi supérieur. Pour les traitements avec suppression de 2 feuilles, comparables à la 1^{ère} expérience, le croisement sur l'épi supérieur tend à être plus défavorable que l'autofécondation.

Il faut être très prudent dans l'interprétation de ces résultats ; des confusions d'effets peuvent exister : nature du pollen, quantité de pollen, stade de fécondation. Cependant, les résultats des 2 expériences sont difficiles à expliquer en termes de différence de quantité de pollen ou de stade de fécondation. Les hypothèses d'équilibre offre-demande, émises précédemment, en permettent une interprétation unitaire.

Pour la 1^{ère} expérience, sur l'épi inférieur, il y aurait une résistance plus grande des grains issus de croisement à la « dominance » de l'épi supérieur. La fécondation avec de l'allopollen serait plus rapide et l'appel des photosynthétats vers le grain plus important. Dans la 2^{ème} expérience, le croisement sur l'épi supérieur accroîtrait la dominance de celui-ci par rapport à l'autofécondation ; il en résulterait un taux d'avortement précoce plus important. Le fait que, dans la 1^{ère} expérience, ce soit surtout l'épi inférieur qui ait réagi à la nature de la fécondation alors que, dans la seconde, c'est l'épi supérieur, pourrait signifier une dominance plus forte de l'épi supérieur dans la seconde, due à des conditions plus défavorables, limitant la disponibilité en photosynthétats au moment de la fécondation (ou juste après).

Cet effet de l'allopollen par rapport à l'autopollen serait bien cohérent avec l'effet connu de la sélection naturelle chez les plantes allogames : l'allopollen germe en général plus vite que l'autopollen (OTTAVIANO *et al.*, 1980). De plus, l'existence d'une vigueur hybride précoce juste après la fécondation (WANG, 1947) expliquerait une demande plus importante, à un moment donné, des grains issus de croisement par rapport à ceux issus d'autofécondation.

2) Production de deux épis

Pour la production des 2 épis selon la nature de la fécondation, les résultats de la 2^{ème} expérience pour le génotype prolifique sont identiques à ceux de la 1^{ère} expérience pour le génotype semi-prolifique avec fécondation en premier de l'épi supérieur : il y a un effet favorable de l'autofécondation de l'épi inférieur sur la production de cet épi et un effet favorable du croisement de l'épi inférieur sur la production de l'épi supérieur.

Ces résultats montrent assez nettement une interaction entre les 2 épis, due à la nature de la fécondation, que l'hypothèse d'une quantité plus faible de pollen en autofécondation qu'en croisement est insuffisante à expliquer. De plus, il n'apparaît pas de correspondance due à la nature de la fécondation entre le pourcentage de plantes à 2 épis et la production de l'épi inférieur.

De tels effets semblent encore pouvoir s'interpréter en terme d'offre et de demande. Si, à un moment donné, la demande est supérieure à l'offre, c'est l'épi supérieur qui sera prioritaire. Ainsi, le croisement sur l'épi inférieur (par rapport à l'autofécondation) augmenterait la demande d'où, avec une offre limitée, une production plus faible de celui-ci et une production peu affectée de l'épi supérieur. De plus, l'autofécondation elle-même peut agir de façon favorable sur la production de l'épi inférieur par la création d'une demande plus progressive. Par suite de compensation entre la production de l'épi supérieur et celle de l'épi inférieur, il pourrait en résulter un effet défavorable sur la production de l'épi supérieur.

Des conditions plus défavorables dans la 2^{ème} expérience — limitant la source et accentuant donc la priorité de l'épi supérieur — expliqueraient que ces effets soient observés alors même que l'épi inférieur est fécondé en premier. L'hypothèse d'une source plus limitée dans la 2^{ème} expérience a déjà été évoquée pour expliquer, par rapport à la 1^{ère}, l'effet de la nature de la fécondation sur le pourcentage de plantes à 2 épis. Le déficit hydrique a été effectivement plus marqué après la floraison en 1980 qu'en 1979.

V. CONCLUSIONS

Les expériences réalisées ont mis en évidence quelques facteurs influençant la « dominance » de l'épi supérieur en conditions de fécondation artificielle. Cette dominance a été très forte pour du matériel « normal », mais elle est aussi apparue pour du matériel dit prolifique. La fécondation en premier de l'épi inférieur permet de la diminuer : il en résulte une plus grande proportion de plantes à 2 épis et un meilleur équilibre entre les épis. L'effeuillage accentue cette dominance : il a un effet négatif sur le taux des plantes à 2 épis et sur la taille de l'épi inférieur. Ce sont les feuilles des épis et celles situées juste au-dessus qui semblent jouer un rôle important. Une limite dans la « source », ou la non-satisfaction d'une certaine demande, apparaît comme une des causes d'avortement précoce de l'épi inférieur.

Un certain effet de la nature de la fécondation, autofécondation ou croisement, a été mis en évidence ; compte tenu de la confusion possible de différents types d'effets avec la nature du pollen, il est à considérer avec beaucoup de prudence. Il tend toutefois à montrer que les interactions entre les épis peuvent dépendre de la nature du pollen et il est tout à fait cohérent avec un avantage de l'allopollen par rapport à l'autopollen dans la vitesse de fécondation ainsi qu'avec l'existence possible d'un hétérosis précoce.

