



AVERTISSEMENT

Ce document est le fruit d'un long travail approuvé par le jury de soutenance et mis à disposition de l'ensemble de la communauté universitaire élargie.

Il est soumis à la propriété intellectuelle de l'auteur. Ceci implique une obligation de citation et de référencement lors de l'utilisation de ce document.

D'autre part, toute contrefaçon, plagiat, reproduction illicite encourt une poursuite pénale.

Contact : ddoc-theses-contact@univ-lorraine.fr

LIENS

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 122. 4

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 335.2- L 335.10

http://www.cfcopies.com/V2/leg/leg_droi.php

<http://www.culture.gouv.fr/culture/infos-pratiques/droits/protection.htm>

136 02 86428

95 INPL 052 N

Académie de NANCY-METZ
INSTITUT NATIONAL POLYTECHNIQUE
DE LORRAINE

INRA - BORDEAUX
Unité d'Agronomie

[M] 1995 PLENET, D.

Service Commun de la Documentation
INPL
Nancy-Brabois

THÈSE

présentée pour l'obtention du titre

DOCTEUR

DE L'INSTITUT NATIONAL POLYTECHNIQUE DE LORRAINE

Spécialité "Sciences Agronomiques"

par

Daniel PLÉNET

FONCTIONNEMENT DES CULTURES DE MAÏS SOUS CONTRAINTE AZOTÉE

DETERMINATION ET APPLICATION D'UN INDICE DE NUTRITION

soutenue le 31 mai 1995 devant la commission d'examen composée de :

A. GUCKERT	Professeur à l'INPL-ENSAIA	Président
R. BONHOMME	Directeur de Recherches INRA	Rapporteur
G. LEMAIRE	Directeur de Recherches INRA	Rapporteur
J. F. LEDENT	Professeur à l'Université de Louvain (Belgique)	Examineur
Ph. GIRARDIN	Directeur de Recherches INRA	Examineur
P. CHASSIN	Directeur de Recherches INRA	Examineur
Ph. DESVIGNES	Ingénieur Service Technique AGPM	Examineur

SOMMAIRE

SOMMAIRE	3
RESUMES FRANÇAIS - ANGLAIS	7
REMERCIEMENTS	9

INTRODUCTION. Problématique de la fertilisation azotée du maïs. Objectifs de l'étude	11
---	-----------

CHAPITRE 1. MATERIELS ET METHODES

1.1 DISPOSITIFS EXPERIMENTAUX	19
1.1.1 Traitements expérimentaux	21
a) Effets doses d'azote	21
b) Effets des modalités d'apport	23
1.1.2 Caractéristiques des sites expérimentaux	23
a) Climat	23
b) Sol	25
c) Sites expérimentaux complémentaires	25
1.1.3 Conduite des essais	25
1.2 OBSERVATIONS ET MESURES	27
1.2.1 Sol	27
1.2.2 Plantes	28
a) Notation des stades	28
b) Prélèvements de plante pour les cinétiques d'accumulation de MS et d'azote	28
c) Dissection des plantes	29
d) Biomasse racinaire	29
e) Surface foliaire	30
f) Analyse de l'azote total	31
g) Détermination du rendement en grain et des composantes	32
h) Etude avec ¹⁵ N	32
1.3 TRAITEMENTS STATISTIQUES DES DONNEES	33

CHAPITRE 2. MODELISATION DE LA CROISSANCE POTENTIELLE DES CULTURES IRRIGUEES DE MAÏS EN AQUITAINE

Introduction	37
2.1 BASES THEORIQUES DU MODELE DE CROISSANCE POTENTIELLE	39
2.1.1 Bilan radiatif d'un couvert	39
2.1.2 Efficiences	39
2.1.3 Paramètres du modèle de croissance potentielle	40
2.2 INSTALLATION DU COUVERT FOLIAIRE	43
2.2.1 Phénologie	43
2.2.2 Phyllochrone	43
2.2.3 Evolution de la surface foliaire	45
2.2.4 Profils foliaires	47
<i>Synthèse</i>	49

2.3 CINÉTIQUES DE PRODUCTION DE BIOMASSE	51
2.3.1 Production de biomasse aérienne et vitesse de croissance	51
2.3.2 Cinétiques d'accumulation de matière sèche dans l'épi et remobilisation	53
2.3.3 Biomasse racinaire et rapport des biomasses racinaires et aériennes	55
<i>Synthèse</i>	59
2.4 ABSORPTION DU RAYONNEMENT SOLAIRE ET CONVERSION EN BIOMASSE	61
2.4.1 Absorption du rayonnement solaire utile à la photosynthèse	61
2.4.2 Conversion du rayonnement en biomasse	63
2.4.2.1 Conversion du rayonnement en biomasse aérienne	63
a) Variations du coefficient de conversion	63
b) Déterminations des valeurs du coefficient de conversion selon les périodes du cycle	63
c) Coefficient de conversion en biomasse épi	65
2.4.2.2 Conversion du rayonnement en biomasse totale	65
2.4.2.3 Discussion	67
2.4.2.4 Efficience de la conversion	69
2.4.3 Transformation en grains	71
<i>Synthèse</i>	73
Conclusion. Modèle de croissance potentielle	75

CHAPITRE 3. ELABORATION D'UN INDICE DE NUTRITION AZOTÉE SPECIFIQUE AU PEUPEMENT MAÏS

3.1 ETUDE BIBLIOGRAPHIQUE	79
3.1.1 Evolution des méthodes de diagnostic de la nutrition azotée d'un peuplement	79
3.1.2 Relation entre teneur en azote et croissance	80
3.1.3 Origines des variations de la teneur en azote en fonction de la croissance	81
a) Echelle de la plante	81
b) Echelle du couvert foliaire	82
3.1.4 Différences entre groupes métaboliques C ₃ et C ₄	82
3.1.5 Intérêt de la relation croissance-teneur en azote	83
3.1.6 Indice de nutrition	85
3.2 ELABORATION D'UN MODELE DE DIAGNOSTIC DE LA NUTRITION AZOTÉE SPECIFIQUE AU MAÏS	87
3.2.1 Cinétiques des teneurs et des quantités d'azote prélevées par les parties aériennes	87
3.2.2 Détermination des teneurs "critiques" en azote	87
3.2.3 Détermination des relations teneurs - croissance	93
3.2.3.1. Période levée - floraison femelle	93
a) Relation entre la teneur et la croissance du stade 10 feuilles à la floraison femelle	93
b) Relation entre la teneur en azote et la croissance du stade levée au stade 10 feuilles	93
3.2.3.2. Période floraison femelle - ensilage	95
a) Relation teneur des parties aériennes - biomasse aérienne en intégrant la période post-floraison	97
b) Relation teneur N épi - croissance épi	97
3.2.4 Validation de la relation critique teneur en azote - croissance du maïs	99
3.2.5 Indice de nutrition azotée	101
<i>Synthèse</i>	107

CHAPITRE 4. FONCTIONNEMENT DES CULTURES DE MAIS SOUS CONTRAINTE AZOTEE

Introduction	111
4.1 INSTALLATION DU COUVERT FOLIAIRE	113
4.1.1 Nombre de feuilles	113
4.1.2 Indice foliaire	113
4.1.3 Vitesse d'installation de la surface foliaire	115
4.1.4 Vitesse de sénescence du couvert foliaire	115
4.1.5 Surface des feuilles	117
<i>Synthèse</i>	119
4.2 ABSORPTION DU RAYONNEMENT SOLAIRE ET CONVERSION EN BIOMASSE	121
4.2.1 Absorption du rayonnement solaire utile à la photosynthèse	121
4.2.2 Conversion du rayonnement solaire en biomasse	123
a) Effet dose N	123
b) Effets des modalités d'apports	127
<i>Synthèse</i>	129
4.3 CINETIQUES DE PRODUCTION DE BIOMASSE	131
4.3.1 Production de biomasse aérienne et quantité de matière sèche épi	131
a) Effet des doses N	131
b) Effets des modalités d'apports	133
4.3.2 Vitesses de croissance (CGR)	135
4.3.3 Biomasse racinaire	136
<i>Synthèse</i>	139
4.4 COMPOSANTES DU RENDEMENT	141
4.4.1 Effets des quantités d'azote sur les composantes	141
4.4.1.1. Rendement-grain	141
4.4.1.2. Composantes du rendement	143
a) Nombre de grains/m ²	143
b) Poids moyen des grains	145
c) Détermination de valeurs caractéristiques	147
d) Relations entre le nombre de grains/m ² et la croissance	147
4.4.2 Effets du fractionnement des apports d'azote sur les rendements	149
4.4.3 Effets d'un apport correctif d'azote : possibilités de "récupération" du maïs	151
<i>Synthèse</i>	153
4.5 CINETIQUES DE PRELEVEMENT D'AZOTE	155
4.5.1 Effet de la fertilisation azotée sur les cinétiques de prélèvement d'azote	155
a) Cinétiques de prélèvement	155
b) Vitesses de prélèvement	157
4.5.2 Dynamique de prélèvement de l'azote "engrais" : étude avec ¹⁵ N	157
a) Coefficients Réels d'Utilisation des engrais	157
b) Proportion d'azote dans la plante issue de l'engrais (Ndff)	161
c) Cinétiques de prélèvement de l'azote engrais	161
4.5.3 Caractérisation des paramètres du bilan prévisionnel de la fertilisation	163
a) Quantité d'azote nécessaire pour produire une unité de production	163
b) Coefficient Apparent d'Utilisation (CAU) des engrais	163
c) Fournitures d'azote par le sol	163
d) Azote minéral dans le sol à la récolte du maïs	165
<i>Synthèse</i>	167

4.6 REPARTITION ET REMOBILISATION DES ASSIMILATS ET DE L'AZOTE DANS LA PLANTE	169
4.6.1 Effet de la fertilisation azotée sur la répartition des assimilats et de l'azote	169
4.6.2 Effet de la fertilisation azotée sur la remobilisation des assimilats et de l'azote	171
a) Remobilisation des assimilats	171
b) Remobilisation de l'azote	173
<i>Synthèse</i>	175
4.7 DETERMINATION D'UNE "DEMANDE CRITIQUE" EN AZOTE POUR LA CROISSANCE	177
4.7.1 Demande critique pour la croissance aérienne	177
a) Signification de la demande critique	177
b) Réserve d'azote dans les parties végétatives : signification biologique ?	177
c) Dynamique de prélèvement d'azote observée <i>in situ</i>	179
d) Quantification des flux d'azote par unité de production	181
4.7.2 Demande critique pour le remplissage de l'épi	183
<i>Synthèse</i>	185
Conclusion : Indice de nutrition azotée et indicateurs de fonctionnement	187

CHAPITRE 5. TECHNIQUES "RAPIDES" DE DIAGNOSTIC DU STATUT AZOTE DU MAIS

Introduction	191
5.1 DIAGNOSTIC FOLIAIRE	193
5.1.1 Teneur en azote de la feuille de l'épi selon les parties analysées	193
5.1.2 Teneur critique en azote dans la feuille de l'épi pour obtenir un rendement optimal	195
5.1.3 Relation entre les teneurs en azote dans la feuille de l'épi et l'indice de nutrition	195
5.2 TEST NITRATE PLANTE	197
5.2.1 Evolution de la concentration en nitrate dans la base de la tige de maïs : intérêt comme indicateur de l'offre en azote du sol	199
5.2.2 Relations entre le test nitrate plante et l'indice de nutrition	201
5.2.3 Détermination d'une teneur seuil en nitrate dans la base de la tige de maïs	201
<i>Synthèse</i>	207
CONCLUSION GENERALE	209
Références bibliographiques	217
Annexes	233
La fertilisation azotée du maïs	235
1.1. Données climatiques	240
2.1. Biomasse racinaire	242
2.2. Evolution de PARo, PARa et Cb	243
4.1. Rendement-grains et composantes du rendement : analyses statistiques	244
4.2. Répartition de la matière sèche et de l'azote dans les différents organes de la plante	245
5.1. Mode opératoire du test nitrate plante sur maïs et problèmes rencontrés	247

Résumé

Fonctionnement des cultures de maïs sous contrainte azotée. Détermination et application d'un indice de nutrition. D. Plénet

Nos objectifs sont de déterminer la demande en azote des cultures de maïs et d'analyser l'impact de la contrainte azotée sur leur fonctionnement. Pour comparer différentes doses d'azote et le fractionnement des apports, nous avons étudié les cinétiques de croissance des cultures irriguées pendant 4 années dans le Sud-Ouest de la France.

Nous avons déterminé une relation allométrique critique entre la teneur en azote et la biomasse aérienne accumulée pour diagnostiquer le statut azoté du maïs. Nous définissons un indice de nutrition azotée (INN) pour étudier les effets des traitements azotés. Il est comparé à des techniques rapides de diagnostic comme le diagnostic foliaire ou un test nitrate plante.

Un modèle de croissance potentielle est élaboré à partir de nos résultats. Il décompose les processus de production en 3 grandes fonctions : installation du couvert foliaire, absorption et conversion du rayonnement solaire en biomasse, répartition des assimilats dans les racines et les épis. Il permet de simuler la croissance et de caractériser les indicateurs de fonctionnement dans leur état potentiel en fonction des températures et du rayonnement solaire.

En utilisant INN, nous avons quantifié les effets de la contrainte azotée sur les principales variables du modèle de croissance et sur les composantes du rendement. En 1991, des cinétiques d'utilisation des engrais marqués (^{15}N) sont comparées pour analyser les effets du fractionnement et des doses d'azote.

Nous proposons une modélisation de la demande critique en azote du peuplement et des transferts dans la plante. Des simulations de la croissance potentielle et de la demande en azote des cultures de maïs, en fonction d'études climatiques fréquentielles, permettront d'améliorer les recommandations de la fertilisation azotée pour préserver la qualité de l'environnement.

Mots-clefs : *Zea mays* L., diagnostic plante, teneur critique en azote, test nitrate plante, déficience azotée, demande en azote, couvert foliaire, coefficient de conversion du rayonnement solaire en biomasse, rapport matière sèche racinaire sur matière sèche aérienne, remobilisation d'azote, fertilisation azotée, fractionnement des apports d'engrais, ^{15}N , coefficient réel d'utilisation, composantes du rendement, modèle de croissance potentielle.

Abstract

Crop growth analysis of maize under N-limited conditions. Determination and application of nitrogen nutrition index.

The objective of this study was to evaluate the crop demand for nitrogen and to examine the maize growth as affected by N-limited nitrogen. Experiments were conducted in South West of France during 4 years on irrigated maize crop for comparing growth kinetics at variable N supplies.

The concept of critical N concentration is used to evaluate the crop N status. This concentration is determined with relationships between N concentration in shoots and accumulated shoot biomass. The N Nutrition Index (NNI) is defined as the ratio between N concentration at different N supplies and critical N concentration. We compare NNI with other diagnosis tools : leaf N concentration and stalk nitrate test.

The demand for nitrogen by the crop is depending upon growth rate. A potential growth model was built from our data : leaf area index, absorbed Photosynthetically Active Radiation (aPAR), Radiation Use Efficiencies (RUE), kinetics of root shoot partitioning and grain shoot ratio.

The effects of nitrogen stress on the relative variables of crop growth model were studied by using NNI. N deficiencies strongly decrease RUE, crop growth rates, grain yields and number of grains. In 1991, we analysed N supply and split applications by using kinetics of ¹⁵N-labelled fertilizers utilization and nitrogen derived from fertilizers (Ndff).

The critical N needs for growth rates are determined. This N demand was combined with potential crop growth model to simulate the kinetics of N uptake for best N management fertilizers and to reduce the nitrate contamination of waters.

Key-words : *Zea mays* L., Plant N diagnosis, critical nitrogen concentration, plant nitrate test, N deficiency, N demand, crop canopy, radiation-use efficiency, root shoot ratio, N remobilization, N fertilization, split application, ¹⁵N, Nitrogen use efficiency, yield components, potential crop growth model.

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier en premier lieu C. Juste et P. Chassin qui en tant que directeurs de la Station m'ont toujours soutenu dans ma volonté d'accomplir ce mémoire. Ils m'ont laissé conduire mon programme de recherches en toute liberté, même si à certains moments, son ampleur en échantillons à analyser ou en mobilisation des techniciens de la station, les a peut-être "effrayés". Ils ont eu aussi la lourde charge de corriger mes épreuves, dans un domaine de recherches différents de leurs préoccupations. Je leur en suis très reconnaissant.

A. Guckert, professeur à l'ENSAIA Nancy, a accepté mon inscription dans sa chaire, malgré les risques de voir "s'éterniser" cette recherche du fait de mes autres travaux à l'INRA. Il me fait l'honneur de présider la commission d'examen. Je l'en remercie vivement.

Mes remerciements vont aussi à R. Bonhomme et G. Lemaire, qui malgré leurs nombreuses occupations, ont donné de leur temps pour discuter mes premiers résultats et accepter d'être les rapporteurs de ce travail.

Je remercie également J. F. Ledent, professeur à l'université de Louvain-la-Neuve (Belgique) et Ph. Girardin, pour avoir accepté d'examiner ce mémoire.

Je donnerai une place particulière à Ph Desvignes, ingénieur "fertilisation" à l'AGPM, par amitié, mais aussi parce que l'ensemble des résultats des essais réalisés à Onard ont été obtenus en collaboration avec lui et son équipe technique. Il a toujours accepté d'introduire des mesures ou des observations complémentaires dans des protocoles déjà très chargés et coûteux.

Toute ma reconnaissance à l'équipe azote de l'INRA Laon, notamment B. Mary et S. Recous qui m'ont conseillé pour l'expérimentation ^{15}N de 1991, et O. Delfosse qui a réalisé les dosages ^{15}N .

Mes remerciements aussi pour les expérimentateurs de l'AGPM, de l'ITCF, des Lycées agricoles qui ont collaboré au réseau d'essais Test nitrate en 1993 et 1994. Je pense particulièrement à P. Castillon, Y. Drieu, J. Ravail et à leurs équipes techniques. Leurs résultats ont permis de valider un certain nombre de modèles ou de valeurs critiques. Les travaux expérimentaux réalisés avec la CARA (Compagnie Aménagement Rural d'Aquitaine) et le GRCETA des sols forestiers m'ont aussi apporté des références utiles pour interpréter les résultats présentés dans ce mémoire.

A. Porte-Laborde, ingénieur régional de l'AGPM et Ph. Lansade, animateur de la Chambre Régionale d'Agriculture ont toujours été d'un grand soutien pour défendre, au niveau de la région Aquitaine, ce programme de recherches.

Je tiens à remercier les organismes qui m'ont aidé à réaliser ces travaux grâce à un soutien financier : le Conseil Régional d'Aquitaine, la Direction Régionale de l'Agriculture et de la Forêt et l'Association des Grandes Cultures de l'Aquitaine

Mes pensées vont aussi à mes collègues de la station d'Agronomie, qui à un moment ou un autre, m'ont apporté une aide, un conseil ou un soutien moral. Je pense tout particulièrement à Monique Linères, qui a été gênée dans l'accomplissement de ses programmes de recherches par mes campagnes de mesures et d'analyses. Je tiens aussi à remercier : J. P. Soyer pour sa disponibilité lorsqu'il fallait résoudre les "problèmes" informatiques ou défendre les "intérêts" du programme de recherches sur le maïs ; C. Molot pour son assistance lors des campagnes analytiques en flux continu ; A. Gomez et P. Masson pour leurs conseils analytiques et B. Nicibar pour les mille et une tâches de secrétariat qu'elle a effectuées.

J'ai une pensée douloureuse à la mémoire de E. Lubet. J'ai commencé mes périples dans les champs de maïs en sa compagnie, bénéficiant ainsi de l'immense expérience d'un homme de terrain et d'une grande partie de l'histoire des expérimentations réalisées sur le maïs dans le Sud-Ouest. J'aurais été heureux de discuter avec lui de mes résultats, dans un "bon restaurant" de son pays landais. Sa disparition, ainsi que celle de M. Etienne, le technicien avec qui j'ai débuté les expérimentations sur maïs, ont créé un grand sentiment de vide.

