Variations du nombre de grains chez différents génotypes de maïs

Maurice DERIEUX, Raymond BONHOMME*, Jean-Benoît DUBURCQ, Françoise RUGET*

I.N.R.A., Laboratoire de Génétique et d'Amélioration des Plantes

(*) Laboratoire de Bioclimatologie, Estrées-Mons-en-Chaussée, F 80200 Péronne

RÉSUMÉ

Le nombre de grains par épi a été étudié chez 8 hybrides de maïs pendant 3 ans, avec des semis échelonnés et, à chaque semis, présence ou non de mulch plastique (au total 22 conditions différentes).

Pour un génotype donné, le nombre de rangs est très peu influencé par le milieu et ne varie pas entre la floraison et la maturité.

Le nombre de grains par rang n'est pas aussi étroitement lié à la précocité que le nombre d'ovules.

Pour un génotype donné, la variation du nombre de grains par rang est reliée essentiellement au nombre d'ovules présents à la floraison pour $F7 \times F2$ et $W629A \times F2$ (types corné et corné-denté) ou au poids sec de la plante à la floraison pour $W64A \times F546$ et $WH \times WJ$ (type denté). La température durant les différentes phases de développement n'a pas d'influence sauf pour $W64A \times F546$.

Mots clés additionnels : Croissance, développement, température.

SUMMARY

Variation in kernel number in various maize hybrids.

The grain yield of a maize crop is mostly determined by number of kernels, consequently by kernel number per ear. The kernel number per ear was studied on 8 maize hybrids in 22 different environmental conditions (3 years, many dates of sowing, use of plastic mulch). Row number was not modified by environmental conditions and did not vary from silking to maturity. Kernel number per row was less related to earliness than ovule number. The genotype mean varied from 300 for $F7 \times F2$ to 480 for $W64A \times F546$. The environmental effect was smaller than the genotype effect but was significant. Among genotypes, variation in kernel number was essentially explained by ovule number at silking for $F7 \times F2$ and $W629 \times F2$ (flint and flint-dent types) and by dry matter weight of the plant at silking for $W64A \times F546$ and $WH \times WJ$ (dent types). Temperature during different development stages did not affect grain number per row (except for $W64A \times F546$).

Additional key words : Growth, development, temperature.

I. INTRODUCTION

Les différences de production de matière sèche totale entre génotypes de maïs et pour des semis faits en différentes conditions peuvent être reliées à l'énergie solaire utile à la photosynthèse interceptée par le couvert végétal sur les cycles de végétation considérés (BONHOMME *et al.*, 1982). Mais les productions en grains semblent plus difficiles à mettre en relation avec les phénomènes de photosynthèse, et donc avec la production de matière sèche de la culture, comme le montrent les nombreuses discussions sur les relations « source-puits » (TOLLENAAR, 1977). Cependant, en conditions hydriques peu limitantes, il apparaît que les différences de production en grain sont dues essen-

tiellement à la variation du nombre de grains par plante (BOIFFIN *et al.*, 1976 ; DERIEUX, 1978).

La variation du nombre de grains observée a 2 origines : le génotype et le milieu. Nous proposons donc dans ce travail d'étudier les variations du nombre de grains chez différents génotypes, semés en zone septentrionale, à différentes dates et avec, dans certains cas, un mulch plastique destiné à accélérer le développement de la culture. La variation observée dans les nombres de grains sera mise en relation avec les conditions de milieu (température essentiellement) mais aussi avec les caractéristiques de la plante à floraison (nombre d'ovules, poids sec, nombre de feuilles) ou au cours de son cycle (durée de différents stades). La comparaison de différents génotypes permettra de

mettre en évidence d'éventuelles différences de comportement dans la détermination du nombre de grains.