D'un point de vue pratique, pour réaliser autofécondation et croisement sur une même plante avec des génotypes ayant tendance à développer au moins 2 inflorescences femelles, il faut féconder d'abord l'épi inférieur, puis, 2 à 3 j après (ou plus si possible), l'épi supérieur, en évitant de supprimer les feuilles des épis au moment de la fécondation. Il semble difficile de conclure s'il faut réaliser croisement ou autofécondation sur l'épi inférieur. Pour avoir le taux maximum de plantes à 2 épis, un avantage existe toutefois en faveur du croisement sur l'épi inférieur ; ce mode de fécondation semble aussi permettre un meilleur équilibre entre les 2 épis.

Du point de vue physiologique, la dominance de l'épi supérieur apparaît comme un caractère assez complexe. Au cours de la transformation du maïs réalisée par l'homme, de la « forme » téosinte — à nombreux petits épis — à la forme actuelle (BEADLE, 1980), la prolificité a été contre-sélectionnée et divers mécanismes concourant à la formation d'un seul épi ont dû être retenus. Aussi, pour aller plus loin dans l'analyse génétique de la prolificité en épis et peut-être pour mieux comprendre l'évolution du maïs, il importe de mieux identifier ces mécanismes.

Reçu le 24 février 1982.

Accepté le 23 juillet 1982.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Bauman L. F., 1960. Relative yield of first (apical) and second ears of semi-prolific southern corn hybrids. *Agron. J.*, 52, 2220-222.
- Beadle G. W., 1980. The ancestry of corn. *Science USA*, 242, 96-103.
- Bertin G., Panouille A., Rautou S., 1976. Obtention de variétés de maïs prolifiques en épis, productives en grain et à large adaptation écologique. *Ann. Amélior. Plant.*, 26, 387-418.
- Branlard G., 1976. *Sélection de maïs riche en protéines par l'activité in vivo de la nitrate-réductase*. Mémoire de fin d'études, ENSA Rennes. INRA Clermont-Ferrand, 97 p.
- Boyat A., Robin P., 1977. Relations entre productivité, qualité du grain et activité nitrate réductase chez les céréales. *Ann. Amélior. Plant.*, 27, 389-410.
- Duvick D. N., 1958. Yield and other agronomic characteristics of cytoplasmically pollen sterile corn hybrids, compared to their normal counterparts. *Agron. J.*, 50, 121-125.
- Gallais A., Vincourt P., Huguet L., 1981. Objectifs et critères de sélection du maïs fourrage. *Proc. X^{ème} Congrès Section Eucarpia Maïs Sorgho*. Montreux, Septembre 1982.
- Gillet M., Gallais A., Gachet J. P., 1969. Sur quelques aspects de la croissance et du développement de la plante entière de graminées en conditions naturelles : *Festuca pratensis*. II. La crise du tallage. *Ann. Amélior. Plant.*, 19, 151-167.
- Grogan C. O., 1956. Detasseling response in corn. *Agron. J.*, 48, 247-249.

- Hallauer A. A.**, 1972. Prolific corn hybrids and minimizing risk of stress. *Proc. 27th Annu. Corn and Sorghum Conf. Amer. Seed Trade Assoc.* 140-157.
- Harris R. E., Moll R. H., Stuber C. W.**, 1976. Control and inheritance of prolificacy in maize. *Crop Sci.*, 16, 843-850.
- Hunter R. B., Daynard T. B., Hume O. J., Tanner J. W., Curtis J. P., Kannenberg L. W.**, 1969. Effect of tassel removal on grain yield in corn. *Crop Sci.*, 9, 405-406.
- Kellerhals M.**, 1979. *Etude de la prolificité en épis chez le maïs.* Mémoire E.T.H. Institut für Pflanzenbau, Zurich. INRA, Lusignan, 78 p.
- Muller J. P.**, 1974. *Mise au point d'un test précoce pour la sélection de maïs prolifiques en épis et de maïs à haute teneur en protéines. Amélioration du maïs par la création d'hybrides prolifiques en épis.* Mémoire de fin d'Etudes, ENSA Montpellier, INRA Montpellier, 77 p.
- Ottaviano E., Sari-Gorla M., Mulcahy D. L.**, 1980. Pollen tube growth rates in *Zea mays*. Implications for genetic improvement of crops. *Science*, 210, 437-438.
- Philippe F.**, 1980. *Contribution à l'étude de la prolificité en épis chez le maïs.* D.E.A., E.N.S.A., Montpellier, INRA, Lusignan, 94 p.
- Prine G. M.**, 1971. A critical period for ear development in maize. *Crop Sci.*, 11, 782-786.
- Prior C. L., Russel W. A.**, 1975. Stability of yield performance of non prolific and prolific maize hybrids. *Iowa State J. Res.*, 50, 17-27.
- Prior C. L., Russel W. A.**, 1976. Effect of non pollination of first or second ears of non prolific and prolific maize hybrids. *Crop Sci.*, 16, 305-307.
- Sanford J. C., Grogan C. O., Jordan H. V., Sarvella R. A.**, 1965. Influence of male sterility on nitrogen utilization in corn. *Agron. J.*, 57, 580-583.
- Schwanke R. K.**, 1965. *Alteration of reproductive attribute of corn varieties by population and detasseling.* Ph. D. Thesis. Iowa St. Univ., 144 p. (*Diss. Abstract* 26, 4921).
- Tsotsis B.**, 1972. Objectives of Industry breeders to make efficient and significant advances in the future. *Proc. 27th annual Corn and Sorghum Conf. American Seed Trade Association*, 93-107.
- Wang Fu-Hsiung**, 1947. Embryological development of inbred and hybrid *Zea mays*. *Amer. J. Bot.*, 34, 113-125.