Les expérimentations se sont déroulées sur les parcelles de M. Cazaux à Onard. J'ai donc bénéficié du savoir-faire d'un maïsiculteur très performant et aussi d'un accueil toujours très chaleureux. Je lui exprime toute ma gratitude.

Il est difficile de trouver les mots justes pour remercier les personnes sans qui ce travail n'aurait pas pu être mené à terme. Les milliers d'observations (mesures des longueurs et largeurs de feuilles, pesées, broyage, prélèvement de sol, ...) ont été réalisées avec :

- l'équipe de l'AGPM : C. Debez, F. Sombrun, MM. Beyrie, Bebiot, Capdeboscq ;
- l'équipe de l'INRA : C. Barbot, G. Bordessoules, R. Chignon, J. C. Mounissens
- l'aide de stagiaires : L. Kojfer (mémoire ENITA Bordeaux), E. Delapparent (mémoire de DEUG),
- J. M. Esvan a eu la très lourde tâche de la gestion des échantillons et de l'ensemble du travail analytique dont il s'est formidablement bien acquitté.

La précision des résultats est le fruit de leur compétence et de leur rigueur. Comment les remercier ? si ce n'est en m'efforçant de valoriser le mieux possible sur le plan scientifique, l'ensemble des données.

Enfin, j'ai une tendre pensée pour Chloé, Yoann et Dominique qui ont dû supporter mon manque de disponibilité, mes "cogitations intellectuelles" et le stress. Je leur dédie ces 5 ans de travail, mais aussi, je l'espère, la joie du "chercheur".

INTRODUCTION

Problématique de la fertilisation azotée du maïs

Objectifs de l'étude

Le maïs tient une place très importante dans l'activité agricole et économique de la France. Cette culture occupe environ 1,8 millions d'hectares en maïs-grain (rendement moyen national voisin de 80 q/ha - production de 15 millions de tonnes) et 1,7 millions d'hectares en maïs ensilage (près de 3,5 millions d'hectares au total en 1993). Dans la Communauté Européenne des 12, la superficie en maïs-grain est de 3,7-3,8 millions d'ha et du même ordre de grandeur en maïs ensilage. Les exportations françaises sont de l'ordre de 9 millions de tonnes, dont près de 80 % vers la CEE. La production européenne correspond approximativement à sa consommation intérieure. Le secteur de l'alimentation animale utilise plus de 70 % du maïs-grain, mais la transformation industrielle (amidonnerie, semoulerie, distillerie) est en cours d'augmentation.

Contraintes économiques et environnementales de la fertilisation azotée du maïs

La culture du maïs est confrontée actuellement à un problème de rentabilité lié aux nouvelles conditions économiques imposées par la PAC (baisse des prix du maïs "officiels" de 35 % de 1992 à 1995) que le système de compensation ne semble pas couvrir complètement (AGPM, 1993). La rentabilité des entreprises agricoles nécessite une meilleure gestion des charges de structures et des intrants. Le poste fertilisation représentant près de 30 à 40 % des charges opérationnelles de la culture, l'optimisation économique de ce poste est donc à privilégier. Toutefois, même si les engrais azotés représentent près de la moitié du poste fertilisant, la plupart des agriculteurs hésitent à réduire cette charge du fait du rôle majeur de l'azote dans les processus de production.

Les nitrates d'origine agricole sont la source la plus importante de la pollution nitrique des eaux superficielles et profondes. On constate dans de nombreuses régions une augmentation de la concentration en nitrate dans les pompages servant à l'alimentation humaine. Même si les pollutions chimiques des ressources en eau n'ont pas été responsables en France, ces dernières années, d'altérations identifiées de la santé des consommateurs (près de 1 million de français sont desservis avec une eau dont la teneur en nitrate est supérieure à la norme de 50 mg/l), l'accroissement continu de cette pollution diffuse (l'augmentation moyenne des teneurs dans certaines nappes est comprise entre 0,5 et 4 mg NO₃⁻ l⁻¹ an⁻¹) pourrait conduire à des situations de risques inacceptables (Guillemin, 1991). Cette menace justifie toutes les mesures préventives, même si des solutions curatives de traitements des eaux sont disponibles pour la distribution en eau potable.

La culture du maïs en elle-même n'est pas plus "polluante" que les autres productions. Sur le plan physiologique, le maïs présente une très grande efficacité pour l'azote du fait de son appartenance au groupe métabolique C₄ : les quantités de N nécessaires pour produire l'unité de matière sèche sont inférieures à celles des céréales à paille (Brown, 1978 ; Sinclair et Horie, 1989 ; Greenwood et al, 1990). Mais si on reprend les critères d'analyse de Sébillotte et Meynard (1990) pour juger des situations très vulnérables à la lixiviation des nitrates, il est indéniable que la présence simultanée de certains facteurs dans des systèmes de production à base de maïs (variabilité inter-annuelle des potentialités agricoles - sol nu pendant l'hiver - apports de déjections animales etc.) augmente les risques potentiels de pollution nitrique.

La recherche et les techniques doivent donc tendre vers une évolution des systèmes de production agricole qui respectent l'environnement et le maintien d'une agriculture "viable", reproductible et procurant des produits de qualité (Meynard et Girardin, 1991). Ces nouveaux objectifs nécessitent généralement d'élargir le champ d'action aux possibilités de modifications des systèmes de cultures, à l'aménagement de l'espace rural et pourquoi pas à de nouvelles orientations comme l'agriculture

intégrée. Notre étude se situant à l'échelle de la parcelle cultivée, une analyse des pratiques de la fertilisation azotée du maïs est indispensable pour situer les problèmes (**annexe : fertilisation azotée du maïs**). Cette synthèse met en évidence 3 aspects importants :

- la méthode du bilan d'azote prévisionnel doit être actuellement la base du raisonnement de la fertilisation azotée du maïs. Elle permet en effet de modéliser de manière indépendante chaque paramètre, ce qui facilite l'adaptation aux différents contextes.
- dans certaines situations, son utilisation est confrontée à une forte variabilité inter-annuelle des rendements, des fournitures d'azote endogène et des coefficients d'utilisation des engrais azotés. Suite à des études fréquentielles, les valeurs retenues des paramètres du bilan ont tendance à minimiser les risques économiques des agricultures. Ceci peut conduire à des excédents de fertilisation certaines années. La méthode du bilan est donc une technique de raisonnement nécessaire, mais pas toujours suffisante pour maîtriser la pollution nitrique, surtout dans les situations à fortes variabilités (cultures non irriguées, apports de déjections animales,...) et/ou plus vulnérables (sols filtrants,...).
- les risques d'entraînement en profondeur des nitrates sont maximaux pendant la période d'interculture hivernale. Leur immobilisation par une meilleure gestion des résidus de récolte est non négligeable, mais localisée dans les 10-15 premiers centimètres du sol. Les cultures intermédiaires pièges à nitrates sont très efficaces dans le cas des intercultures longues (blé-maïs par exemple) et/ou lorsque leur implantation est précoce (fin d'été). Dans le cas des monocultures de maïs-grain, leur implantation tardive réduit leur possibilité d'interception des nitrates.

En conséquence, dans les systèmes de cultures à base de maïs (notamment les monocultures) et à l'échelle de la parcelle, la réduction de la pollution nitrique passe, en premier lieu, par l'*optimisation des intrants azotés*. Ceci nécessite une caractérisation plus rigoureuse des objectifs de production en fonction du contexte pédo-climatique de la parcelle, et une meilleure définition des quantités d'engrais azotés à apporter.

Comment progresser : conséquences en terme d'objectifs de recherches

Amélioration des prévisions par la méthode du bilan d'azote

La variabilité inter-annuelle des différents paramètres du bilan est un des problèmes majeurs sur les cultures de maïs pour optimiser les apports d'azote. Des études régionales sont indispensables pour identifier les variables vraiment pertinentes expliquant cette variabilité :

- *la fonction demande* en azote du peuplement est liée à la croissance. Des analyses fréquentielles sur certains paramètres climatiques sont nécessaires pour apprécier l'occurrence de certains phénomènes : disponibilités en sommes de températures, en rayonnement et en eau pouvant expliquer des croissances et des rendements très différents selon les années. Il s'agit donc de préciser les échelles de variation de cette fonction demande.
- *la fonction offre* du sol est déterminée par 2 groupes de paramètres interdépendants.
 - facteur "quantité" d'azote : les quantités d'azote présentes dans le sol sont dépendantes des processus liés à la minéralisation de l'azote organique (humus, résidus de récolte, déjections animales,...) et aux dynamiques affectant le pool d'azote minéral (reliquat d'azote de la culture précédente, doses d'engrais, pertes par voies gazeuses, lixiviation,...).
 - facteur "interception par le système racinaire : état structural, vitesse de dessèchement du profil en fonction de la dynamique d'installation du" système racinaire,...).

Une meilleure appréciation régionalisée du poids de ces 2 groupes de paramètres dans la variabilité de l'offre en azote par le sol est nécessaire pour constituer des typologies plus précises des

fournitures d'azote et des coefficients d'utilisation des différentes sources d'azote (engrais, déjections animales, déchets urbains et industriels). Des réflexions sur les méthodologies à utiliser pour acquérir certaines informations sont souhaitables. Par exemple, les réseaux "témoin 0 N" permettent-ils de différencier la variabilité inter-annuelle de la variabilité inter-parcellaire des fournitures d'azote par le sol ?

Des expérimentations doivent donc comparer et élaborer des itinéraires techniques ou des pratiques d'apport des différentes sources d'azote, adaptés à chaque contexte pédo-climatique, pour arriver à une meilleure connaissance et maîtrise des flux d'azote.

Toutefois, pour que ces analyses et ces expérimentations puissent être vraiment pertinentes, il faudrait disposer de mesures permettant d'appréhender les 2 grandes fonctions :

- "Demande" : l'objectif est de caractériser correctement les potentialités de production du milieu. Lorsque le rendement est la seule variable introduite dans les études, des confusions d'effets sont fréquemment rencontrées. Il est donc nécessaire de disposer *d'indicateurs de fonctionnement de la culture à des étapes clefs de l'élaboration du rendement*. Ils doivent correspondre à des *variables de sortie d'un modèle de croissance potentielle* des cultures, ce qui permettrait de les quantifier à un niveau optimal et de les utiliser comme des éléments de diagnostic.
- "Offre" : il est difficile d'appréhender les différents paramètres conditionnant la disponibilité en azote par des mesures sol. La quantité d'azote prélevée par la plante peut être utilisée comme une variable révélatrice de l'offre du sol, surtout si l'approche est réalisée en cinétique. Toutefois, pour juger si l'offre correspond à la demande, il est indispensable d'avoir des *outils de diagnostic du statut azoté des cultures de maïs*.

De telles analyses, basées sur des relations entre la nutrition azotée, les composantes du rendement et des paramètres indicateurs de l'état du fonctionnement de la culture à différentes étapes clefs du cycle, permettent généralement d'expliquer la variabilité observée ou des situations d'"échec" de la méthode des bilans (Boiffin et al., 1982 ; Meynard, 1985 ; Sébillotte, 1985 ; Plas, 1992). On améliore ainsi progressivement les références locales *a posteriori* ce qui conduit à une diminution des excès de fertilisation.

Nouvelles stratégies de fertilisation azotée

La méthode du bilan est une approche assez statique, basée sur un calcul prévisionnel et sur des apports réalisés en début de culture (stade 8-10 feuilles en dernière limite pour le maïs). Cependant les conditions climatiques estivales vont toujours influencer l'offre en azote du sol et/ou la demande, même si elles sont mieux appréhendées grâce aux études précédentes (diminution des intervalles de confiance sur les différents paramètres, ce qui réduit les niveaux de risques pour l'environnement ou pour les agriculteurs).

Il est donc nécessaire de proposer des techniques de fertilisation dynamique, permettant d'adapter les apports d'engrais à un potentiel de rendement qui serait redéfini en cours de culture en fonction des conditions climatiques et techniques. En schématisant, *l'apport d'azote est raisonné en fonction de la demande, cette demande étant définie par la croissance potentielle instantanée* permise par le climat, le sol et le génotype. L'intérêt d'une telle approche est indéniable. Les prévisions, et donc les décisions techniques, sont établies à l'échelle de la semaine ou de la décade. Ceci diminue fortement les risques d'erreur. On évite la constitution d'un stock important d'azote minéral en début de cycle, avec tous les problèmes du devenir de ce stock du fait des pertes possibles par la lixiviation, les réorganisations,... Ces nouveaux concepts soulèvent cependant des questions scientifiques et techniques importantes.

La mise au point de méthodes de fertilisation basée sur les "besoins" instantanés en azote du couvert végétal ou sur la possibilité d'effectuer 1 ou 2 apports complémentaires (ou correctifs) en cours de culture nécessite la *connaissance de critères objectifs et fiables pour diagnostiquer l'état de croissance et le statut azoté du peuplement pour décider, à chaque instant, de l'intérêt d'un apport d'engrais*. Actuellement, une telle démarche opérationnelle n'existe pas sur le maïs.

Le maïs est une plante à très fort développement végétatif. A partir du stade 12 feuilles, il n'est plus possible de passer dans la culture avec des moyens conventionnels (tracteur + épandeur). Le fractionnement des apports en fonction des "besoins" nécessite des applications après ce stade (apports tardifs). Ils ne peuvent être réalisés que par l'irrigation fertilisante. Si on ne tient pas compte des problèmes techniques liés à l'utilisation correcte de cette modalité d'apport (régularité d'arrosage du matériel, maîtrise de l'injection des quantités d'azote dans l'eau d'irrigation,...), c'est potentiellement sur plus de 500 000 hectares de maïs que cette technique pourrait être utilisée en France. Il faut cependant étudier les conséquences de cette modalité d'apport en terme de production, de prélèvement d'azote, d'utilisation des engrais et de reliquat d'azote dans le sol en post-récolte. Un certain nombre de travaux ont débuté dans ce domaine dans les années 1980 en France (Desvignes, 1986 ; Girardin et al, 1993 ; Plénet et al, 1990a). Ils méritent d'être confirmés par des études basées sur des cinétiques. En effet, pour analyser les effets des apports complémentaires d'azote en cours de culture, il faut connaître l'état de nutrition azotée des plantes au moment de l'application.

A l'inverse, pour près de 3 millions d'hectares de maïs (grain et ensilage), l'ajustement des apports en cours de culture n'est pas possible de manière réaliste après le stade 12 feuilles, c'est-à-dire à un stade où la culture n'a encore prélevé que 10 % de ses "besoins". Les possibilités de modulation de la dose d'engrais en fonction des potentialités seront donc très réduites. Toutefois, un programme de recherches se doit aussi d'être prospectif : des solutions techniques peuvent être développées dans le futur pour utiliser de nouveaux concepts s'ils permettent d'atteindre les objectifs fixés par la fertilisation raisonnée (enjambeur, engrais retard, ...). En cultures sèches, les progrès viendront surtout d'une amélioration des prévisions par la méthode des bilans. Mais pour inciter les agriculteurs à suivre les préconisations locales, l'utilisation de techniques rapides de diagnostic du statut azoté des plantes permettrait de réduire la "crainte" du manque d'azote.

Objectifs de l'étude

L'analyse de la situation et des voies d'amélioration indique qu'il est indispensable de structurer et hiérarchiser les informations relatives à la nutrition azotée du maïs. Il semble notamment impératif de proposer des indicateurs de fonctionnement des cultures et des outils de diagnostic du statut azoté pour améliorer et élaborer des techniques de fertilisation conciliant le respect de l'environnement et le revenu des agriculteurs. La fonction "**demande en azote**" étant fortement reliée à la **croissance du peuplement**, il nous est apparu nécessaire de construire un programme de recherches ayant pour objectif, à terme, l'élaboration d'un modèle simulant la croissance du peuplement en fonction de la nutrition azotée. Ce modèle pourrait être utilisé pour simuler l'impact de nouveaux itinéraires techniques intégrant moins d'intrants azotés, et pour évaluer les risques potentiels encourus par l'entreprise agricole ou le milieu. Après avoir exposé les techniques d'études utilisées (chapitre 1), nous structurerons notre travail en quatre étapes :

- ↳ **Modélisation du fonctionnement de la culture à un niveau potentiel (chapitre 2).** Le principe du modèle a été développé par des équipes de bioclimatologie. Un paramétrage précis de certaines variables d'entrée a été réalisé pour l'adapter à nos conditions expérimentales, représentatives du système de production Aquitain. Ce modèle permet d'identifier et de caractériser un certain nombre *d'indicateurs de fonctionnement à leur niveau potentiel*, c'est-à-dire seulement fonction du génotype et des disponibilités en rayonnement solaire et en température (absence des contraintes hydriques et minérales). *La croissance potentielle est une des variables de sortie du modèle.*
- ↳ **Elaboration d'un modèle dynamique pour caractériser le statut azoté du maïs (chapitre 3).** La demande est définie par la croissance de la plante entière et sa teneur en azote. La technique de diagnostic, révélatrice de la nutrition, doit donc *a priori* intégrer ces 2 variables. Une méthode de diagnostic des cultures fourragères, développée par G. Lemaire et son équipe, est fondée sur une relation entre la biomasse aérienne et sa teneur en azote ("courbe de dilution"). Ses principes seront donc développés pour l'adapter aux cultures de maïs. L'établissement d'une *relation critique entre la teneur en azote et la croissance*, variable d'entrée du modèle, permet de déterminer un *Indice de Nutrition Azotée*.
- ↳ **Identification et quantification des indicateurs de fonctionnement affectés par une contrainte azotée (chapitre 4).** L'objectif est d'établir des relations entre les variables de fonctionnement et le statut azoté de la culture, caractérisé par l'indice de nutrition azotée. Cette étude décompose les effets de la contrainte selon le modèle de croissance : installation du couvert, absorption du rayonnement solaire, conversion en biomasse aérienne et racinaire, mise en place des composantes du rendement, transferts d'assimilats et d'azote dans les plantes. Un modèle est proposé pour définir la demande en azote par unité de croissance. Par contre, l'intégration des effets de la contrainte azotée au modèle de croissance du peuplement ne sera pas abordé dans le cadre de ce travail.
- ↳ **Mise au point de techniques rapides de "diagnostic plante" (chapitre 5).** L'indice de nutrition azotée est un indicateur du statut azoté des plantes entières. Toutefois, les moyens nécessaires à sa mise en oeuvre limitent son utilisation à l'expérimentation "lourde". La mise au point de techniques de diagnostic, rapides et fiables, pour concevoir et proposer des solutions alternatives à la conduite de la fertilisation azotée des cultures de maïs est indispensable. Dans le cadre de ce mémoire, nous présenterons l'intérêt de l'indice de nutrition pour préciser les normes du diagnostic foliaire et pour élaborer un "test nitrate plante". L'étude précise de ces techniques de diagnostic fera l'objet de publications.

CHAPITRE 1

MATÉRIELS ET MÉTHODES

the 1990s, the number of people in the UK who are aged 65 and over has increased from 10.5 million to 13.5 million (19.5% of the population).

There is a growing awareness of the need to address the needs of older people, and the Government has set out a strategy for doing so in the White Paper on *Ageing Better: Our Future Together* (Department of Health, 2002). The White Paper sets out a number of key objectives, including:

• to improve the health and well-being of older people, and to reduce the inequalities in health and well-being between different groups of older people;

• to improve the quality of life of older people, and to reduce the inequalities in quality of life between different groups of older people;

• to improve the opportunities for older people to participate in society, and to reduce the inequalities in opportunities between different groups of older people;

• to improve the support available to older people, and to reduce the inequalities in support between different groups of older people.

The White Paper also sets out a number of key actions to be taken to achieve these objectives, including:

• to improve the health and well-being of older people, and to reduce the inequalities in health and well-being between different groups of older people;

• to improve the quality of life of older people, and to reduce the inequalities in quality of life between different groups of older people;

• to improve the opportunities for older people to participate in society, and to reduce the inequalities in opportunities between different groups of older people;

• to improve the support available to older people, and to reduce the inequalities in support between different groups of older people.