II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les essais ont été réalisés à Péronne (latitude 50° N, longitude 3° E, altitude 85 m) en 1979, 1980 et 1981. Une présentation détaillée des matériels et méthodes de ces essais a déjà été faite par ailleurs (DUBURCQ *et al.*, 1983), rappelons seulement les caractéristiques des génotypes :

- F7 × F2 : hybride simple, très précoce, corné
- WH × WJ : hybride simple, précoce, denté
- W629A × F2 (BIP) : hybride simple cultivé, précoce, corné-denté
- (F7 × F2) F230 (HTV216) : hybride 3 voies, cultivé, précoce, corné-denté, grain riche en protéines
- LG 11 : hybride 3 voies, très cultivé, précoce, corné-denté
- F478 × F564 (HS 222) : hybride simple, précocité moyenne, à tendance prolifique
- W64A × F546 (INRA 508) : hybride simple, cultivé, tardif, denté
- P.T. : hybride expérimental comparable à INRA 508 avec une tendance à la prolificité
- B73 × Mo17 (noté BMo) : hybride simple, très tardif, représentatif des zones de culture du Corn-Belt américain.

Les notations de nombre de grains ont été faites sur l'épi principal, bien après la floraison mais avant maturité, sur 3 répétitions de 10 plantes. Ce nombre

	1 ^{re} date de semis 1st date of sowing	
	2 ^e date	Bloc 1
sans plastique without plastic mulch	avec plastique with plastic mulch	

Figure 1

*Disposition des essais sur le terrain.
Experimental design.*

est le produit du nombre de rangs par le nombre de grains par rang.

Compte-tenu du dispositif utilisé (fig. 1) et en particulier du fait que les traitements mulch plastique sont groupés sur le terrain, la décomposition de la variance par année (tabl. 1) a été faite de la façon suivante (P. VINCOURT, comm. pers.) :

$$Y_{ijkl} = m + a_i + b_j + \theta_{ij} + E_{ij} + f_{ijk} + g_l + r_{il} + t_{jl} + U_{jil} + Z_{ijkl}$$

i = traitement mulch : terrain nu ou couvert de plastique

j = date de semis

k = bloc pour une date de semis avec ou sans mulch plastique = bloc/mulch × date

l = génotype.

L'interaction mulch × date (θ_{ij}) ne peut être distinguée de l'erreur (E_{ij}) par rapport à laquelle on teste les effets sol et date. Cependant en raisonnant sur l'importance du carré moyen mulch × date vis-à-vis des carrés moyens résiduels et bloc/mulch × date, on

TABLEAU 1

Variations du nombre de grains chez différents génotypes pour différentes années et conditions de semis : avec (Pl) ou sans (Nu) mulch plastique.

Variations in kernel number for various genotypes, different years and sowing conditions : with (Pl) or without (Nu) plastic mulch.

Année-Year	1979										1980						1981						1979-1980-1981			
Date de semis	10/4		25/4		2/5		14/5		1/6		9/4		6/5		4/6		7/4		29/4		2/6		Moyenne écart-type coefficient de variation			
Mulch plastique	Pl	Nu	Pl	Nu	Pl	Nu	Pl	Nu	Pl	Nu	Pl	Nu	Pl	Nu	Pl	Nu	Pl	Nu	Pl	Nu	Pl	Nu				
Génotypes																										
F7 × F2			315	304	285	309	342	312	319	302	276	257	305	242	308	290	325	267	297	323	330	316	301	25	8,2	
WH × WJ	346	322	357	318	341	319	324	282	323	185	267	357	299	353	343	338	381	407	392	371	387	383	336	48	14,3	
BIP	361	366	357	376	358	323	396	304	404	334	276	268	298	276	316	343	346	318	349	335	382	343	338	37	10,9	
INRA 508	502	467	507	446	505	454	505	499		412	470	424	441	371	462	455	567	493	528	503	511	528	478	44	9,1	
HS 222	367	369	365	361	399	377	381	373	378	334	309	331	327	342	393	367	380	399	365	387	434	380	369	37	7,4	
LG 11	383	397	380	396	375	410	409	369	412	379	334	327	341	376	405	398							381	26	6,8	
BMo	377	253	448	253	411	347	443	128	300		505	524	517	519	466	465							397	115	28,9	
P.T.			345	450	374	423	382	424	414	288	388	374	388	376	441	387							390	40	10,2	
HTV 216	395	404	380	395	382	363	395	363	430	364													387	20	5,2	