The White Paper also sets out a number of key actions to be taken to achieve these objectives, including:

• to improve the health and well-being of older people, and to reduce the inequalities in health and well-being between different groups of older people;

• to improve the quality of life of older people, and to reduce the inequalities in quality of life between different groups of older people;

• to improve the opportunities for older people to participate in society, and to reduce the inequalities in opportunities between different groups of older people;

• to improve the support available to older people, and to reduce the inequalities in support between different groups of older people.

The White Paper also sets out a number of key actions to be taken to achieve these objectives, including:

• to improve the health and well-being of older people, and to reduce the inequalities in health and well-being between different groups of older people;

• to improve the quality of life of older people, and to reduce the inequalities in quality of life between different groups of older people;

• to improve the opportunities for older people to participate in society, and to reduce the inequalities in opportunities between different groups of older people;

• to improve the support available to older people, and to reduce the inequalities in support between different groups of older people.

Pour atteindre les objectifs fixés, nous avons travaillé au champ, parce que des travaux de ce genre ont déjà été réalisés en conditions contrôlées (Girardin et al., 1987) et la réaction de la plante, dans ce type de milieu, n'est pas toujours représentative des conditions naturelles.

Les quantités d'azote "disponibles" (effets doses) et les dates - techniques d'apport (effets modalités d'apport) ont été modulées afin de créer différents niveaux de nutrition azotée dans les plantes, se traduisant par une contrainte plus ou moins importante à différentes étapes dans l'élaboration du rendement. Toute la démarche repose sur des analyses cinétiques (installation de la surface foliaire, production de biomasse, prélèvement d'azote, etc ...). L'étude s'appuie sur 4 années d'observation (1990 à 1993) pour intégrer la variabilité annuelle. Le facteur sol est contrôlé en retenant la même plate-forme expérimentale chaque année. Les principaux critères du choix sont :

- sol sableux, filtrant, pauvre en matières organiques et supportant depuis longtemps une monoculture de maïs. Cette situation permet de maîtriser le mieux possible les différents états de nutrition azotée (faible fourniture en N du sol) et de se placer dans les conditions où la pollution nitrique risque d'être marquée ;
- zone climatique permettant l'expression de hauts potentiels de production avec des variétés tardives (Plénet et al., 1992a);
- maîtrise du déficit hydrique par irrigation pour ne pas insérer une interaction stress hydrique - nutrition azotée ;
- technicité de l'agriculteur.

1.1 . DISPOSITIFS EXPERIMENTAUX

1.1.1 Traitements expérimentaux

Les traitements appliqués ne sont pas identiques chaque année car ils ont été adaptés en fonction des résultats précédents et pour répondre à de nouveaux objectifs scientifiques et techniques apparus au cours de ces 4 années d'expérimentation (tableaux 1.1 à 1.4). Ils sont architecturés autour de 3 axes.

a) Effets doses d'azote

Ils ont pour but de créer des états différenciés de nutrition azotée en faisant varier les quantités d'engrais apportées. Sur ces traitements, la modalité d'apport de l'engrais est identique et correspond à la technique "classique" (CLA) pour la région : 30 à 50 kg N au semis, le reste de la dose au stade 8-10 feuilles. Le témoin 0 kg N engrais a été remplacé par un traitement apportant la même quantité d'azote que les autres traitements au moment du semis afin de ne pas trop pénaliser les plantes quant à leur possibilité d'interception racinaire de la fourniture d'azote par le sol.

Suivant les années, on avait soit 3 traitements azotés correspondant *a priori* à une alimentation "optimale", "faiblement déficiente" et "fortement déficiente"(1990, 1991), soit 6 traitements permettant un gradient avec des écarts de 50 kg N ha⁻¹ (1992, 1993).

La dose "optimale" (230 - 240 kg N ha⁻¹) vis-à-vis du rendement-grain a été calculée par la méthode du bilan en utilisant les observations des années antérieures à 1990. Elle sera rediscutée au cours de ce travail.

Sur ces traitements, les plantes sont en général correctement alimentées en début du cycle. En revanche, le déficit en azote va perturber la croissance d'autant plus tardivement que la dose sera proche de l'optimum. Les modifications observées sur les différentes étapes de l'élaboration du rendement correspondent à ce qui est observé dans la pratique lorsque la fertilisation est trop faible par rapport aux besoins de la culture.

Tableau 1.1 : Description des traitements azotés de l'essai Onard 1990.

DOSES TOTALES AZOTE kg/ha	Code des traitements	Stades des Applications d'azote		
		1er apport Semis	2ème apport 10 Feuilles	Apport Tardif Floraison Femelle
Quantité N apportée (kg/ha)				
50	50N	50	-	-
120	120N	50	70	-
240	240N	50	190	-
120	120CAR	50	-	70
240	240CAR	50	-	190

Tableau 1.2 : Description des traitements azotés de l'essai Onard 1991.

* : indique que l'apport d'engrais a été marqué avec l'isotope 15N.

DOSES TOTALES AZOTE kg/ha	Objet étude	Code des Trait.	Stades des Applications d'azote					
			1er Apport Semis	2ème apport 10 Feuilles	13-14 F.	16-17 F.	Flor. Fem.	Flor. +14j
Quantité N apportée (kg/ha)								
30	Effets	30N	30*	-	-	-	-	-
100	Doses	100N	30	70*	-	-	-	-
240	Azote	240N	30	210*	-	-	-	-
240	irrig. fert.	240AT4	30*	42*	42*	42*	42*	42*
240	App. N post	240CAR1	30	-	-	-	210*	-
240	carence	240CAR2	30	-	-	-	-	210*

Tableau 1.3 : Description des traitements azotés de l'essai Onard 1992.

DOSES TOTALES AZOTE kg/ha	Code des traitements	Stades des apports d'azote			
		1er apport Semis	2ème apport 9 F.	Apports tardifs complémentaires 16-17 F.	Flor. Fem.
Quantité d'azote apportée (kg/ha)					
30	30N	30	-	-	-
80	80N	30	50	-	-
130	130N	30	100	-	-
180	180N	30	150	-	-
230	230N	30	200	-	-
280	280N	30	250	-	-
180	180AT2	30	100	25	25
230	230AT2	30	100	50	50

Tableau 1.4 : Description des traitements expérimentaux de l'essai cinétique Onard 1993

: Suite à une erreur sur 2 blocs du traitement 230N qui a pénalisé un certain nombre de mesures, ce traitement a été supprimé lors des analyses statistiques.

DOSES TOTALES AZOTE kg/ha	Code des traitements	Stades des apports d'azote		
		1er apport Semis	2ème apport 8 Feuilles	Apports Tardifs Floraison Femelle
Quantité d'azote apportée (kg/ha)				
30	30N	30	-	-
80	80N	30	50	-
130	130N	30	100	-
180	180N	30	150	-
230#	230N	30	200	-
280	280N	30	250	-
180	180AT1	30	100	50
230	230AT1	30	150	50
230	230CAR	30	-	200
230	230SEM	230	-	-

b) Effets modalités d'apport

L'objectif est de moduler les cinétiques de prélèvement d'azote dans le temps (donc en fonction des stades) pour répondre à 2 questions différentes.

Apports tardifs d'azote : Le fractionnement du deuxième apport d'azote assure une meilleure valorisation de l'azote engrais (Plénet et al., 1990a) et pourrait être à la base d'une pratique permettant d'ajuster la fertilisation aux "besoins", en fonction de la croissance observée. Ne disposant pas, au début de ce travail, d'outils de diagnostic pour raisonner un apport en cours de culture, nous avons surtout étudié les effets du fractionnement du 2e apport en 5 applications en 1991, 2 en 1992 et 1 en 1993 sur (i) les cinétiques de production de matière sèche et d'accumulation d'azote pour ces 3 années, (ii) l'utilisation de l'engrais par la plante et (iii) les indications fournies par un outil de diagnostic rapide en cours de mise au point (test nitrate plante, 1992 et 1993). Le fractionnement du 2e apport nécessite, en pratique, un apport par l'intermédiaire de l'eau d'irrigation. Devant les problèmes expérimentaux soulevés par cette technique, nous avons opté pour une simulation de l'irrigation fertilisante : les apports d'engrais sont réalisés manuellement au sol et suivis par un passage d'irrigation. De ce fait, nous ne prenons pas en compte les effets possibles de l'interception foliaire ni ceux de la concentration de l'azote au pied du maïs suite au rôle entonnoir joué par la plante. Le fractionnement conduit à des apports plus "tardifs" que ceux réalisés en pratique. On utilisera le terme "Apport tardif" (AT) pour toute application réalisée après le stade 12 feuilles (limite de passage du tracteur), en précisant le nombre d'apports. Par rapport aux travaux antérieurs réalisés sur le sujet en France (Desvignes, 1986 ; Castillon, 1987 ; Plénet et al., 1990a ; Girardin et al., 1993), notre approche est basée sur des études cinétiques afin d'interpréter les résultats en fonction des modifications intervenant au cours de l'élaboration du rendement.

Apports après une carence : Pour étudier l'effet d'une déficience azotée au cours de la période levée-floraison, nous avons mis en place des traitements créant un "stress" azoté avant floraison, interrompu par un apport d'azote "non limitant" dès la floraison. Ces traitements permettent d'étudier l'impact d'une carence intervenant à des étapes définies du schéma d'élaboration du rendement et les possibilités de "rattrapage" de la plante par rapport à celle qui n'a pas bénéficié de cet apport correctif. Ces traitements correspondent à des questions plus fondamentales que pratiques. Toutefois l'étude des possibilités de "récupération" apporte des connaissances indispensables sur la stratégie d'adaptation du maïs face à une déficience plus ou moins forte intervenant à différentes périodes de son cycle. Pour différencier ces traitements des autres modalités, nous parlerons d'apports après carence (CAR).

1.1.2. Caractéristiques des sites expérimentaux

Les essais se sont déroulés dans la région de Mont de Marsan (vallée de l'Adour - département des Landes), sur la commune de Onard (Latitude 43° 47 Nord, Longitude 0° 50' Ouest, altitude 50 m - à proximité de Tartas, 25 km à l'ouest de Mont-de-Marsan).

a) Climat

Les données météorologiques (source Météo France) proviennent de la station de Mont-de-Marsan sur la période 1961-1993. Toutefois, nous nous reporterons à des données (1990 à 1991) provenant d'un poste météorologique automatique (réseau PATAC) situé à proximité du site expérimental d'Onard (5 km, station de Bégaar) lorsqu'elles seront disponibles dans cette station (arrêt de fonctionnement de la station fin 1991). Dans la mesure du possible, nous avons travaillé à partir de données journalières, sauf en 1993 où nous ne disposions que de relevés décennaux pour le rayonnement global.

Le calcul des sommes de degré.jour est réalisé journalièrement, selon la méthode retenue en France par l'AGPM (seuil 6 °C, T_{maxi} < 30 °C).

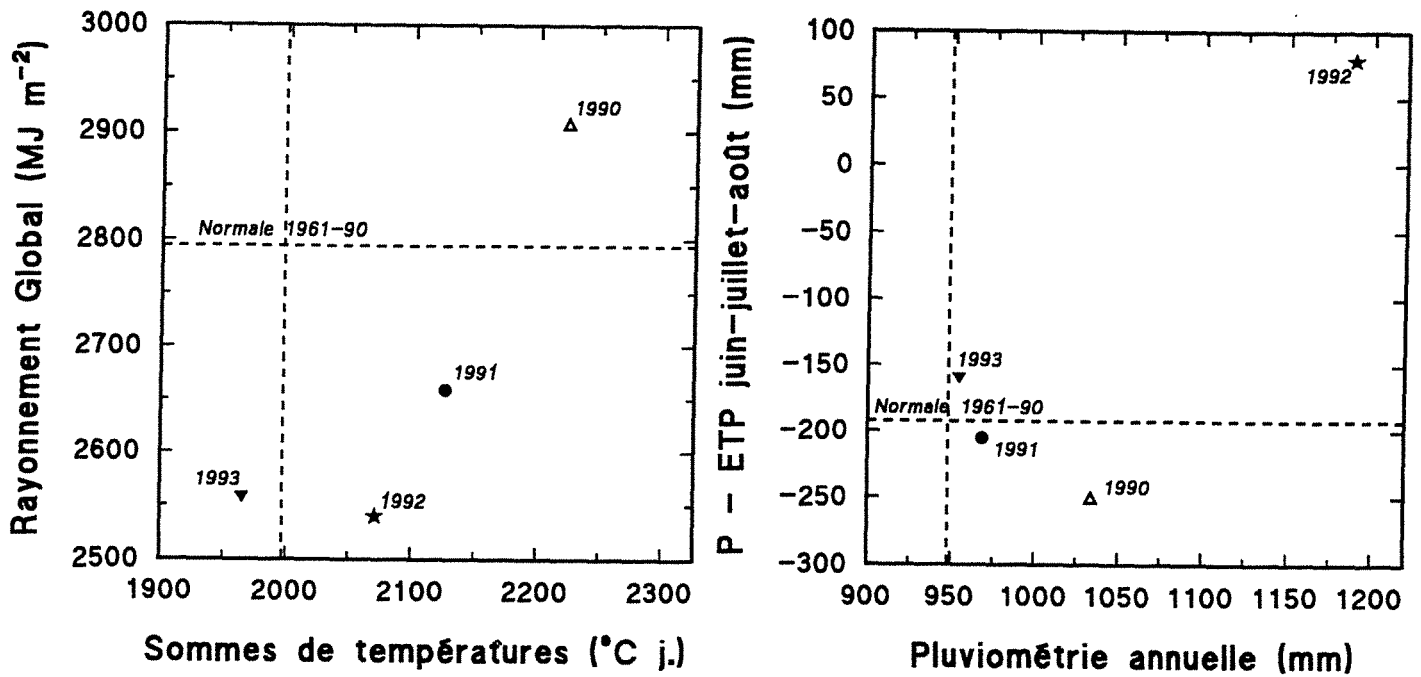


Figure 1.1 : Caractérisation climatique des 4 années d'essais à Onard (1990, 1991, 1992 et 1993). Comparaison avec les normales (1961-1990) de Mont-de-Marsan. Sources Météo France.

La somme de degré.jour est calculée du 1 mai au 10 octobre, le rayonnement global est cumulé du 1 mai au 30 septembre et le bilan hydrique P - ETP est réalisé du 1 juin au 31 août.

Tableau 1.5 : Caractéristiques physico-chimiques des sols des essais. Onard (40)

CARACTERISTIQUES		DAOUYE HORIZONS (cm)			PEDEPEYEROT HORIZONS (cm)		
		0-30	30-60	60-90	0-30	30-60	60-90
Argile	%	5.6	5.5	8.4	4.7	4.9	6.1
limon fin	%	8.6	8.8	12.1	8.1	7.7	9.5
Limon Grossier	%	9.1	9.5	10.5	7.8	7.1	8.0
Sable Fin	%	13.7	14.7	12.2	14.7	13.5	12.6
Sable Grossier	%	63.1	61.5	56.8	64.8	66.8	63.8
Carbone	%	1.08	0.53	0.30	0.95	0.49	0.41
Matières Organiques	%	1.85	0.91	0.51	1.63	0.84	0.71
N total	%	0.082	0.043	0.028	0.087	0.042	0.038
C/N		13.21	12.30	10.57	10.99	11.79	10.87
pH eau		6.0	5.7	5.0	6.2	6.0	5.6
pH Kcl		5.1	4.7	4.3	5.4	4.9	4.6
P2O5 Dyer	mg/kg	300	63	23	495	88	43
P2O5 Olsen	mg/kg	69	21	11	82	22	13
CEC	Cmol/kg	4.1	2.7	2.8	3.9	2.5	2.3
CaO échang.	mg/kg	550	225	100	675	275	225
Na2O échang.	mg/kg	73	46	128	52	45	57
MgO échang.	mg/kg	103	70	53	95	60	35
K2O échang.	mg/kg	128	95	95	143	90	85
S	Cmol/kg	2.97	1.5	1.23	3.34	1.61	1.34
S/CEC	%	73	55	44	86	65	57
Bore soluble eau	mg/kg	0.11	0.08	0.06	0.12	0.08	0.11
Cu EDTA	mg/kg	1.7	0.8	0.5	1.9	0.6	0.6
Mn EDTA	mg/kg	3.6	1.4	3.8	4.8	1.4	1.3
Zn EDTA	mg/kg	0.9	0.3	0.2	0.8	0.2	0.1

La région bénéficie d'un climat à tendance océanique, plutôt doux en hiver, assez chaud en été (température moyenne annuelle 12,9 °C, sommes de degré.jour au seuil 6 °C du 1er mai au 20 octobre de 2079 °C.jour et de 2212 °C.j du 21 avril au 31 octobre). La pluviométrie annuelle est relativement importante (950 mm) malgré un déficit hydrique estival (P-ETP) de 216 mm en moyenne.

Les conditions climatiques les plus importantes qui caractérisent les 4 années expérimentales peuvent s'analyser à partir de l'**annexe 1.1** et de la **figure 1.1**. Les sommes de degré.jour disponibles du 1er mai au 10 octobre sont supérieures à la normale, sauf pour 1993. Les quantités de rayonnement du 1er mai au 30 septembre sont déficitaires en 1991, 1992 et 1993 par rapport à la moyenne de Mont-de-Marsan. Les pluviométries annuelles sont normales en 1991 et 1993, importantes en 1990 (+ 86 mm, surtout à cause des fortes pluies d'automne) et très élevées en 1992 (+ 240 mm). Les déficits hydriques cumulés pour les mois de juin à août sont supérieurs à la normale en 1990, proches de la moyenne en 1991 et 1993 et inexistantes en 1992. Ces 4 années se caractérisent par une phase de drainage importante à l'automne.

b) Sol

Le site expérimental se situe sur une terrasse de l'Adour (rive droite). Le nom vernaculaire de cette unité pédologique est "Sables du Marsan" (Wilbert, 1986). Elle se caractérise par des sols sableux avec 5 à 9 % d'argile. Ces sols sont lessivés, avec une petite accumulation d'argile en profondeur mais pas d'aliots. Pédologiquement, ces sols sont classés en sols lessivés sableux à pseudogley de profondeur.

Les essais ont été implantés alternativement sur 2 parcelles présentant des caractéristiques assez proches. Les analyses présentées (**tableau 1.5**) correspondent aux essais réalisés en 1990 (parcelle Daouyé) et 1991 (parcelle Pedepeyerot). En 1992 et 1993, seules des analyses de contrôle de fertilité et la détermination de la teneur en azote minéral du sol ont été pratiquées.

c) Sites expérimentaux complémentaires

Pour valider certaines observations ou introduire une variabilité pédo-climatique, nous avons utilisé ponctuellement les résultats de certains dispositifs expérimentaux dont les caractéristiques sont résumées **tableau 1.6**.

1.1.3. Conduite des essais

Le **tableau 1.7** donne les informations spécifiques au déroulement des essais. Nous justifierons seulement certaines options.

Variété VOLGA (Pioneer France Maïs, hybride simple, groupe tardif). Les besoins en sommes de degré.jour seuil 6 °C sont : du semis à la floraison femelle de 1000 à 1025 °C.jour et de 1975 à 2000 °C jour du semis à la maturité (32 % H₂O dans les grains) (AGPM, 1994). Cette variété sert de témoin agronomique lors des essais variétaux pour l'inscription au catalogue français. C'est actuellement la variété la plus cultivée dans ce secteur et une des plus régulières.

Les densités de semis choisies permettent l'expression de fortes potentialités de rendement pour cette variété (90000 plantes ha⁻¹). Au-dessous de cette densité, le peuplement peut être un facteur limitant du rendement (Lorgeou et al., 1994a)

La fertilisation P et K pratiquée correspond aux préconisations régionales fournies d'après les essais de longue durée de l'INRA Bordeaux : 100-120 kg P₂O₅ ha⁻¹ et 100-140 kg K₂O ha⁻¹. Elle couvre les exportations par le grain, les "pertes" éventuelles par un lessivage et/ou une immobilisation.

Tableau 1.6 : Caractéristiques principales des essais complémentaires

Essai	Lieu Année	Réali- sateur	Traitements principaux	Variété	Composition granulométrique
Doses N - Culture intermédiaire	Onard (40) 1992	AGPM INRA Bx	5 doses N : 30N, 120N, 180N, 240N, 300N 2 couvertures hivernales : sans RGI, avec RGI	Volga	5.6 % argiles 76.8 % sables 1.85 % MO
Test NO3	Pierroton (33) 1993	INRA Bx	6 doses N : 30N, 80N, 130N, 180N, 230N, 280N 3 modalités apports : 230N semis, 180AT1, 230AT1	Volga	4.8 % argiles 92 % sables 4.4 % MO
Test NO3	La Côte st André (38) 1993	AGPM	6 doses N : 30N, 80N, 130N, 180N, 230N, 280N 3 modalités apports : 230N semis, 180AT1, 230AT1	Furio	17 % argiles 44 % sables 2.8 % MO
Test NO3	Bergerac (24) 1993	ITCF	6 doses N : 30N, 80N, 130N, 180N, 230N, 280N 3 modalités apports : 230N semis, 180AT1, 230AT1	Volga	15 % argiles 58.4 % sables 1.4 % MO
Test NO3	Satolas (69) 1993	ITCF	6 doses N : 30N, 80N, 130N, 180N, 230N, 280N 3 modalités apports : 230N semis, 180AT1, 230AT1	Volga	Limono Sableux Argileux
Test NO3	Négrepelisse (82) 1993	ITCF	6 doses N : 30N, 80N, 130N, 180N, 230N, 280N modalités apports : 230N semis, 180AT1, 230AT1	Volga	11 % argiles 62 % sables 0.7 % MO
Test NO3	Meyenheim (68) 1993	ITCF	6 doses N : 0N, 50N, 100N, 150N, 200N, 250N 4 modalités apports	Dea	14.5 % argiles 57 % sables 1.7 % MO
Test NO3	La jaillere (44) 1993	AGPM	6 doses N : 0N, 50N, 100N, 150N, 200N, 250N	Dea	15.3 % argiles 29.3 % sables 1.9 % MO

Tableau 1.7 : Renseignements principaux concernant le déroulement des expérimentations

ESSAI	Cinétique N	Cinétique 15N	Nitrate plante	Nitrate plante
Code essai	ONA90	ONA91	ONA92	ONA93
Site-année parcelle	Onard 1990 Daouyé	Onard 1991 Pedepeyerot	Onard 1992 Daouyé	Onard 1993 Pedepeyerot
Variété	VOLGA	VOLGA	VOLGA	VOLGA
Date semis	10-avr	15-avr	23-avr	20-avr
Date levée	28-avr	02-mai	01-mai	01-mai
Date Floraison	10-jul	24-jul	15-jul	15-jul
Date récolte grain	26-sep	01-oct	02-oct	08-oct
Densité récolte (plantes/ha)	89 300	93 750	93 750	93 750
Irrigation :				
Nbre passages	7	7	1	4
Quantité totale	175 mm	175 mm	25 mm	120 mm
Reliquat N minéral 0-90 cm présent au semis (écart-type)	71.6 kg N/ha (9.8 kg)	32.6 kg N/ha (1.9 kg)	27.3 kg N/ha (2.7 kg)	52.8 kg N/ha (14.6 kg)

Le désherbage permet de maîtriser complètement la population d'adventices. Les traitements sont à base d'atrazine ou d'alachlore en pré-levée, suivis par un traitement de post levée réalisé vers le stade 6 à 7 feuilles, à base de pyridate + atrazine.

L'irrigation est conduite par l'agriculteur et contrôlée certaines années par des tensiomètres. Le système d'irrigation est un enrouleur d'une portée maximale de 40 m. Les essais sont implantés dans la zone de plus grande régularité d'arrosage pour ce type de matériel (5 à 30 m environ). Nous n'avons pas réalisé de suivi hydrique par des mesures avec des sondes neutroniques sur les dispositifs. Un bilan hydrique indique que les quantités d'eau apportées par l'irrigation permettent de couvrir les besoins du maïs avec un excédent d'eau de 50 mm au maximum. La seule exception correspond à l'année 1990, où l'agriculteur a été obligé de "sauter" un tour d'eau début août à la suite d'un manque de disponibilité en eau. Il est indéniable que la culture a alors souffert d'un déficit hydrique (manque de 20 à 30 mm sur fin juillet-début août et de 70 mm si l'on intègre le mois de septembre). Les observations visuelles confirment ces calculs. Nous avons contrôlé les quantités d'azote apportées par l'eau d'irrigation. Elles sont comprises entre 1 et 8 kg N/ha pour 200 mm d'arrosage (teneur en N-NO₃ de 1 à 7 mg/l suivant les périodes du cycle).

Les essais sont installés sur des parcelles conduites en monoculture de maïs depuis plus de 15 à 20 ans. Les résidus de récolte sont broyés et laissés en mulch pendant toute la période hivernale ; au mois de mars, ils sont incorporés par un labour. En 1989, une interculture hivernale de trèfle incarnat a été réalisée par l'agriculteur, suite à un maïs doux (information connue après le début de l'essai). Les reliquats d'azote minéral dans le profil (0 à 0,90 m) sont généralement faibles. Par contre, les fournitures d'azote par le sol de 1990 ont été fortement influencées par l'incorporation de la culture intermédiaire. Les préparations superficielles sont effectuées au dernier moment avant le semis. L'état structural permet une colonisation racinaire excellente dans l'ensemble de l'horizon 0-30 cm. L'horizon 30-60 cm sur la parcelle Daouyé apparaît toujours un peu plus "massif", mais sans être un obstacle à l'enracinement profond puisque le système racinaire prospecte correctement l'horizon 60-90 cm, avec quelques racines descendant à plus de 1 m de profondeur (voir les résultats biomasse racinaire).

Au début du cycle, les essais n'ont jamais fait l'objet d'une attaque parasitaire. En revanche, en 1991, le semis a été suivi par une période importante de froid et d'humidité, retardant beaucoup la levée (sans pertes de plantules) et ralentissant fortement les premières périodes de développement de la culture. Ceci explique, pour partie, le décalage observé dans la réalisation des stades phénologiques de la culture par rapport aux autres années (même en utilisant une échelle en somme de températures). En 1992 et 1993, les cultures de nos essais comme celles de l'ensemble de la région, ont subi un dessèchement brutal du feuillage dans la semaine précédant le stade "ensilage 35 % MS plante entière". Ce dessèchement, dû à un champignon de type anthracnose, a pénalisé le remplissage des grains (poids des grains inférieurs de 10 % à ceux obtenus les années précédentes).

La taille des parcelles expérimentales est déterminée en fonction du nombre de prélèvements nécessaires pour l'établissement des cinétiques (de l'ordre de 12 rangs de maïs sur 15 mètres => 150 à 200 m²).

1.2. OBSERVATIONS ET MESURES

1.2.1 Sol

Caractéristiques physico-chimiques du sol

Les caractéristiques physico-chimiques des sols ont été déterminées sur des échantillons constitués par le mélange de 12 carottes de terre par horizon. Sur les parcelles de Daouyé et de Pedepuyrot, les mesures ont été effectuées sur 4 échantillons indépendants par horizon. Les analyses ont été réalisées par le Laboratoire d'Analyses des Sols de l'INRA (Arras).

N minéral des sols

Les prélèvements sont effectués sur une profondeur totale de 0,90 m, par horizon de 0,30 m. Le jour du semis, un échantillon moyen par bloc est constitué par le mélange de 10 à 12 carottes par horizon. Pour le suivi de l'azote minéral en cours d'expérimentation (essai ONA91) et les mesures de reliquat de N minéral après la récolte du maïs, un échantillon moyen par micro-parcelle provient du mélange de 6 carottes par horizon, prélevées à 0,20 m du rang.

Suivant le cas, l'extraction et le dosage de N minéral ont été réalisés par le laboratoire de la CACG (Compagnie d'Aménagement des Coteaux de Gascogne à Tarbes) ou à la Station d'Agronomie. Les extractions de N minéral sont effectuées sur le sol frais. La solution d'extraction (solution KCl 1 molaire) est utilisée avec un rapport d'extraction solide/liquide de 1/2 ou 1/5 (CACG), sachant que dans cette gamme, le rapport d'extraction n'influence pas les résultats (Sterckeman et Ciesielski, 1991). Le temps d'agitation a été fixé à 30 mn.

Après filtration, le dosage d'azote nitrique et ammoniacal se fait par colorimétrie en flux continu. Les nitrates sont réduits en nitrites, en milieu alcalin, par le sulfate d'hydrazine en présence de sulfate de cuivre comme catalyseur et à 37 °C. Cette technique de réduction des nitrates donne une répétabilité des mesures légèrement supérieure à la réduction sur une colonne de cadmium (Adamowicz et al., 1982). Les nitrites formés réagissent avec la sulfanilamide en milieu acide pour former un composé diazoté qui forme avec le chlorure de N-(1-naphtyl)éthylènediamine un complexe rose (Markus et al., 1985 ; Guiot et al., 1992). La mesure est effectuée à 520 nm.

L'ammonium est dosé après formation d'un complexe coloré (réaction de Berthelot) entre l'ion ammonium, un phénol et le chlore libéré par le dichloroisocyanurate de sodium. La réaction se déroule en milieu alcalin, avec du nitroprussiate de sodium comme catalyseur (Keeney et Nelson, 1982 ; Markus et al., 1985). L'intensité de la coloration bleue est mesurée à 660 nm.

1.2.2. Plantes

a) Notation des stades

Une parcelle est au stade indiqué lorsque 50 % des plantes atteignent ce stade. Avant la floraison, l'échelle phénologique utilisée est basée sur le nombre de feuilles visibles : une feuille est considérée comme visible lorsque l'extrémité apicale du limbe pointe hors du cornet formé par les feuilles précédentes (Girardin et al., 1986). Cette échelle est différente de celle utilisée le plus couramment aux U.S.A. (Ritchie et Hanway, 1989) et qui repose sur le comptage des feuilles étalées (ligule visible). Pour tenir compte des premières feuilles qui disparaissent rapidement après sénescence, on repère par baguage différents étages foliaires sur des séries de plantes.

Au stade 9 feuilles visibles, qui correspond à peu près au stade d'initiation de la panicule pour la variété Volga (stade B sur l'échelle basée sur la morphologie du bourgeon terminal d'après Gay et Ménétrier, 1978 et Ruget et Duburcq, 1983 - stade atteint lorsque 50 % de feuilles sont visibles, Gay, 1980), l'apex se trouve encore juste au niveau du sol. Il faut attendre le stade 11-12 feuilles visibles pour que la tige commence son élongation rapide et se situe à 4-7 cm au-dessus du niveau du sol.

b) Prélèvements de plante pour les cinétiques d'accumulation de matière sèche et d'azote

Daughtry et Hollinger (1984) ont montré que la variabilité individuelle entre plantes consécutives était importante. Des déterminations de poids sec sur 20 plantes consécutives donnent des coefficients de variation d'environ 20 % au stade 7 feuilles ligule visible et d'un peu moins 15 % à la floraison. Cette variabilité individuelle est du même ordre de grandeur que celle constatée par Edmeades et Daynard (1979). Pour contrôler en partie cette hétérogénéité, la plupart des auteurs prélèvent plusieurs placettes de n plantes : 4 x 5 plantes consécutives (Sayre, 1948) ; 2 x 6 plantes (Hanway, 1962) ; 10 plantes au stade juvénile, 2 plantes en fin de cycle choisies parmi les plus belles pour déterminer les besoins

maximaux (Courpron et Tauzin, 1971) ; 3 x 10 plantes (Varlet-Grancher, 1982) ; 4 x 7 plantes consécutives (Lubet et Juste, 1985) ; 4 x 2 plantes (Karlen et al., 1987).

Le plan d'échantillonnage que nous avons retenu a pour but de contrôler la variabilité du peuplement mais sans mesurer la variabilité individuelle. Il consiste à prélever sur chaque bloc, les plantes sur environ 2 mètres de long. La longueur est déterminée en fonction de la densité réelle mesurée sur chaque essai afin de prélever un nombre constant de plantes. Ainsi, le nombre de plantes prélevées sur 2 m est de 15 pour une densité de 93750 plantes ha⁻¹. Pour chaque traitement, on a donc 4 répétitions de 15 plantes chacune. L'échantillonnage ainsi réalisé est basé sur un nombre de plantes bien supérieur aux échantillonnages pratiqués par de nombreux auteurs dans des études cinétiques. La précision des mesures de biomasse est difficile à estimer, mais les coefficients de variation que nous avons obtenus après analyse de variance (écart-type résiduel / moyenne générale), sont compris entre 5 et 10 %. Ils peuvent atteindre 15 % à des stades juvéniles.

Les placettes correspondant à différentes dates de prélèvement sont espacées d'au moins 1,5 à 2 m sur le rang et sont séparées de 1 à 2 rangs pour éviter les effets "lucarne". Les plantes sont coupées au niveau du sol. Après la détermination du poids frais des plantes d'une placette, on prélève aléatoirement 6 plantes (tiges + feuilles) qui vont servir aux différentes déterminations. Les plantes sélectionnées sont découpées (stade jeune) ou broyées. Dans ce dernier cas, une aliquote est prélevée après un mélange soigneux. Elles sont pesées et mises à sécher dans une étuve ventilée à 80°C pendant 72 heures et pesées pour déterminer la matière sèche (% MS). Après la floraison, les épis sont séparés des plantes et sont traités séparément des tiges + feuilles. Chaque échantillon est ensuite broyé très finement avec des grilles dont les mailles ont un diamètre de 1 mm. Les dosages d'azote sont réalisés sur les poudres végétales.

c) Dissection des plantes

Au stade floraison femelle et à maturité physiologique (humidité des grains voisine de 32 %), 4 plantes par micro-parcelle sont prélevées au hasard parmi les 15 plantes coupées. Les organes de ces plantes sont séparés : feuilles (limbes + gaines), tiges, panicule, spathes + pédoncule de l'épi, épi. Après séchage à 80 °C pendant 72 heures et détermination du poids sec, l'épi est séparé en rafle et grains. Tous les échantillons sont broyés pour analyse.

d) Biomasse racinaire

Des mesures de biomasse racinaire ont été réalisées à la floraison femelle en 1990 sur 2 traitements (50N et 240 N avec 2 répétitions seulement) et à 4 dates en 1991 (11 juin - stade 10 feuilles, 9 juillet - stade 16 feuilles, 16 juillet - 7 jours avant la floraison femelle, 24 septembre - ensilage 35 % MS) sur 2 traitements (30N et 240N) avec 3 répétitions. Pour des raisons de disponibilités "humaines" au cours de l'été, nous n'avons pas effectué les mesures 2 à 3 semaines après la floraison, quand la biomasse racinaire est à son maximum (Mengel et Barber, 1974).

La technique utilisée correspond à des prélèvements de monolithes de sol selon la technique décrite par Lubet et Juste (1985). Après creusement d'une fosse de 1 m à 1,30 m de profondeur, on découpe perpendiculairement à la ligne de semis, des parallélépipèdes de terre que l'on récupère soigneusement. Les dimensions sont déterminées en fonction de la densité du peuplement : 0,80 m de long (0,40 m de chaque côté de la plante), 0,140 m en 1990 et 0,133 m en 1991 de largeur. La plante est située exactement au centre du rectangle défini.

La profondeur des horizons a été différente les 2 années :

- 1990 : horizon A : 0 - 0,28 m, B : 0,28 - 0,50 m, C : 0,50 - 0,75 m, D : 0,75 - 1,00 m pour tenir compte des horizons pédologiques,
- 1991 : 3 ou 4 couches de terre de 0,30 m d'épaisseur. La profondeur totale prélevée a été de 0,90 m sur 30N et 1,20 m sur 240N (en fonction des racines visibles).

Après les prélèvements de sol, les racines sont lavées par brassage et décantation dans une bétonnière. Elles sont récupérées sur des tamis et séparées des autres débris organiques à la pince brucelle. Des lavages répétés sont encore nécessaires pour décrocher les particules de terre. Le poids sec est déterminé par passage à l'étuve à 80 °C. Les taux de cendres, obtenues par passage dans un four à moufle à 550 °C pendant 5 h, sont en moyenne de $15,1 \pm 3,9$ % ($n=12$). Ceci confirme que le lavage a été assez poussé car les taux de cendres dans les parties aériennes se situent généralement entre 15 % au stade juvénile et 5 % en fin de cycle (Varlet-Grancher, 1982).

En 1991, lors des 2 premières dates de mesures, les racines ont été prélevées en creusant de petites fosses et en exerçant une traction verticale sur les plantules. Pour éviter la rupture des racines, on soulève le sol en passant un outil en dessous de la zone d'enracinement et en exerçant un effet de levier. On récupère par cette technique la très grosse majorité des racines, le pourcentage de pertes n'étant sans doute pas plus important que les erreurs commises au cours d'un tri de racines suite à un prélèvement par monolithe.

Des profils racinaires (Tardieu et Manichon, 1987) ont été effectués avec des grilles à maille carrée de 2 cm. Ils indiquent une répartition en terme d'impact de racine de 60 %, 15-20 % et 20-25 % dans les horizons A, B et C respectivement au stade floraison. L'horizon B apparaît généralement plus "massif" avec une colonisation racinaire moins dense, sans être un obstacle pour un enracinement profond.

e) Surface foliaire

Les mesures de surface foliaire sont toujours réalisées sur la même placette pour toutes les dates. Elles portent sur 10 plantes consécutives par micro-parcelle sur 1 bloc (1993) ou sur 2 blocs (1990, 1991 et 1992). Devant la bonne homogénéité des mesures sur les blocs 1 et 2, nous avons regroupé les résultats des 2 blocs et calculé la moyenne à partir des 20 plantes. D'après Daughtry et Hollinger (1984), les coefficients de variation obtenus au niveau de la surface foliaire sont de l'ordre de 10 % pour des mesures faites sur 20 plantes (14 % à des stades jeunes, 7 % à la floraison). Un nombre minimal de 23 plantes est nécessaire pour détecter une différence significative de 10 % de la surface foliaire au seuil α de 5 %. Les coefficients de variation (CV) que nous avons obtenus lors de nos mesures sur 20 plantes sont généralement compris entre 10 % (stade juvénile) et 5 % (floraison). Des mesures sur seulement 10 plantes (1993) diminuent la précision (CV entre 10 et 15 %), mais peuvent être un bon compromis entre la précision recherchée et le temps de travail.

Pour tenir compte des feuilles basales qui disparaissent rapidement, les étages foliaires sont repérés par la pose de bagues. La surface foliaire est déterminée d'après la mesure de la longueur et de la largeur de chaque feuille, en tenant compte d'un coefficient k pour passer de la surface d'un rectangle à la surface réelle de la feuille. McKeen (1964) trouve des valeurs de $0,73 \pm 0,04$. Comme la plupart des auteurs, nous avons utilisé le coefficient $k = 0,75$, établi par Montgomery (1911, cité par McKeen) et vérifié par Linvill et al. (1978). Lorsque les feuilles ne sont pas complètement dégagées du cornet, nous avons mesuré la longueur visible et la plus grande largeur et utilisé un coefficient de 0,50 (Dorvillez et al., 1990).