	1979				1980				1981				Années confondues					
	C.M. (M.S.)		D.L. (D.F.)		F.		C.M.		D.L.		F.		C.M.		D.L.		F.	
Mulch	50 403		1		7,4		793		1		1,0		5 413		1		5,5	
Date de semis	2 785		4		0,4		12 770		2		15,6		1 486		2		1,5	
Mulch × date	6 784		4				819		2				992		2			
Blocs dans mulch × date	2 123		20				641		12				539		12			
Génotype	74 596		8		44,5***		97 474		7		99,6***		114 371		4		166,3***	
Génotype × mulch	12 495		8		7,4***		3 555		7		3,6**		865		4		1,3	
Génotype × date	3 053		32		1,8*		2 962		14		3,0***		819		8		1,2	
Génotype × mulch × date	7 440		32		4,4***		1 272		14		1,3		2 020		8		2,9**	
Erreur	1 677		160				979		84				688		18			

peut penser que les termes θ_{ij} (interaction « vraie » sol $\times$ date) ne sont pas nuls.

L'analyse de variance « années confondues » considère les 22 conditions de croissance différentes (année, date, mulch) comme des blocs.

Dans l'analyse de variance on a pris pour les données manquantes (semis du 10-4-1979) les résultats correspondant aux conditions de milieu les plus proches pour le génotype donné.

Les astérisques : *, **, ***, indiquent une différence ou une corrélation significative au seuil 0,05 ; 0,01 ; 0,001 respectivement.

III. RÉSULTATS ET DISCUSSION

A. Variations du nombre de grains

Les résultats des divers semis pour les différents génotypes sont donnés dans le tableau 1. La variation due au milieu est comparable pour tous les génotypes (coefficient de variation de 7 à 14 p. 100), à l'exception de B73 $\times$ Mo17 vraiment trop tardif pour la zone de culture. Il est à noter que cette variation dans les nombres de grains est voisine de celle des nombres d'ovules à floraison (c.v. : 8,1 à 10,3 p. 100) (BONHOMME *et al.*, 1983). Les différences génotypiques sont importantes (de 300 pour F7 $\times$ F2 à 480 pour W64A $\times$ F546) mais beaucoup moins reliées à la précocité ($r = 0,63^*$) que le nombre d'ovules.

L'analyse de variance met toujours nettement en évidence l'effet génotypique, mais beaucoup moins

l'influence du milieu : date de semis, année, présence de mulch. Il peut être intéressant pour faciliter la compréhension de la détermination du nombre de grains d'étudier séparément le nombre de rangs et le nombre de grains par rang. RUGET & DUBURCQ (1983) ont montré que le nombre de rang d'ovules était fixé très tôt après le début de différenciation de l'épi. Par contre, le nombre de grains par rang n'est fixé qu'après la floraison.

B. Variations du nombre de rangs de l'épi

Les résultats sont donnés dans le tableau 2. La variation due aux conditions de milieu est très faible alors que les différences génotypiques sont nettes. Ce même tableau montre que le nombre de rangs de l'épi n'est pas significativement différent du nombre de rangs d'ovules à floraison.

C. Variations du nombre de grains par rang

Si l'on considère l'ensemble des données du tableau 1 sans distinguer les génotypes, le nombre de grains par rang, comme le nombre total de grains, varie essentiellement en fonction de la précocité et des caractéristiques liées à celle-ci : nombre de feuilles, durée levée-floraison, ...

Par contre, si l'on fait les corrélations environnementales hybride par hybride entre le nombre de grains, d'une part, et le nombre total de feuilles, les durées de phase, la température aux différentes périodes, le poids sec à la floraison ou le nombre d'ovules

TABLEAU 2
Variations du nombre de rangs de l'épi de divers génotypes cultivés en différentes conditions.
Row number variations for various genotypes grown in different environmental conditions.