La surface des feuilles est cumulée par plante en ne tenant compte que des parties vertes. Elle est exprimée par unité de surface du sol en intégrant la densité réelle. Les mesures sont effectuées avec un pas de temps de 7 à 14 jours. Après la floraison, des observations régulières sont réalisées pour noter les feuilles devenues sénescentes, c'est à dire ayant une chlorose > 50 %. Les conditions climatiques n'ont pas toujours permis une mesure aux mêmes dates que les prélèvements de biomasse. Des interpolations linéaires sont alors réalisées.

f) Analyse de l'azote total

L'analyse de l'azote dans les poudres végétales est basée sur une attaque de type Kjeldahl au Laboratoire de l'AGPM. La méthode n'inclue que partiellement les nitrates présents dans les échantillons (Bremner et Mulvaney, 1982 ; Guiraud et Fardeau, 1977). A la station d'Agronomie, nous utilisons une technique modifiée, adaptée à la micro-digestion en tube de 75 ml et permettant l'analyse des autres éléments majeurs (P, K, Mg) et de certains oligo-éléments. La prise d'essai est de 100 à 250 mg de poudre suivant la teneur prévisible. La minéralisation est réalisée par H₂SO₄ en présence de H₂O₂ seulement (Oliver, 1979), à haute température (330 °C). Le dosage de l'ammonium a lieu sur une chaîne colorimétrique en flux continu selon le même principe que pour l'ammonium extrait des sols.

Cette minéralisation étant différente de la technique Kjeldahl, nous avons évalué ses possibilités de récupération des nitrates par comparaison avec des méthodes N "total" incluant une phase de réduction des nitrates. Deux essais ont été réalisés avec 2 techniques de réduction des nitrates, la phase minéralisation étant identique (attaque par H₂SO₄ + H₂O₂) :

- Minéralisation "classique" : pas de phase de réduction,
- Adaptation de la méthode Goyal et Hafez (1990) : réduction des nitrates par CuCl₂ et Zn métal,
- Adaptation de la méthode Eastin (1978) : réduction des nitrates par de l'acide salicylique.

Les résultats sont présentés **tableau 1.8**. Seule la technique de Goyal et Hafez (1990) permet de récupérer la totalité des ajouts de nitrates (0,5 - 1,0 et 2 % d'ajouts dans une poudre contenant 1,30 % d'azote total). La méthode à l'acide salicylique ne permet de retrouver que 70 à 80 % des ajouts. Avec la méthode classique, on récupère 34 à 46 % des ajouts. Les techniques incluant une phase de réduction des nitrates sont beaucoup plus longues et très délicates d'utilisation en micro-digestion à cause de la formation de mousses pouvant entraîner des pertes.

Tableau 1.8 : Comparaison des taux de récupération de N-NO₃ par 3 techniques de minéralisation des poudres végétales.

Résultats de 1 essai. Des résultats comparables ont été obtenus avec 1 autre essai indépendant (3 répétitions par traitements).
 Méthode classique : minéralisation (H₂SO₄ + H₂O₂) sans phase de réduction des nitrates
 Méthode Goyal et Hafez (1990) : phase de réduction avec Zn métal et CuCl₂, puis minéralisation H₂SO₄ + H₂O₂
 Méthode Eastin (1978) : phase de réduction par l'acide salicylique, puis minéralisation H₂SO₄ + H₂O₂
 Poudre végétale : échantillon servant de standard interne Teneur N = 12,9 ± 0,23 mg/g
 Ajouts de N-NO₃: solution KNO₃, mélangée à la poudre, les échantillons étant séchés pour éviter un effet "dilution" des réactifs.

Méthodes AJOUTS	Classique		Goyal et Hafez (1990)		Eastin (1978)	
	Teneur N "Total"	Taux de récupération des ajouts en %	Teneur N "Total"	Taux de récupération des ajouts en %	Teneur N "Total"	Taux de récupération des ajouts en %
	mg/g		mg/g		mg/g	
Poudre + 0 mg/g N-NO ₃	12,67 ± 0,27	-	13,03 ± 0,67	-	12,98 ± 0,27	-
Poudre + 5 mg/g N-NO ₃	14,92 ± 0,13	45 %	18,66 ± 0,41	113 %	16,51 ± 0,17	71 %
Poudre + 10 mg/g N-NO ₃	17,25 ± 0,56	46 %	22,89 ± 0,62	99 %	20,91 ± 0,64	79 %
Poudre + 20 mg/g N-NO ₃	19,53 ± 1,51	34 %	32,11 ± 2,31	95 %	28,24 ± 2,55	76 %

Du fait du nombre d'échantillons à analyser (1500 à 2000 par campagne), nous avons conservé la technique de minéralisation classique. Les valeurs peuvent donc être légèrement plus faibles que la teneur en N total réel, surtout dans le cas d'échantillons très riches en nitrate.

Les coefficients de variation mesurés pour l'ensemble de la détermination (pesée + minéralisation + dosage) sur 2 échantillons servant de standard interne sont de l'ordre de 2 à 2,5 % (n=50).

g) Détermination du rendement en grain et des composantes

La récolte grain a été réalisée mécaniquement sur 1 rang central de 20 m de long (essais 1992) ou de 15 m (essai 1993). Pour les années 1990 et 1991, la récolte des épis est effectuée manuellement sur les 2 rangs centraux (2 fois 8 m de long). Après égrenage et pesée, un échantillon de grains est prélevé. L'humidité des grains est déterminée après un passage à l'étuve à 130°C pendant 36 heures. Les résultats de rendement en grain sont exprimés aux normes ($q \text{ ha}^{-1}$ à 15 % H_2O). Pour les dosages d'azote, les grains sont séchés à 80°C et broyés.

Les composantes du rendement sont déterminées sur un échantillon d'épis prélevé le jour de la récolte. Le nombre de rangs par épi et le nombre de grains par rang sont obtenus par comptage sur 20 épis par microparcelle (1992 et 1993) ou sur 60 épis (1990 et 1991) par microparcelle. Le poids de 1000 grains est déterminé sur 2 ou 3 lots indépendants de 100 grains par échantillon et le résultat moyen est exprimé à 15 % H_2O .

h) Etude avec ^{15}N

En 1991, un marquage des apports d'engrais par du ^{15}N a été réalisé de manière à établir les cinétiques de prélèvement de l'azote de l'engrais et du sol. Le protocole a été déterminé en relation avec Mr Mary et Mme Recous de l'INRA Station d'Agronomie de Laon. L'étude étant basée sur une cinétique, la taille des microparcelles recevant du ^{15}N a été fixée en fonction du nombre de dates de prélèvement : soit 2 m sur 13 rangs (écartement 0,80 m) \Rightarrow 20,80 m^2 . L'intégration des placettes ^{15}N au dispositif ^{14}N a pour but d'éviter au maximum un biais dû aux différences de sol entre les résultats ^{15}N et ^{14}N .

L'azote 15 est apporté sous forme nitrate d'ammonium (excès isotopique 10,20 % atome). L'excès a été déterminé pour apporter, suivant les doses d'engrais, la même quantité d'azote marqué par micropacette soit 384,60 g $^{15}\text{N} \text{ ha}^{-1}$. Le niveau de marquage est assez faible car l'étude a pour objectif de suivre seulement l'azote engrais dans des compartiments où les niveaux de dilution seront assez faibles (N plante, N minéral sol). Les excès obtenus selon les différentes doses et techniques d'apport sont (valeurs obtenues par dosage des solutions d'engrais qui ont été constituées) :

- traitement 30N :	1,262 %	marquage de l'apport réalisé juste après la levée
- traitement 100N :	0,546 %	marquage de l'apport 70 kg N/ha au stade 10 feuilles
- traitement 240N :	0,1818 %	marquage de l'apport 210 kg N/ha au stade 10 feuilles
- traitement 240AT4 :	0,1618 %	marquage de chaque apport : 30 kg N au semis et 5 apports de 42 kg N/ha tout au long du cycle.
- traitement 240CAR1 :	0,1818 %	marquage de l'apport 210 kg N/ha au stade floraison
- traitement 240CAR2 :	0,1818 %	marquage de l'apport 210 kg N/ha au stade flor. +14 jours

Les apports ont été réalisés sous forme liquide avec un pulvérisateur à pression préalable, équipé d'une buse à jet pinceau et d'un cache de protection. L'engrais était localisé dans l'inter-rang (jusqu'à 5-10 cm du rang). La dose totale est appliquée en 3 passages successifs, suivis par 2 passages pour rincer le pulvérisateur et assurer un bon contact avec le sol. Les dates d'apport ont été suivies soit par une petite pluviométrie soit par un tour d'eau d'irrigation (apports tardifs) de manière à localiser l'engrais au contact des racines.

Les placettes de prélèvement sont constituées de 7 plantes (0,93 m au centre du rang de 2 m de long). Le nombre de prélèvements a été de 7 sur le traitement 30N, de 6 sur 100N, 240N et 240AT4 et de 4 sur 240CAR1 et 240CAR2 (premier prélèvement à la floraison). A certaines dates, les racines ont été prélevées sur ces mêmes placettes (bol racinaire seulement) pour effectuer les dosages de N et de ^{15}N .

Les plantes subissent les mêmes préparations que celles décrites précédemment. Après dosage de l'azote total, les déterminations des excès isotopiques ont été effectuées à l'INRA Laon par Mr Delfosse avec un spectromètre de masse VG/SIRA 9. Nous utiliserons la terminologie définie par Guiraud (1984).

Excès isotopique : différence entre l'abondance isotopique de l'échantillon et celle d'un étalon de référence, l'abondance isotopique étant le rapport de l'isotope à l'ensemble des isotopes du même corps chimique. Pour l'azote, l'étalon de référence est l'azote de l'air dont l'abondance isotopique est de 0,3663 % : $E \% = A \% - 0,3663$.

Coefficient Réel d'Utilisation (CRU) : proportion d'azote de la plante provenant de l'engrais par rapport à la quantité d'azote apportée par l'engrais : $CRU = QN_{prel} * Epl / F * Ef$
avec QN_{prel} : quantité totale d'azote prélevée par la plante ; F : quantité d'azote apportée par l'engrais ; Epl et Ef : excès isotopique de la plante et de l'engrais respectivement.

Quantité d'azote prélevée par la plante venant de l'engrais : $QN_{prel}F$. C'est la quantité d'azote présent dans la plante issue de l'engrais : $QN_{prel}F \text{ (kg ha}^{-1}\text{)} = QN_{prel} * (Epl / Ef)$

Nitrogen derived from fertilizer (Ndff %) : pourcentage d'azote de la plante provenant de l'engrais apporté : $Ndff \% = (QN_{prel}F / QN_{prel}) * 100$ soit $Ndff \% = (Epl / Ef) * 100$

Parallèlement, un suivi de l'azote minéral du sol a été réalisé sans les micro-parcelles 15N, mais les résultats ne seront pas présentés dans le cadre de ce travail.

1.3 . TRAITEMENTS STATISTIQUES DES DONNEES

Les traitements sont disposés en randomisation totale dans un dispositif à 4 blocs. La plupart des résultats ont été traités par analyses de variance à 1 facteur étudié et 1 facteur contrôlé, date par date. Les résultats provenant d'études cinétiques, les tests de comparaison de moyennes ont surtout été utilisés pour confirmer les tendances observées. Les tests de comparaison multiples de moyennes sont dans l'ensemble très controversés par les statisticiens, notamment celui permettant de déterminer la plus petite différence significative (p.p.d.s. ou L.S.D. en anglais). Ce test pose certains problèmes sur le plan statistique quand le nombre de moyennes à comparer est élevé (Snedecor et Cochran, 1971). Il est alors préférable d'utiliser le test de Newman-Keuls qui en gardant le risque de 1er espèce (α) constant, assure le meilleur équilibre entre les deux risques d'erreur α et β (Dagnélie, 1969). Toutefois, du fait de la facilité de représentation graphique de la LSD et de son utilisation très importante dans les publications internationales, nous l'avons choisie pour faciliter l'analyse graphique des résultats des cinétiques. Sauf exception, le seuil du risque α a été fixé à 5 %.

Dans le cas de résultats plus statiques (rendement-grain) et afin de comparer des groupes de traitements, nous avons utilisé le test de Newman-Keuls. Les comparaisons orthogonales (contrastes) qui permettent de décomposer la variance factorielle selon les comparaisons prévues dans le protocole (Philippeau, 1977) ont permis d'analyser les effets des modalités d'apport.

Un grand nombre de résultats ont été analysés par des techniques de régression linéaire et non linéaire. Le logiciel ayant permis les ajustements en régression non linéaire (FIG. P de Biosoft, 1991) utilise l'algorithme d'itération de Marquardt qui est considéré comme un des plus robustes dans ce type de calcul (Tomassone et al., 1983). Le modèle mathématique a été choisi en tenant compte de la répartition des résidus (analyse graphique, test des signes, etc...) et de la part de la variance expliquée par le modèle (R^2), en sachant que nous avons toujours privilégié les modèles ayant le plus faible nombre de paramètres, de manière à réduire l'intervalle de confiance sur leurs estimations (Tomassone et al., 1993). A noter aussi que nous avons travaillé sur les moyennes des traitements ($n = 4$) plutôt que sur les valeurs des microparcelles lors de l'établissement des relations entre variables.

CHAPITRE 2

MODÉLISATION DE LA CROISSANCE POTENTIELLE DES CULTURES IRRIGUÉES DE MAÏS EN AQUITAINE

the 1990s, the number of people in the UK who are employed in the public sector has increased from 10.5 million to 12.5 million (12% of the population).

There are a number of reasons why the public sector has expanded in the UK. These are:

- (1) The ageing population has increased the demand for health and social care services.
- (2) The increasing demand for education services.
- (3) The increasing demand for housing services.

There are also a number of reasons why the public sector has contracted in the UK. These are:

- (1) The increasing demand for private health and social care services.
- (2) The increasing demand for private education services.
- (3) The increasing demand for private housing services.

The public sector has also contracted in the UK because of the increasing demand for private services.

The public sector has also contracted in the UK because of the increasing demand for private services.

The public sector has also contracted in the UK because of the increasing demand for private services.

The public sector has also contracted in the UK because of the increasing demand for private services.

The public sector has also contracted in the UK because of the increasing demand for private services.

The public sector has also contracted in the UK because of the increasing demand for private services.

The public sector has also contracted in the UK because of the increasing demand for private services.

The public sector has also contracted in the UK because of the increasing demand for private services.

The public sector has also contracted in the UK because of the increasing demand for private services.

The public sector has also contracted in the UK because of the increasing demand for private services.

The public sector has also contracted in the UK because of the increasing demand for private services.

The public sector has also contracted in the UK because of the increasing demand for private services.

The public sector has also contracted in the UK because of the increasing demand for private services.

The public sector has also contracted in the UK because of the increasing demand for private services.

The public sector has also contracted in the UK because of the increasing demand for private services.

The public sector has also contracted in the UK because of the increasing demand for private services.

The public sector has also contracted in the UK because of the increasing demand for private services.

The public sector has also contracted in the UK because of the increasing demand for private services.

The public sector has also contracted in the UK because of the increasing demand for private services.

The public sector has also contracted in the UK because of the increasing demand for private services.

The public sector has also contracted in the UK because of the increasing demand for private services.

The public sector has also contracted in the UK because of the increasing demand for private services.

The public sector has also contracted in the UK because of the increasing demand for private services.

Introduction

Pour analyser les effets de la nutrition azotée sur un peuplement de maïs, il faut caractériser le fonctionnement du couvert dans son état potentiel ; c'est-à-dire en l'absence du facteur limitant azote. Comme la plupart des autres facteurs de production ne sont pas limitants (eau, alimentation minérale autre que N, densité), les indicateurs de l'élaboration du rendement pourront être considérés comme simplement limités par les conditions climatiques de l'année car les essais sont réalisés sur le même sol.

Un schéma d'analyse de la croissance potentielle d'un couvert végétal est nécessaire pour hiérarchiser les différents facteurs et conditions de croissance. Nous avons préféré utiliser un **modèle de croissance basé sur l'interception du rayonnement solaire** (Monteith, 1977 ; Varlet-Grancher, 1982 ; Gosse et al., 1986 ; Russel et al., 1989), plutôt que de retenir un modèle complexe qui intègre l'ensemble des mécanismes connus de production : échelle phénologique, morphogénèse, mise en place du couvert foliaire, photosynthèse, élaboration du rendement, alimentation hydrique,... comme, par exemple, CERES-Maize (Jones et Kiniry, 1986). Dans ces modèles, le couvert végétal intercepte le rayonnement solaire et le convertit par la photosynthèse en énergie chimique potentielle. Cela définit une offre globale en carbone au niveau de la plante utilisable pour les fonctions du métabolisme (respiration, stockage, ...) et de la croissance des organes.

Ce modèle intègre 3 fonctions principales :

- un sous-modèle "phénologie" qui décrit la mise en place des organes, notamment des capteurs foliaires qui sont sous le contrôle de la température,
- un module "production de biomasse" en fonction du rayonnement photosynthétique. Le fonctionnement du peuplement est étudié à 2 niveaux :
 - ↳ efficacité en tant que capteur du rayonnement avec le rôle-clef de la surface foliaire (cinétique de mise en place, géométrie foliaire, vitesse de sénescence, ...)
 - ↳ efficacité de la transformation de l'énergie absorbée en matière sèche totale,
- un sous-modèle "répartition des assimilats" qui permet d'allouer aux différents organes de la plante la matière sèche totale produite, selon des priorités qui ne sont pas encore bien maîtrisées (relations sources-puits).

Dans un premier temps, nous présenterons les bases théoriques du sous-modèle "production de biomasse". Ensuite, l'analyse des résultats de 4 années d'expérimentation permettra de déterminer des valeurs "potentielles" pour la plupart des indicateurs biologiques, qui seront alors intégrés au modèle de fonctionnement du couvert en situation de nutrition azotée non limitante.

Encadré 1 : Bilan radiatif du rayonnement solaire sur une culture

1- Bilan radiatif du rayonnement utile à la photosynthèse :

$$PARa = PARo - PART - PARr + PARrs \quad (2.1)$$

avec :

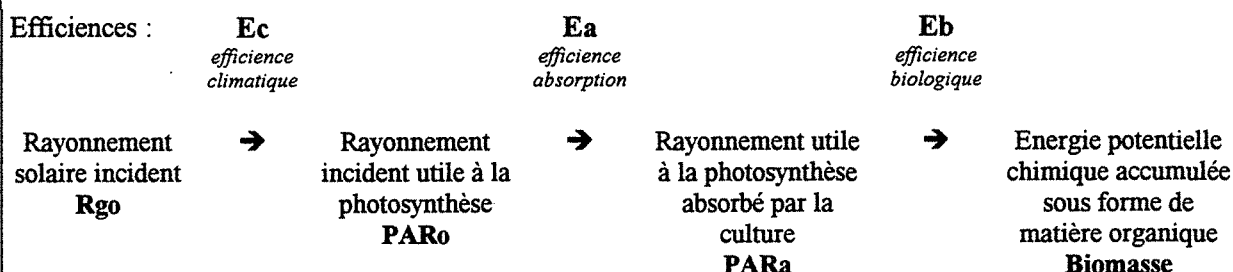
PARa : Rayonnement solaire utile à la photosynthèse absorbé par la végétation,
 PARo : Rayonnement solaire incident utile à la photosynthèse incident,
 PART : Rayonnement solaire utile à la photosynthèse transmis au sol,
 PARr : Rayonnement utile à la photosynthèse réfléchi par l'ensemble sol-culture,
 PARrs : Rayonnement utile à la photosynthèse transmis, réfléchi par le sol.

2- Rayonnement intercepté :

$$PARi = PARo - PART \quad (2.2)$$

avec PARi : Rayonnement utile à la photosynthèse intercepté par le couvert (MJ/m²).

3- Efficacités énergétiques (Varlet-Grancher, 1982)



↳ **Efficacité climatique (Ec)**: c'est le rapport entre le rayonnement utile à la photosynthèse (PARo) et le rayonnement global incident (Rgo)

$$Ec = PARo/Rgo \quad (2.3)$$

avec PARo et Rgo en MJ/m².

↳ **Efficacité de l'absorption (Ea) ou efficacité de l'interception (Ei)** : Le rapport du rayonnement absorbé ou intercepté utile à la photosynthèse au rayonnement incident utile à la photosynthèse permet de définir l'efficacité du couvert végétal pour absorber ou intercepter le rayonnement solaire.

$$Ea = PARa / PARo \quad (2.4)$$

↳ **Efficacité biologique (Eb) ou efficacité de la conversion de l'énergie solaire en matière organique** : C'est le rapport entre l'énergie chimique potentielle de la matière sèche totale de la plante (MST) et l'énergie utile à la photosynthèse absorbé par le couvert.

$$Eb = c * MSTj / PARa \quad (2.5)$$

c : capacité calorifique de la MST (en MJ/g),
 MSTj : production journalière de matière sèche totale (en g/m²),
 PARa : Rayonnement journalier utile à la photosynthèse absorbé par le couvert végétal (en MJ/m²).
 Sous cette forme, Eb est bien une efficacité puisque sans dimension.

2.1 BASES THEORIQUES DU MODELE DE CROISSANCE POTENTIELLE

Les bases théoriques de cette approche ont été développées par différents auteurs (Varlet-Grancher, 1982 notamment). Des synthèses récentes ayant été réalisées (Varlet-Grancher et al., 1989 ; Varlet-Grancher et al., 1993), nous présenterons seulement les grands principes.

2.1.1 Bilan radiatif d'un couvert

Le rayonnement solaire global (R_g) arrivant sur un plan horizontal à la surface du sol est la somme des rayonnements direct et diffus dans la gamme des longueurs d'onde 300-3 000 nm. Seul le rayonnement compris dans la gamme spectrale 400-700 nm est considéré comme le rayonnement utile à la photosynthèse (PAR : Photosynthetically Active Radiation). Le PAR peut être mesuré et exprimé en flux de photon puisque la photosynthèse est un processus quantique (QPAR : mole de photons/m²/s).

L'étude du bilan énergétique du fonctionnement des cultures nécessite toutefois une expression sous forme d'énergie : quantité d'éclairement énergétique, EPAR en Mégajoule/m² (MJ/m²). Dans la suite, nous n'utiliserons que des expressions relatives à des processus énergétiques et, pour simplifier, on retiendra le terme PAR.

Le couvert végétal n'absorbe pas tout le rayonnement solaire utile à la photosynthèse. Le bilan radiatif complet permet de déterminer le rayonnement solaire utile à la photosynthèse *absorbé* par la végétation PAR_a (schéma 2.1, équation 2.1). Ce bilan radiatif est le seul qui soit théoriquement correct, mais il nécessite la mise en place de nombreux capteurs, dont la mise en oeuvre présente des difficultés méthodologiques non négligeables. Il est donc rarement établi.

Une première simplification a été proposée en négligeant le rayonnement réfléchi par le sol, EPAR_r (Gallagher et Biscoe, 1978). De nombreux auteurs mesurent seulement 2 paramètres : PAR_o et PAR_t. Ils réalisent ainsi un bilan entre le rayonnement utile à la photosynthèse incident et le rayonnement transmis au sol : Rayonnement utile à la photosynthèse *intercepté* par le couvert PAR_i (équation 2.2).

Gallo et Daughtry (1986) montrent que les différences sur le maïs entre PAR_a et PAR_i sont faibles, moins de 3,5%, et que PAR_i est une approximation raisonnable qui nécessite moins de mesures. Gosse et al. (1982), démontrent sur luzerne que les différences entre PAR_a et PAR_i sont réduites dès que le bilan est établi sur une période assez longue et que l'indice foliaire est supérieur à 1. En effet, dans ce dernier cas, PAR_i sous-estime assez fortement l'énergie absorbée due à la réflexion sur le sol, qui peut être importante lors des phases d'installation des cultures.

2.1.2 Efficiences

La transformation de l'énergie solaire en matière sèche organique peut être décomposée en 3 étapes caractérisées par un rendement (efficience) énergétique, selon le schéma proposé par Varlet-Grancher (1982) et résumé dans l'encadré 1.

Le terme E_b nécessite la détermination de la capacité calorifique de la matière sèche. La plupart des auteurs utilisent simplement les rapports entre la biomasse totale (MST) ou la biomasse aérienne (MSA) et le rayonnement utile à la photosynthèse absorbé ou intercepté par le couvert végétal. Ce

rapport n'est plus une efficacité puisqu'il n'est pas sans dimension, mais il est souvent appelé "efficacité de la conversion de l'énergie solaire en matière organique" ou "Radiation Use Efficiency" (RUE) ou Dry Matter Radiation Quotient (DMRQ) (Russel et al., 1989 ; Russel, 1993). Nous retiendrons la terminologie suivante : **Coefficient (Cb)** de la conversion de l'énergie solaire en matière sèche et **Efficacité (Eb)** de la conversion de l'énergie solaire en énergie biochimique.

De nombreux travaux (Monteith, 1977 ; Bonhomme et al., 1982, Gosse et al., 1986 notamment) montrent que la production cumulée de matière sèche et la quantité d'énergie absorbée au cours du cycle par le couvert sont approximativement proportionnelles, la pente de la droite correspondant à Cb.

$$\Sigma MS_j = C_b * \Sigma PAR_{aj} \quad (2.6)$$

ΣMS_j : Matière sèche journalière cumulée (g/m^2) ; parties aériennes seulement ou MST,

C_b : coefficient de conversion de l'énergie solaire en matière organique (g/MJ)

ΣPAR_{aj} : Cumul du Rayonnement journalier utile à la photosynthèse (MJ/m^2)

2.1.3 Paramètres du modèle de croissance potentielle

Pour effectuer l'analyse de la croissance végétale en fonction du rayonnement solaire absorbé, il faut mesurer ou estimer certains paramètres : les variables d'entrée du modèle de croissance potentielle.

N'ayant pas mesuré les différentes variables nécessaires à l'établissement du bilan radiatif, nous avons utilisé des modèles qui permettent d'estimer convenablement certains paramètres. Pour les autres variables du modèle de croissance potentielle, nous établirons des modèles à partir des résultats expérimentaux des 4 années d'essais. Ceci permettra de proposer un modèle de croissance potentielle adapté aux conditions du Sud-Ouest de la France.

↳ Installation du couvert foliaire.

Création d'un modèle reliant l'indice foliaire mesuré aux sommes de degré-jour.

↳ Absorption du rayonnement solaire

- *Le rayonnement solaire incident utile à la photosynthèse (PARo)* peut être estimé à partir du rayonnement global incident (Rgo) donné par le poste météorologique le plus proche en utilisant la constante 0,48 (Varlet-Grancher et al., 1982 ; Varlet-Grancher et al., 1989) :

$$PAR_o = 0,48 * R_{go} \quad (2.7)$$

PARo : Eclairage énergétique incident utile à la photosynthèse (MJ/m^2)

Rgo : Rayonnement global incident (MJ/m^2)

- *Le rayonnement absorbé ou intercepté (Ea)* peut être déterminé grâce à un modèle qui relie Ea à l'indice foliaire (IF). Le modèle le plus utilisé est basé sur la loi d'atténuation exponentielle de Beer (Chartier, 1966 ; Linvill et al., 1978 ; Bonhomme et al., 1982)

$$E_a = E_{a_{max}} (1 - e^{-K * IF}) \quad (2.8)$$

Ea : efficacité de l'absorption du rayonnement utile à la photosynthèse,

$E_{a_{max}}$: valeur maximale de l'efficacité d'absorption du rayonnement. Cette valeur peut être considérée comme une constante et égale à 0,95 (Varlet-Grancher et al., 1989).

IF : indice foliaire (m^2 feuilles vertes/ m^2 sol)

K : coefficient d'absorption.

Le coefficient d'absorption K dépend principalement des propriétés optiques et géométriques du couvert. Il doit être déterminé expérimentalement. Pour le maïs, on retiendra le coefficient d'atténuation de 0,70 proposé par Bonhomme et al. (1982) et repris dans le modèle GOA (Brisson et

al., 1992). Il est de 0,65 dans CERES-maize. Mais la plupart des auteurs s'accordent pour des valeurs comprises entre 0,65 à 0,70. L'impact sur la quantité de PAR absorbé est très réduit (Rugot et al., 1990)

↳ **Conversion du rayonnement absorbé en biomasse (Cb).**

Une analyse des coefficients de conversion obtenus au cours des 4 années d'essais permettra de retenir des Cb potentiels adaptés à nos conditions de culture.

↳ **Transfert des assimilats.**

Des modèles seront proposés pour suivre les transferts d'assimilats vers le système racinaire et l'épi. Ceci permettra d'appréhender l'évolution de la biomasse totale et les remobilisations du carbone des parties végétatives vers le grain.

Ainsi, à partir de simples données météorologiques (température, rayonnement global), nous pourrions déterminer les niveaux de production potentiellement permis dans cette région. L'absence des mesures nécessaires à l'établissement du bilan radiatif est une limite à notre travail. Cependant, certains auteurs pensent que les modèles utilisés actuellement pour calculer l'absorption du rayonnement par le couvert donnent des résultats comparables à ceux obtenus par les mesures, à condition qu'ils soient utilisés dans leur domaine de validité (indice foliaire > 1 ; échelle de temps suffisamment longue). En effet, l'établissement expérimental du bilan radiatif à l'échelle du cycle cultural pose des problèmes méthodologiques importants du fait de l'utilisation de différents capteurs de mesure et de l'intégration des échelles de temps et spatiales (Varlet-Grancher et al., 1989 ; Gallo et al., 1993).

Mais l'intérêt d'utiliser un modèle de croissance potentielle ne réside pas seulement dans la prédiction de la production. En décomposant l'analyse en grands groupes de paramètres ayant une signification physiologique, cette approche va nous permettre d'identifier et de hiérarchiser les variables de fonctionnement affectées par la nutrition minérale. Le modèle va notamment décomposer les effets de la contrainte azotée en 3 fonctions :

- action sur les quantités d'énergie absorbées : effets du traitement sur la vitesse de mise en place du couvert végétal et/ou à la structure du couvert (différences entre les espèces notamment),
- action sur les coefficients de conversion de l'énergie solaire : effets sur la photosynthèse, la respiration ou d'autres mécanismes biochimiques.
- action sur les transferts d'assimilats et d'azote : relation sources-puits.

La prise en compte d'indicateurs de fonctionnement intermédiaires évitera des confusions d'effets dues à des relations globales entre les niveaux d'éléments minéraux prélevés ou apportés et des variables finales comme le rendement grain.

Tableau 2.1 : Dates de réalisation des principaux stades "phénologiques" du maïs à Onard.
Conditions d'alimentation azotée non limitantes - 4 années d'expérimentation.

Années	Stades	STADES DU MAIS								
		Semis	Levée	10 feuilles a	15 feuilles 80 % feuill. visibles b	Flor -220 Début Allong. soies c	Floraison Femelle d	Flor + 250 SLAG e	Ensilage 35 % MS f	Récolte Grain <32 %H2O g
1990	Dates	10-Avr	28-Avr	28-Mai	13-Jun	24-Jun	10-Jul	26-Jul	36.7 % #	26.8 % #
	Nbre jours après levée			30	46	57	73	89	122	151
	ST6 depuis semis		90.7	438.4	611.1	748.1	962.3	1210.1	1721.6	2107.3
	Ecart en jours		18	30	16	11	16	16	33	29
	Ecart en ST6 (h)		90.7	347.7	172.7	137	214.2	247.8	511.5	385.7
1991	Dates	15-Avr	02-Mai	14-Jun	01-Jul	10-Jul	24-Jul	10-Aoû	35.6 % #	32.0 % #
	Nbre jours après levée			43	60	69	83	100	138	152
	ST6 depuis semis		75.8	458.7	661.9	792.9	1010.2	1254.4	1868.1	2044.2
	Ecart en jours		17	43	17	9	14	17	38	14
	Ecart en ST6		75.8	382.9	203.2	131	217.3	244.2	613.7	176.1
1992	Dates	23-Avr	01-Mai	28-Mai	15-Jun	29-Jun	15-Jul	31-Jul	37.6 % #	28.3 % #
	Nbre jours après levée			27	45	59	75	91	132	154
	ST6 depuis semis		67.8	384.4	560.7	731.5	943.4	1199.7	1775.6	2035.9
	Ecart en jours		8	27	18	14	16	16	41	22
	Ecart en ST6		67.8	316.6	176.3	170.8	211.9	256.3	575.9	260.3
1993	Dates	20-Avr	01-Mai	03-Jun	18-Jun	28-Jun	15-Jul	02-Aoû	38.3 % #	29.9 % #
	Nbre jours après levée			33	48	58	75	93	130	163
	ST6 depuis semis		87	428.7	616.2	761.8	978.8	1225.1	1740.8	2059.9
	Ecart en jours		11	33	15	10	17	18	37	33
	Ecart en ST6		87	341.7	187.5	145.6	217	246.3	515.7	319.1
Moyenne (écartype)	Nbre jours après levée			33	50	61	77	93	131	155
	s			6.9	6.9	5.6	4.4	4.8	6.6	5.5
	ST6 depuis semis		80	428	612	759	974	1222	1777	2062
	s		10.5	31.4	41.4	26.0	28.3	23.8	65.0	31.9
	Ecart en jours		14	33	17	11	16	17	37	25
s		4.8	6.9	1.3	2.2	1.3	1.0	3.3	8.3	
Ecart en ST6			347	185	146	215	249	554	285	
s			27.3	13.7	17.5	2.5	5.3	49.4	89.0	

a : stade 10 feuilles visibles => stade venant juste après le stade "initiation mâle" qui intervient vers le stade 9-9,5 feuilles visibles chez Volga

b : stade 15 feuilles visibles => soit environ 80 % feuilles visibles ce qui correspond au stade "différenciation de l'épi".

c : Flor - 220 => stade début allongement des soies qui intervient environ 220 degrés-jours (base 6) avant la floraison femelle (déterminé par calcul)

d : Floraison femelle => 50 % des plantes ont des soies visibles.

e : Flor + 250 => SLAG : Stade limite avortement des grains qui correspond (fin de la période de latence des grains et début de croissance rapide)

f : stade ensilage dépassé (environ 35 % MS) qui correspond au stade de biomasse maximale

g : stade maturité physiologique des grains (< 32 % humidité)

h : ST6 => Somme des températures en base 6

: pourcentages mesurés de MS plante entière (stade ensilage) et d'humidité des grains à la récolte

2.2 INSTALLATION DU COUVERT FOLIAIRE

2.2.1. Phénologie

La vitesse de développement du maïs est très dépendante des conditions de température. On utilise en France une échelle chronologique basée sur les sommes de degré-jour avec un seuil de 6 °C (ST6 - Bloc et Gouet, 1977). Le **tableau 2.1** présente les dates des principaux stades de développement de la culture pour les 4 années. Les stades-repères retenus correspondent à des étapes-clefs dans le développement ou la croissance du maïs (Ruguet et Duburcq, 1983 ; AGPM, 1992 ; Lorgeou, 1990 ; Lorgeou, 1994). Le stade 10 feuilles correspond à la date du 2e apport d'azote dans nos essais.

Les écarts entre les stades sont très réduits pour 3 années (1990, 1992 et 1993), qu'ils soient exprimés en nombre de jours depuis la levée ou en sommes de degré-jour. L'année 1991 apparaît comme beaucoup plus tardive dans la réalisation des stades, retard qui n'est pas effacé en utilisant les sommes de degré-jour. La différence s'explique essentiellement par la période semis-10 feuilles (ST6 = 417 ± 29 pour 1990, 1992, 1993 et ST6 = 459 pour 1991). Au cours de cette période, l'apex, situé juste en-dessous de la surface du sol, est plus influencé par la température du sol que par la température de l'air (Durr et al., 1990). Les conditions climatiques très froides et humides en avril et mai 1991 ont sans doute maintenu une température du sol beaucoup plus faible que les autres années, provoquant ainsi ce décalage entre les ST6 basés sur la température de l'air et les stades de développement.

Les besoins en somme de degré-jour du stade semis-initiation mâle et initiation mâle-floraison femelle sont voisins de ceux déterminés sur des variétés de précocité similaire (Duburcq et al., 1983). Ils sont cependant légèrement inférieurs à ceux retenus comme référence pour la variété Volga (AGPM, 1994) pour la période semis - floraison (1 000 à 1 025 °C.jours, soit un écart de 50 degrés-jours environ) ce qui est lié sans doute à une vitesse de réchauffement de ce sol assez rapide, diminuant les besoins réels entre semis-initiation mâle.

2.2.2 Phyllochrone

Le temps séparant l'apparition de deux feuilles (phyllochrone) est variable selon les numéros d'ordre des feuilles et les années (compris entre 30 et 60 degrés-jours seuil 6, résultats non présentés). Des observations similaires ont été faites par Girardin (1982) et Hodges et Evans (1992).

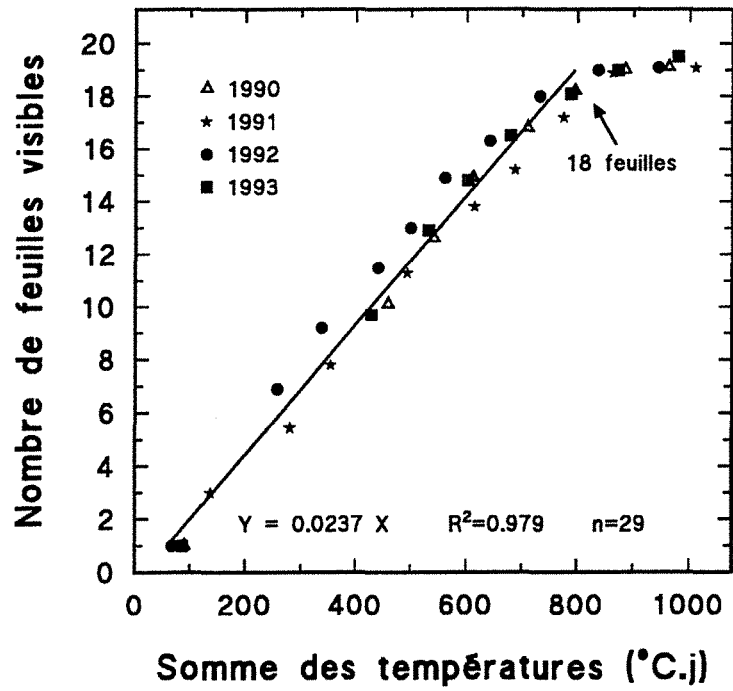
La **figure 2.1** présente la relation entre le nombre de feuilles visibles et la somme des températures en base 6. Sur la période levée-stade 18 feuilles (730 à 790 °C.jours), le rythme d'apparition des feuilles est légèrement plus rapide pour l'année 1992 et sensiblement plus lent en 1991. Cependant, des régressions linéaires effectuées avec les données de chaque année, sur l'ensemble de la période ou sur 2 périodes semis-10 feuilles et 10 feuilles-18 feuilles montrent que les pentes ne sont pas statistiquement différentes et que les droites passent pratiquement par l'origine. Une relation moyenne a été retenue :

$$Y = 0,0237 \text{ ST6} \quad R^2 = 0,979 \quad n = 29 \quad (2.9)$$

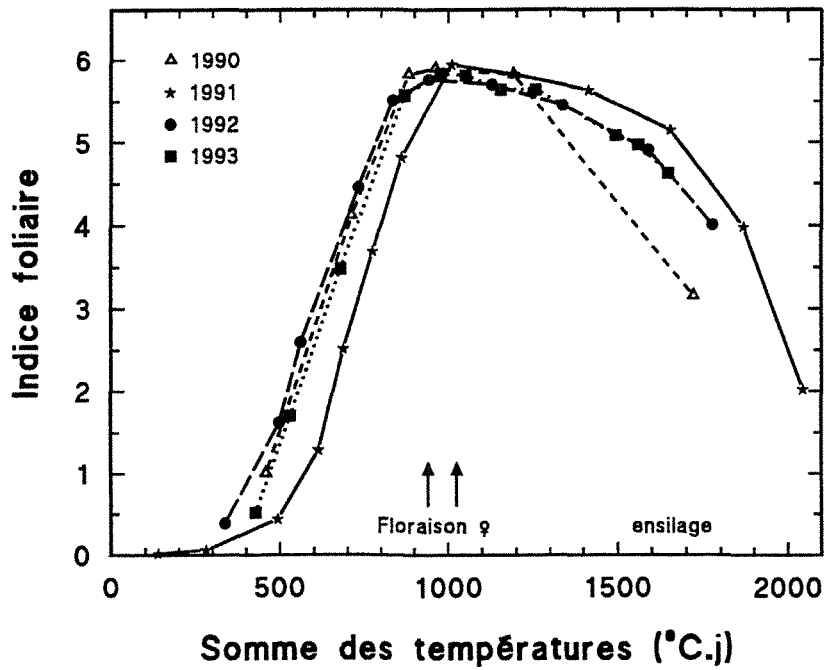
Y : Nombre de feuilles visibles

ST6 : Sommes de degré-jour avec un seuil de 6 °C

a = nombre de feuilles apparaissant par degré-jour (IC : intervalle de confiance à 95 % = 0,00061).