Génotypes	F7 $\times$ F2	WH $\times$ WJ	BIP	INRA 508	HS 222	LG 11	BMo	P.T.
Moyenne	11,6	11,8	13,8	14,9	12,8	12,8	14,6	12,9
Ecart-type (1)	0,5	0,5	0,4	0,4	0,3	0,3	0,5	0,6
Coefficient de variation (%)	4,2	3,8	2,3	2,9	2,4	2,6	3,8	4,5

Analyse de variance pour 3 années sur 5 génotypes.
Analysis of variance for 3 years and 5 genotypes

Facteur	C.M. (M.S.)	D.L. (D.F.)	F
Génotype	44,0	4	238,9***
Milieu	0,3	21	1,4
Erreur	0,2	84	

Rapports nombre de rangs de l'épi/nombre de rangs d'ovules.
Kernel row number/ovule row number.

Génotypes	F7 $\times$ F2	WH $\times$ WJ	BIP	INRA 508	HS 222	LG 11	BMo	P.T.
Moyenne (%)	101,6	99,3	100,2	100,6	100,7	99,8	99,3	99,3
Ecart-type S.D. (1)	5,9	3,5	2,8	3,6	3,9	3,2	3,8	6,6

(1) Ecart-type des moyennes pour chaque condition de milieu.

TABLEAU 3
Coefficients de corrélation entre le nombre de grains par rang et différentes variables, chez divers génotypes.
Correlation coefficients between kernel number per row and different variables for various genotypes.

	F7 × F2	WH × WJ	W629A × F2	W64A × F546	Nbre de données
(1)					
Température sol levée-différenciation femelle Mean soil temperature from emergence to female differentiation	- 0,22	0,04	- 0,12	- 0,50	10
Température air différenciation femelle-floraison Mean air temperature from female differentiation to silking	0,40	0,45	0,53	0,68*	10
Température air de la décade précédant la floraison Mean air temperature for ten days before silking	- 0,07	0,00	- 0,17	0,18	20
Température air de la décade suivant la floraison Mean air temperature for ten days after silking	- 0,29	- 0,17	- 0,38	0,58**	20
Durée levée-floraison (2) Time from emergence to silking	- 0,25	0,04	- 0,25	0,17	20
Durée différenciation femelle-floraison Time from female differentiation to silking	- 0,37	- 0,67*	- 0,57	0,69*	10
Nombre de feuilles total Total leaf number	0,60*	0,64**	0,51*	0,14	14
Poids sec à floraison Dry matter weight at silking time	0,36	0,53*	0,47*	0,62**	20
Nombre d'ovules à floraison Ovule number at silking time	0,77**	0,25	0,61**	0,48*	20

(1) Température moyenne.

(2) En jours.

à la floraison, d'autre part (tabl. 3), on constate que les mêmes corrélations n'existent pas chez tous les hybrides. Ces corrélations n'ont été faites que pour les 4 hybrides pour lesquels nous disposions de l'ensemble des observations.

Selon les génotypes, les meilleures corrélations sont trouvées avec le nombre d'ovules à la floraison (F7 × F2, W629A × F2), avec le poids sec à la floraison (W64A × F546, WH × WJ, W629 × F2), avec le nombre total de feuilles (WH × WJ, F7 × F2) et

Figure 2

Différence de comportement entre F7 × F2 et WH × WJ pour le nombre de grains en fonction du nombre d'ovules par rang (1) et pour le rapport nombre de grains/nombre d'ovules par rang en fonction du poids à la floraison/nombre d'ovules (2).

Behaviour differences between F7 × F2 and WH × WJ, concerning kernel number related to ovules number per row (1) and the ratio kernel number/ovule number per row related to dry matter weight at silking/ovule number (2).

avec les durées de phases (ou températures avant et après floraison) : WH $\times$ WJ, W64A $\times$ F546.