Figures 2.1 : Relation entre le nombre de feuilles visibles et la somme des températures (base 6) sur la période semis-floraison femelle (N non limitant).



Figures 2.2 : Evolution de l'indice foliaire en fonction des sommes de températures à Onard (Variété Volga - N non limitant).

De la relation [2.9], on déduit le temps moyen (exprimé en ST6) séparant l'apparition de deux feuilles : $42,2 \text{ } ^\circ\text{C.jours} \pm 1,6$.

Ces valeurs de phyllochrone sont proches de celles observées par Picard et al. (1985) et Hébert (1990), et du même ordre de grandeur que celle utilisée dans Ceres-Maize ($38,9 \text{ } ^\circ\text{C.jours}$ au seuil 8) et des valeurs citées par Hesketh et Warrington (1989). Du fait du nombre insuffisant d'observations dans les stades juvéniles, nous n'avons pas pu mettre en évidence des différences de phyllochrone selon les numéros d'ordre des feuilles (phase juvénile, apparition des feuilles avant la floraison) comme Warrington et Kanemasu (1983), Larhouni et Ledent (1990) et Hébert (1990).

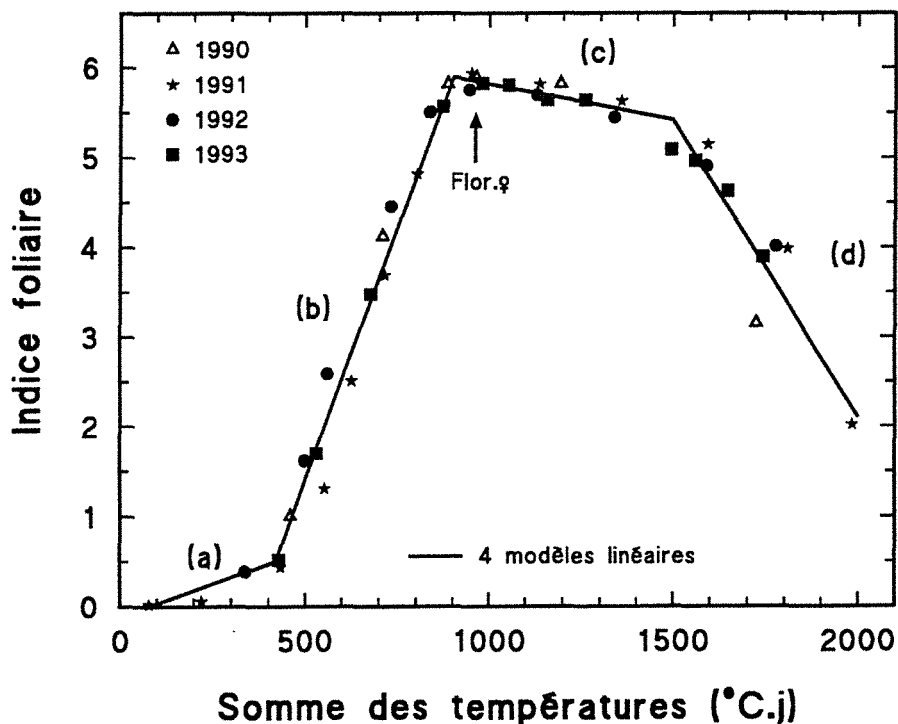
2.2.3 Evolution de la surface foliaire

Les cinétiques de surface foliaire en conditions d'alimentation azotée non limitantes sont présentées figure 2.2. Les cinétiques ont une allure générale très semblable les quatre années. Un léger décalage, d'environ $50\text{-}70 \text{ } ^\circ\text{C.j.}$, est observé pour 1991. En 1990, on observe une sénescence du feuillage plus rapide après la floraison, sans doute en raison du déficit hydrique mal contrôlé début août. Nous avons effectué une translation de $70 \text{ } ^\circ\text{C.jours}$ pour les données de 1991 afin de déterminer une cinétique moyenne de mise en place de la surface foliaire.

La modélisation de l'évolution de la surface foliaire en fonction des sommes de degré-jour peut être réalisée en utilisant un modèle logistique avant la floraison (Dale et al., 1980) et un polynôme du 2e degré pour décrire la sénescence. Cependant, les paramètres n'ont pas vraiment de sens biologique.

Une modélisation de l'évolution de la surface foliaire par plusieurs ajustements linéaires a été proposée pour la période post-floraison (Dale et al., 1980 ; Brisson et al., 1992) et même pour la période levée-floraison (modèle GOA-maize, Brisson et al., 1992) pour pouvoir analyser les vitesses d'installation et de sénescence du feuillage (pente des droites). Pour nos expériences, l'évolution de l'indice foliaire peut être simulée par 4 droites (figure 2.3). Le tableau 2.2 présente les stades correspondant au début et à la fin de chaque période, ainsi que les taux d'accroissement ou de diminution de l'indice foliaire.

- *a) installation* : La première période va de la levée au stade 9-10 feuilles : elle correspond au stade initiation mâle (fin de fabrication des feuilles par l'apex). L'installation de la surface est lente (environ $0,12 \text{ IF}$ pour $100 \text{ } ^\circ\text{C.j.}$), sans doute très liée aux conditions du milieu. Brisson et al. (1992) ont négligé cette période pour simplifier le modèle GOA, l'impact sur la quantité de rayonnement solaire intercepté étant très faible.
- *b) croissance* : La deuxième phase se superpose à la période d'élongation de la tige. L'indice foliaire augmente de $1,1$ pour $100 \text{ } ^\circ\text{C.j.}$. Sa durée est de $500 \text{ } ^\circ\text{C.j.}$. Le maximum d'indice foliaire est atteint environ 2 à 3 jours ($50 \text{ } ^\circ\text{C.j.}$) avant la floraison femelle. Ceci correspond aux observations de Brisson et al. (1992). Dans nos conditions expérimentales, IF_{max} de Volga est voisin de 6.
- *c) sénescence lente* : La fin de la troisième période est plus délicate à déterminer. Après la floraison, on observe un plateau pendant 300 à $400 \text{ } ^\circ\text{C.j.}$, avec une sénescence pratiquement négligeable ($-0,075 \text{ IF}$ pour $100 \text{ } ^\circ\text{C.j.}$). Mais pour simplifier et comme la plupart des auteurs, nous avons conservé une simulation de la sénescence par 2 droites, ce qui a nécessité d'allonger la période de sénescence lente (durée $650 \text{ } ^\circ\text{C.j.}$), avec un rythme de diminution de IF de $-0,1$ par $100 \text{ } ^\circ\text{C.j.}$
- *d) sénescence rapide* : La dernière période présente une évolution de l'indice foliaire beaucoup plus variable suivant les années. En 1992 et 1993, une attaque parasitaire du feuillage a provoqué une sénescence rapide du feuillage à partir du stade ensilage (IF proche de 0 à la récolte grain - non pris



Figures 2.3 : Modélisation par 4 droites de l'évolution de l'indice foliaire en fonction des sommes de températures (Variété Volga - N non limitant).

Tableau 2.2 : Description de l'évolution de l'indice foliaire en fonction des sommes de températures avec un modèle basé sur 4 phases linéaires. Résultats 4 années. Variété Volga.

Modèles	Début de la période	Evolution de l'indice foliaire : pente des droites (IF/°C.jour)	Fin de la période
a) Stade ST6 IF	Levée 80 °C.j 0	0,00125	9 feuilles 400 °C.j. 0,40
b)	Croissance : 9-10 feuilles à IF max		
Stade ST6 IF	9 feuilles 400 °C.j. 0,40	0,0112	IF max = Flor - 50 °C.j 900 °C.j 6,00
c)	Sénescence lente : IF max à (IF max + 650 °C.j.)		
Stade ST6 IF	Flor. - 50° C.j. 900 °C.j. 6,00	- 0,001	Flor + 600 °C.j. 1550 °C.j. 5,35
d)	Sénescence rapide : (IF max + 650 °C.j.) à maturité des grains		
ST6 IF	1550 °C.j. 5,35	- 0,007 à - 0,012	Maturité : 2000 °C.j 0 à 2,20

en compte dans les résultats présentés). En 1991, par contre, l'indice foliaire était d'environ 2 à maturité. Le maintien d'un indice foliaire (feuille verte) assez élevé à maturité des grains sur des variétés tardives a été observé par Dale et al. (1980), Dwyer et Stewart (1986), Lorgeou et al. (1994). Le rythme de sénescence pour cette période peut aller de - 0,7 à - 1,2 pour 100 °C.j.

2.2.4 Profils foliaires

La figure 2.4 présente la longueur et la largeur des feuilles en fonction de leur numéro d'ordre à partir de la base pour les 4 années, en conditions non limitantes en N. Ces profils sont ceux observés au stade floraison femelle en ne tenant pas compte de la sénescence des feuilles basales (de 3 à 5 feuilles). Les différences entre années sont réduites, surtout au niveau de la longueur des feuilles. L'écart-type le plus important (sur 20 plantes) a été observé en 1990 et a été reporté sur le graphique à titre d'exemple (CV de 15 à 20 % sur les petites feuilles, de 3 à 5 % sur les feuilles centrales). Les feuilles les plus longues correspondent aux feuilles 10 à 13, alors que les plus grandes largeurs se situent sur les feuilles 12 à 14.

La répartition de la surface foliaire (Longueur * largeur * 0,75) montre que les feuilles 10 à 14 atteignent des surfaces comprises entre 600 et 700 cm² (figure 2.4). L'épi principal est généralement implanté à l'aisselle de la 13e feuille dans nos conditions expérimentales. Les feuilles 12-13 et 14 représentent près du tiers de la surface totale. Les feuilles basales (1 à 6) à la floraison représentent une part négligeable (moins de 5 %) de IF. Près de 50 % de l'indice foliaire est concentré des feuilles du sommet à la feuille de l'épi. Une modélisation des profils foliaires a été réalisée grâce à la fonction mathématique utilisée par Dwyer et Stewart (1986) :

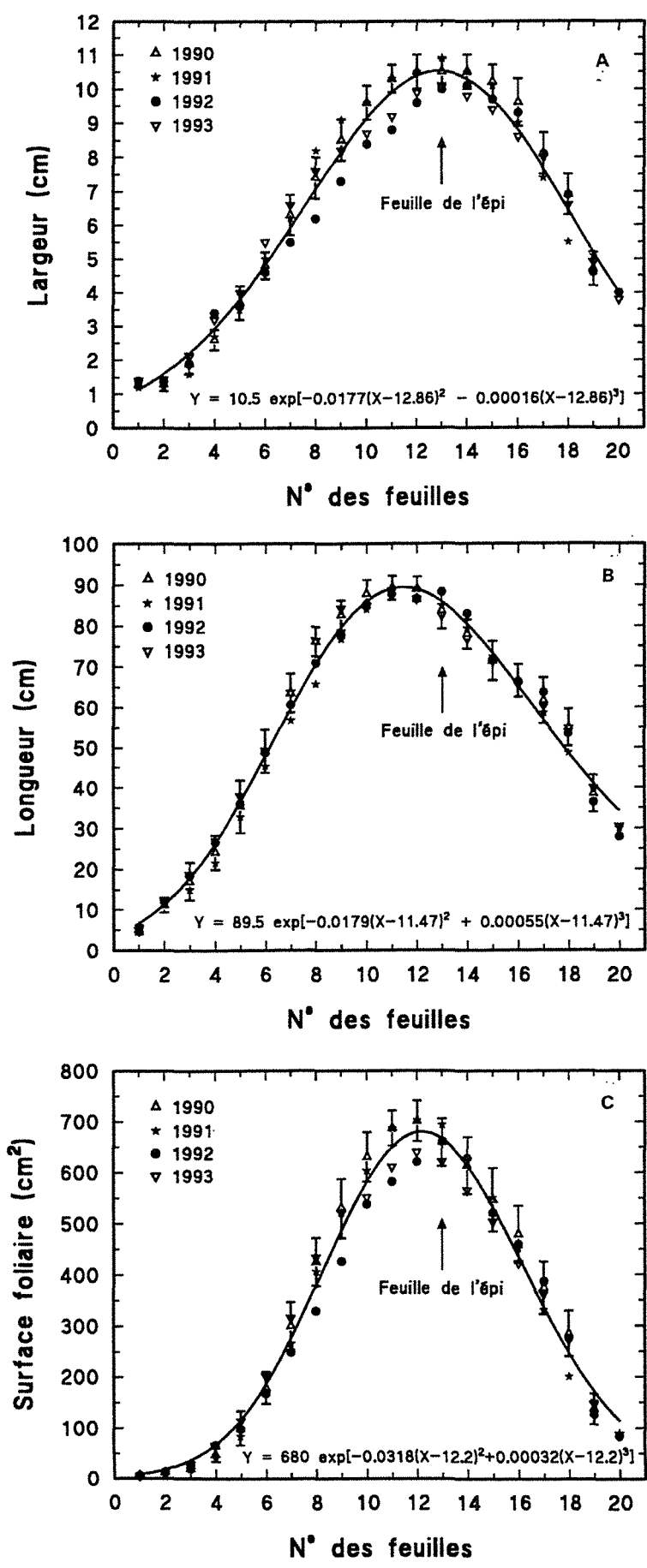
$$Y = Y_{\max} * \exp [-b (X - X_m)^2 + c (X - X_m)^3] \quad (2.10)$$

Y = dimension (longueur, largeur ou surface) d'une feuille donnée (X),
 Y_{max} : dimension de la feuille la plus grande,
 X : numéro d'ordre de la feuille à partir de la base de la plante,
 X_m : numéro d'ordre de la feuille présentant la dimension la plus importante,
 b et c : coefficients d'ajustement.

Les ajustements, par la méthode des moindres carrés dans un modèle de régression non linéaire, ont été réalisés sur les 4 années confondues pour dégager une relation "moyenne", caractéristique de la variété dans une situation potentielle. Les valeurs des différents paramètres sont données dans le tableau 2.3 et les courbes sont représentées sur la figure 2.4.

Tableau 2.3 : Paramètres des ajustements entre le modèle $Y = Y_{\max} \exp [-b (X - X_m)^2 + c (X - X_m)^3]$ et les résultats de longueur, de largeur et de surface des feuilles en fonction de leur position sur la plante (4 années confondues).

Variables	Paramètres statistiques						
	Y _{max} (cm ou cm ²)	X _m (N° feuille)	b	c	dl	Ecart-type estimation	R ²
Longueur (en cm)	89,46 ± 0,60	11,46 ± 0,075	0,0179 ± 0,00035	5,50 10 ⁻⁴ ± 6,7 10 ⁻⁵	75	2,886	0,989
Largeur (en cm)	10,52 ± 0,101	12,86 ± 0,097	0,0177 ± 0,00057	-1,6 10 ⁻⁴ ± 8,84 10 ⁻⁵	75	0,469	0,979
Surface (en cm ²)	679,9 ± 7,13	12,20 ± 0,080	0,0318 ± 0,00081	3,16 10 ⁻⁴ ± 1,86 10 ⁻⁵	75	30,415	0,985



Figures 2.4 : Dimensions des feuilles de la variété Volga en fonction de leur numéro d'insertion sur la tige (à partir de la base) en N non limitant
 2.4a : largeur des feuilles
 2.4b : longueur des feuilles
 2.4c : surface des feuilles.

Le modèle utilisé donne une très bonne estimation de la dimension des feuilles en fonction de leur position sur la plante. Les profils de surface, la position de l'épi principal, ainsi que les valeurs des paramètres d'ajustement sont très voisins de ceux mesurés par Dwyer et Stewart (1986) et Dwyer et al. (1992) sur des variétés ayant un nombre de feuilles similaire à Volga.

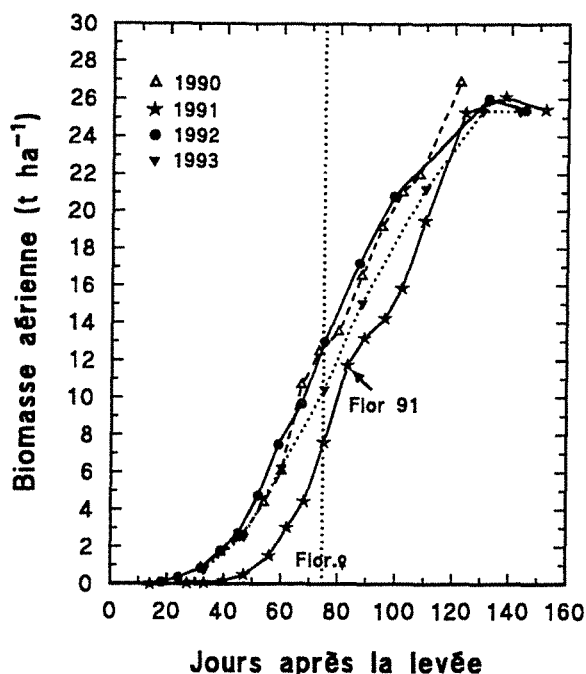
Synthèse : installation du couvert foliaire

Les sommes de degré-jour permettent une bonne prévision des dates de réalisation des principaux stades phénologiques de la variété Volga. Les écarts les plus importants se rencontrent dans la phase semis-initiation mâle.

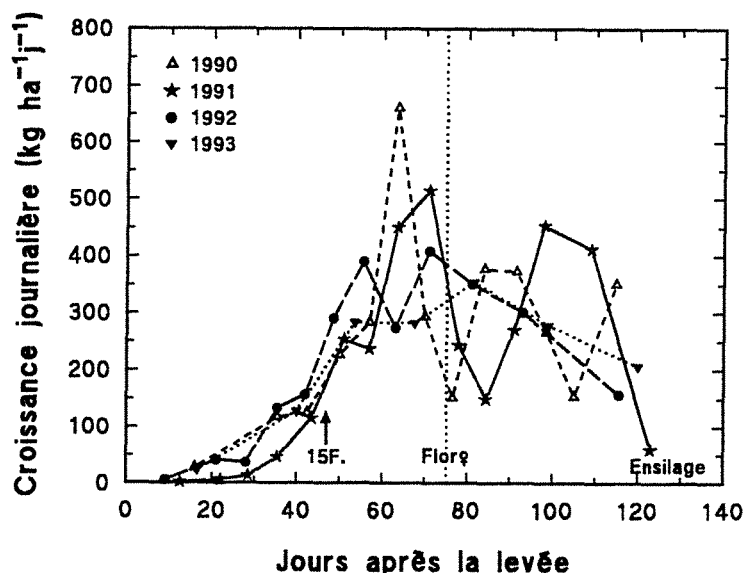
Dans nos conditions expérimentales, le temps séparant l'apparition de deux feuilles (phyllochrone) est de 42,2 °C.j. sur la période levée-stade 18 feuilles.

Les cinétiques d'installation et de sénescence de l'indice foliaire (IF) sont décrites par un modèle basé sur 4 phases linéaires. La durée de chaque période, ainsi que les vitesses de mise en place et de sénescence sont présentées tableau 2.2. L'indice foliaire maximal de 6,0 est atteint 50°C.j avant la floraison femelle.

Un modèle permet de décrire la dimension des feuilles et leur surface en fonction de leur numéro d'insertion sur la tige. La surface foliaire cumulée à partir du sommet de la plante atteint 50 % de la surface totale au niveau de la feuille de l'épi (feuille n°13).