Une tendance semble se dégager : le facteur le plus important pour la détermination du nombre de grains est le nombre d'ovules présents à la floraison pour F7 $\times$ F2 et W629 $\times$ F2 (type corné et corné-denté), le poids sec à la floraison pour W64A $\times$ F546 et WH $\times$ WJ (type denté). A noter que, pour ces 2 derniers génotypes, le rapport (nombre de grains par rang)/(nombre d'ovules par rang) est très bien relié au rapport (poids sec à floraison)/(nombre d'ovules par rang) : $r = 0,63^{**}$ et $0,64^{**}$. La figure 2 illustre, en ne considérant que les semis en terrain nu, le comportement très différent de 2 génotypes pour la détermination du nombre de grains.

Bien qu'il ne soit pas possible de faire des comparaisons strictes, la liaison qui existe dans certaines de nos observations entre nombre de grains et matière sèche à la floraison est à relier aux travaux de HAWKINS & COOPER (1981) sur les relations entre nombre de grains et accroissements de poids avant floraison. La disponibilité en assimilats avant floraison dans la détermination du nombre de grains est aussi mis en évidence dans les relations entre pourcentage de fécondation et teneur en sucres de la tige (WILLIAMS *et al.*, 1968 ; IWATA, 1975).

L'originalité de notre travail est de mettre en évidence des différences de comportement très nettes entre génotypes. Ce qui a des conséquences importantes sur la détermination des objectifs de sélection.

Les corrélations observées sont rarement très fortes, ce travail doit donc être poursuivi pour préciser, selon les génotypes, la transformation précise de l'ovule en grain et les raisons qui peuvent mettre fin à cette évolution. La fécondation peut ne pas avoir lieu pour diverses raisons : ovules non fonctionnels, non sortie des soies, soies non fonctionnelles, durée trop grande entre fécondation des grains de la base et sortie des dernières soies (problèmes de dominance hormonale). Les grains peuvent avorter après fécondation pour des raisons de compétition purement trophique ou liées à des relations hormonales (gradient sur l'épi). Ces relations entre grains du même épi peuvent être comparées aux relations entre épis d'une même plante (GALLAIS *et al.*, 1982).

Ces observations donnent des informations intéressantes sur les relations source-puits. Il existe une source et un puits potentiels déterminés génétiquement. Les conditions de milieu permettent toujours la réalisation du « nombre de rangées d'ovules » potentiel. Chez un génotype comme F7 $\times$ F2, la source potentielle serait limitée génétiquement, le milieu permettrait toujours plus ou moins sa réalisation, le nombre d'ovules (taille du « puits ») s'ajusterait alors à l'efficacité de la source foliaire réalisée. Chez WH $\times$ WJ ou W64A $\times$ F546 (type denté), la « source foliaire » potentielle est plus importante et plus difficile à réaliser, et l'ajustement définitif de la taille du puits ne se ferait qu'à partir de la transformation des ovules en grains.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

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 conditions céréalières »*, 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. Paris, série III*, 294, 393-398.

Bonhomme R., Derieux M., Duburcq J.-B., Ruget F., 1984. Variations in ovule number at silking in various corn genotypes. *Maydica*, XXIX, 101-107.

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.

Duburcq J.-B., Bonhomme R., Derieux M., 1983. Durée des phases végétative et reproductrice chez le maïs. Influence du génotype et du milieu. *Agronomie*, 3 (10), 941-946.

Gallais A., Kellerhals M., Philippe F., 1982. Etude des interactions entre épis chez le maïs. *Agronomie*, 2 (10), 995-1004.

Hawkins R. C., Cooper P. J. M., 1981. Growth, development and grain yield of maize. *Expl. Agric.*, 17, 203-207.

Iwata F., 1975. Ear barrenness of corn as affected by plant population. *Japan Agric. Res. Quartely*, 9, n° 1.

Ruget F., Duburcq J.-B., 1983. Développement reproducteur des bourgeons axillaires chez le maïs : stade de différenciation, nombre de fleurs. *Agronomie*, 3 (8), 797-807.

Tollenaar M., 1977. Sink-source relationships during reproductive development in maize. A review. *Maydica*, XXII, 49-75.

Williams W. A., Loomis R. S., Duncan W. G., Dovrat A., Nunez F., 1968. Canopy architecture at various population densities and the growth and grain yields of corn. *Crop Sci.*, 8, 303-308.