Figures 2.5 : Cinétiques d'accumulation de la matière sèche aérienne (N non limitant)



Figures 2.6 : Vitesses de croissance journalières (kg/ha/jour) déterminées par différences entre 2 dates (N non limitant).

Tableau 2.4 : Vitesses de croissance de la biomasse aérienne (CGR) par jour et par degré-jour, déterminées par ajustement lors des périodes d'accumulation linéaire de biomasse. Modèle : $Y = a * (X - b)$.

Années	CGR (kg MSA/ha/j)			CGR par degré-jour (kg MSA/ha/°C.j)		
	a	b	R ² - dl	a	b	R ² - dl
Période Avant Floraison :						
Stade 15 feuilles (45 à 56 JAL) à floraison femelle (73 à 83 JAL) => 30 jours						
1990	389 ± 46	41 ± 2,5	0,960 - 3	29,7 ± 3,5	550 ± 32	0,961 - 3
1991	377 ± 38	54 ± 1,8	0,971 - 3	26,1 ± 1,8	572 ± 18	0,985 - 3
1992	340 ± 13	37 ± 0,9	0,996 - 3	26,5 ± 0,8	458 ± 10	0,997 - 3
1993	283 ± 1	38 ± 0,1	0,999 - 1	21,0 ± 0,6	484 ± 10	0,999 - 1
"Moyenne" 90- 91#-92	373 ± 20	40 ± 1,2	0,966 - 12	26,8 ± 1,9	501 ± 21	0,938 - 13
Période Post floraison :						
Floraison femelle à ensilage => 50 jours						
1990	299 ± 12	-	0,992 - 5	19,1 ± 0,8	-	0,992 - 5
1991	330 ± 31	-	0,967 - 4	21,1 ± 1,6	-	0,978 - 4
1992	325 ± 14	-	0,998 - 1	19,7 ± 1,6	-	0,993 - 1
1993	304 ± 20	-	0,996 - 1	19,2 ± 1,1	-	0,993 - 1
"Moyenne" 90 à 93 #	310 ± 17	-	0,952 - 17	19,4 ± 1,2	-	0,939 - 17

: Pour les ajustements "moyens", une translation des données de 1991 a été réalisée pour tenir compte du retard de croissance et de développement imposé par les conditions du milieu au stade juvénile. Dans le cas de la période "avant floraison", l'année 1993 ayant une pente vraiment différente des autres années, elle n'a pas été intégrée à l'ajustement "moyen" permettant de définir des valeurs de croissance potentielle.

- : Paramètre d'ajustement sans signification biologique.

2.3 CINÉTIQUES DE PRODUCTION DE BIOMASSE

2.3.1 Production de biomasse aérienne et vitesse de croissance

Les cinétiques d'accumulation de matière sèche par les parties aériennes (MSA) pour les 4 années sont présentées **figure 2.5**. Les 4 cinétiques sont très semblables, même si l'année 1991 présente une courbe légèrement décalée dans le temps par rapport aux autres années. Les niveaux de production sont pratiquement identiques pour les 4 années ($26,1 \pm 0,62$ t/ha) au stade ensilage 35 % MS plante entière, malgré des différences climatiques importantes. Au stade floraison femelle, les productions sont plus variables d'une année sur l'autre : 12,5, 11,7, 13,0 et 10,5 t/ha en 1990, 1991, 1992 et 1993 respectivement (moyenne = $11,9 \pm 1,1$ t/ha).

Les vitesses de croissance (**figure 2.6**) présentent des fluctuations importantes entre dates, elles s'expliquent en partie par les problèmes d'échantillonnage. On peut cependant dégager 3 périodes.

- 1) **Levée - stade 15 feuilles**, période au cours de laquelle l'accumulation de MS est plutôt exponentielle, avec des vitesses de croissance journalière passant de 0 à 200 kg MSA/ha/j,
- 2) **Stade 15 feuilles - floraison femelle** (45 à 56 JAL => 73 à 83 JAL, durée : 30 jours ou 360 °C.j) : l'accumulation de biomasse aérienne apparaît sensiblement linéaire, alors que les vitesses de croissance sont très variables suivant les dates. Ceci s'explique par le phénomène de lissage de la représentation "accumulation de biomasse en fonction du temps". Pour dégager des vitesses de croissance "moyenne" sur cette période, des ajustements linéaires ont été réalisés avec la relation :

$$Y = a \cdot (X - b) \quad (2.11)$$

Y = Biomasse aérienne accumulée (kg/ha)

X : temps en jours ou en somme de degré-jour base 6

a : vitesse de croissance (exprimée en kg/ha:jour ou kg/ha/°C.j.)

b : point d'interception de la droite avec l'axe des abscisses, qui peut s'interpréter comme le départ apparent de croissance (Lemaire, 1985)

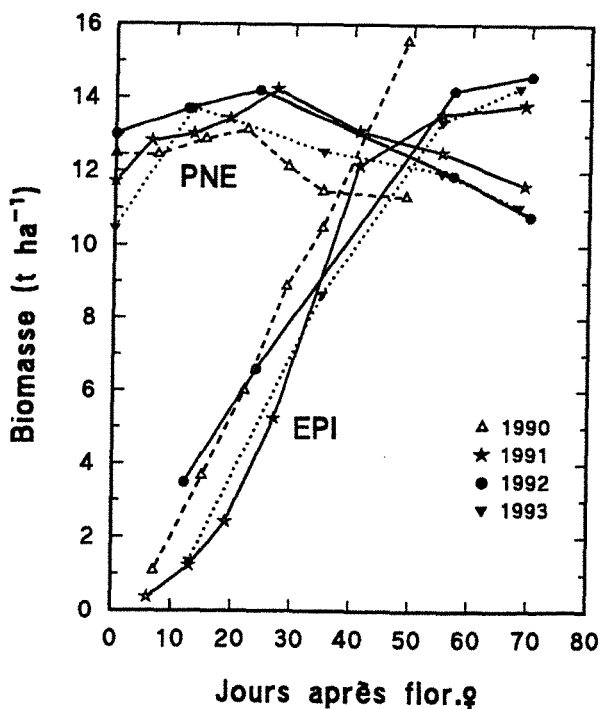
Le **tableau 2.4** présente les vitesses de croissance journalière ou par degré-jours obtenues par les ajustements linéaires. Il ressort que l'année 1993 se différencie nettement des autres années, alors que 1991 se distingue simplement par un départ apparent beaucoup plus tardif. La vitesse de croissance potentielle se situe donc, pour cette période, entre 350 - 400 kg MSA/ha/j, soit 26 à 30 kg MSA/ha/°C.j. Ces valeurs moyennes ne doivent cependant pas faire oublier qu'il est possible d'observer des pics de croissance pouvant atteindre 500 à 700 kg MSA/ha/j, même si leur représentativité "biologique" peut être discutée.

- 3°) **Floraison femelle - ensilage** (durée 50 jours ou 800 °C.j) : les ajustements linéaires sur les données d'accumulation de MS par les parties aériennes (tiges, feuilles et épis) donnent des vitesses de croissance sensiblement identiques pour les 4 années : 310 kg MSA/ha/j ou 19 kg MSA/ha/°C.j (**tableau 2.4**). Les rythmes de production sont inférieurs de 17 % seulement à ceux de la période pré-floraison s'ils sont exprimés par jour et de 28 % exprimés en degré.jours. Ces valeurs moyennes cachent une grande variabilité. Il est cependant possible que la vitesse de croissance ne soit pas vraiment constante au cours de cette période, mais qu'elle présente une diminution progressive, semblable à celles observées en 1992 et 1993 (**figure 2.6**).

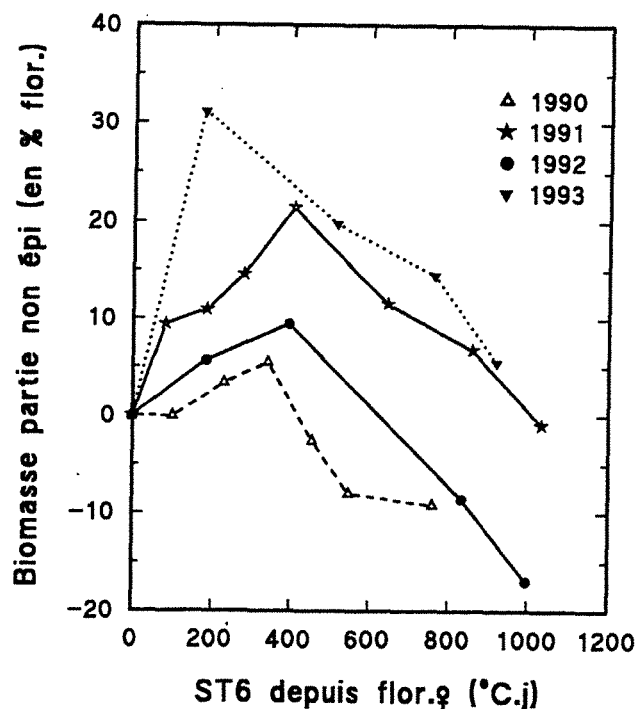
Tableau 2.5 : Synthèse bibliographique sur les vitesses de croissance journalière maximale

Réalisée à partir des études de cinétique d'accumulation de matière sèche par des cultures de maïs qui permettent de les estimer ainsi que les périodes de réalisation (- absence d'information ou estimation difficile).

Variété - Densité (pl./m ²)	Production matière sèche aérienne Stade ensilage ou maturité (t/ha)	Rendement grain q/ha à 15-16 % humidité	Vitesse de croissance journalière maximale (kg MSA/ha/j)		Références bibliographiques classement chronologique
			Avant Floraison Nbre jours avant Flor	Après floraison Nbre jours après Flor	
K35 2,6	13,9	64 q/ha	300 à la Flor.	-	Sayre, 1948
Iowa 4570 -	17,3	71 q/ha	480 -	480 -	Hanway, 1962
INRA 260 5,0	15,0	60 q/ha	300 5-10 j	-	Courpron et Tauzin, 1971
BIP 8,0	17,1	70,6 q/ha	280 7 j	300 10 j	Varlet-Grancher, 1982
Roc 7,5	20,9	115 q/ha	482 14 j	310 10 j	Lubet et Juste, 1985
Helios 7,0	26,1	141 q/ha	480 0 à 7	330 7 à 14 j	Lubet, commun. pers., 1984
Pioneer 3382 8,9	26,3	140 q/ha	600 10 j	650 30-40 j	Karlen et al, 1987
Pioneer 3192 11,1	31,8	193 q/ha	600 20 j	450 30 j	Karlen et al, 1988
Randa 8,5	24,8	132 q/ha	437 14 à 24 j	335 5 - 12 j	Plénet et al, 1992b



Figures 2.7 : Cinétiques d'accumulation de la matière sèche épi et évolution des quantités de matières sèches dans les parties végétatives (Parties Non Epi : PNE) après la floraison (N non limitant)



Figures 2.8 : Evolution, en fonction des sommes de températures depuis la floraison, des quantités de matières sèches dans les parties végétatives aériennes (Parties Non Epi) en % de la biomasse aérienne mesurée à la floraison.

La **tableau 2.5** présente une synthèse bibliographique (non exhaustive) des vitesses de croissance observées sur maïs dans différentes situations. Dans de nombreux sites, on retrouve 2 pics de vitesse de croissance, le premier intervenant généralement dans les 15 à 20 jours avant la floraison, le deuxième au cours de la période de remplissage des grains, sans qu'il soit possible d'en préciser la date. Les rythmes de croissance mesurés dans nos conditions expérimentales sont tout à fait représentatifs des milieux à fort potentiel de production pour la culture du maïs.

2.3.2 Cinétiques d'accumulation de matière sèche dans l'épi et remobilisation

La **figure 2.7** présente l'évolution de l'accumulation de matière sèche dans l'épi (MSépi) de la floraison femelle à la maturité physiologique (stade ensilage en 1990). Sur une période de 50 à 60 jours (800 °C.j environ), la matière sèche accumulée dans l'épi se situe entre 14 et 16 t/ha. L'accumulation est pratiquement linéaire au cours de cette période (sauf en 1991 où l'on distingue nettement une période de latence de 10 jours après la floraison). Le **tableau 2.6** présente les vitesses de croissance de l'épi obtenues par ajustement linéaire. Elles varient de 237 (1992) à 346 kg MSépi/ha/j (1990). Cependant, le faible nombre de données pour les années 1992 et 1993 impose la prudence pour effectuer une comparaison entre années. La vitesse de croissance par degré.jours se situe autour de 20 kg MSépi/ha/°C.j. Le départ apparent de la croissance de l'épi indique une petite période de latence de 5 à 10 jours (83 ± 30 °C.j), plus courte que celle observée pour les grains : 15 à 20 jours ou 200 °C.j (Johnson et Tanner, 1972 ; Girardin, 1990), ceci correspondant à la croissance rapide de la rafle au cours de cette phase.

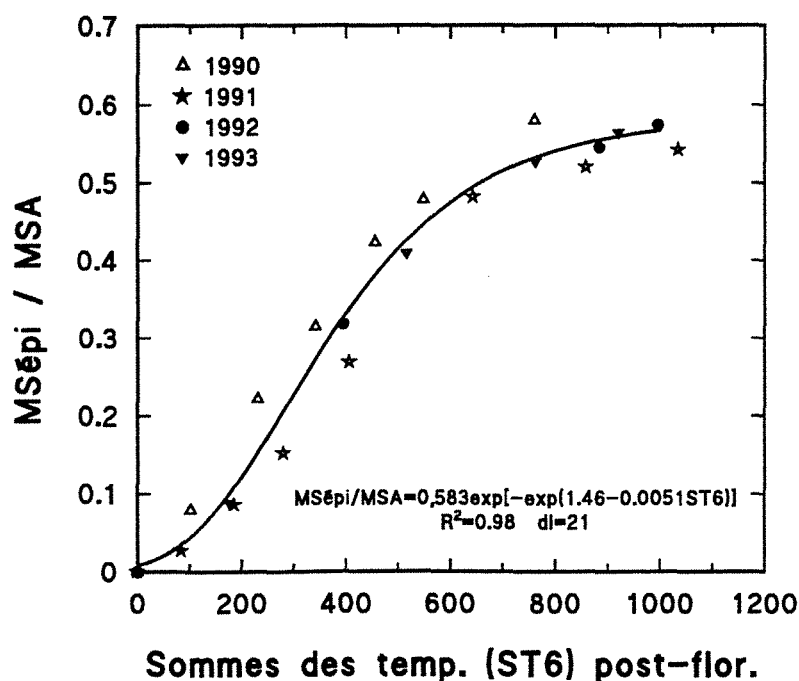
Parallèlement au remplissage de l'épi, on observe dans les organes végétatifs du maïs (organes aériens, Plante Non Epi : PNE), un accroissement de matière sèche durant 15 à 28 jours après la floraison femelle (**figure 2.10**). L'augmentation de la quantité de MS dans PNE se situe entre 0,5 à 3,0 t MS/ha suivant les années, ce qui correspond à un accroissement de biomasse de 5 % en 1990, 20 % en 1991, 10 % en 1992 et 30 % en 1993 par rapport à la MSA mesurée à la floraison (**figure 2.8**). On a donc en moyenne un accroissement de près de 15 %. La valeur 1993 ne correspond cependant qu'à une seule date de mesure pouvant être affectée par une variabilité liée à l'échantillonnage. Si l'on ne tient pas compte de 1993, cet accroissement de matière dans PNE se produit pendant environ 400 °C.j (20 j), comme signalé par Daynard et al., (1969).

Après cette période, le poids des PNE diminue progressivement jusqu'à maturité (de 20 à 70 jours après la floraison). Le rythme de perte de matière sèche a été obtenu par un ajustement linéaire : 63, 60, 73 et 46 kg/ha/j en 1990, 1991, 1992 et 1993 (soit 4,1, 4,0, 5,6 et 3,4 kg/ha/°C.j). Ces pertes correspondraient surtout à une remobilisation de réserves temporaires, essentiellement au niveau de la tige. Car elles sont dues, pour une faible part, à la respiration des organes puisque Ruget (1991) les estime à environ 0,1 g/plante/jour soit environ 10 kg/ha/j. La remobilisation des assimilats assure un rôle tampon par rapport au carbone issu de la photosynthèse, ce qui explique la régularité du remplissage des grains dans les conditions naturelles (Daynard et al., 1969). Les quantités de matière sèche ainsi remobilisées des PNE aux épis (en ne tenant pas compte des pertes par respiration) correspondent à 15 %, 22 %, 18 % et 25 % de la biomasse maximale accumulée dans l'appareil végétatif. Ces pourcentages de remobilisation sont identiques à ceux retenus dans CERES-maize (20 %). On observe cependant une petite différence. Dans CERES, les 20 % remobilisés sont calculés à partir du poids de tige à la floraison. Nos 20 % de remobilisation sont établis à partir des valeurs maximales de matière sèche des PNE qui sont atteintes environ 20 jours après la floraison. Des observations identiques ont été réalisées par Ruget (1990) sur des hybrides tardifs.

Ces mesures confirment l'existence de réserves temporaires glucidiques dans les parties non épi. Pour Daynard et al., (1969), leur contribution au remplissage des grains peut-être évaluée à 15 - 20 %. Ces

Tableau 2.6 : Vitesses de croissance de la biomasse épi (CGRépi) par jour et par degré-jour, déterminées par ajustement lors des périodes d'accumulation linéaire de biomasse épi. Modèle : $Y = a * (X - b)$.

Années	CGRépi (kg MSépi/ha/j)			CGRépi par degré-jour (kg MSépi/ha/°C.j)		
	a	b	R ² - dl	a	b	R ² - dl
1990	346 ± 6	4,2 ± 0,5	0,999 - 4	22,0 ± 0,4	61 ± 8	0,999 - 4
1991	324 ± 41	9,6 ± 3,3	0,954 - 2	20,1 ± 2,4	130 ± 49	0,961 - 3
1992	237 ± 7	-3,2 ± 1,1	0,999 - 1	16,7 ± 0,6	-14,9 ± 19	0,999 - 1
1993	287 ± 28	7,2 ± 3,2	0,990 - 1	20,6 ± 0,7	106 ± 15	0,999 - 1
"Moyenne" 90-91-93	306 ± 26	5,5 ± 2,4	0,922 - 12	20,3 ± 1,4	83 ± 30	0,945 - 12



Figures 2.9 : Evolution du rapport entre la matière sèche épi (MSépi) et la matière sèche aérienne totale (MSA) en fonction des sommes de températures depuis la floraison. Ajustement avec le modèle de Gompertz. (Variété Volga - N non limitant).

réerves se constituent essentiellement au cours de la période floraison - floraison + 20 jours (Setter et Meller, 1984). En effet, Cliquet (1989) a montré par marquage au ^{13}C que le carbone fixé en début de montaison ne participe que très faiblement à l'élaboration des grains.

L'évolution du rapport MSépi/MSA en fonction des sommes de degré-jour cumulées depuis la floraison est présentée figure 2.9. Le modèle de Gompertz permet de décrire cette cinétique :

$$\text{MSépi/MSA} = A \exp [-\exp(c - k \text{ ST6})] \quad (2.12)$$

avec ST6 : sommes de degré-jour à partir de la floraison femelle ; A : valeur de l'asymptote = $0,583 \pm 0,021$; $c = 1,46 \pm 0,14$ et $k = 0,0051 \pm 0,000054$; $R^2 = 0,98$; $dl = 21$.

Grâce à cette relation, nous pourrions donc déterminer la part de matière sèche allouée vers l'épi au cours de la période post-floraison.

2.3.3 Biomasse racinaire et rapport des biomasses racinaires et aériennes

Les biomasses racinaires (MSR) mesurées en 1990 (50N et 240N) et 1991 (30N et 240N) sont présentées en annexe 2.1. Nous analyserons seulement les données du traitement 240N. En 1990, la biomasse racinaire mesurée à la floraison femelle est de 2470 kg/ha, dont 74 % sont localisés dans l'horizon 0 - 0,28 m. Le rapport MSR/MSA est de 20 % à ce stade. En 1991, l'absence de mesure au stade floraison ne permet pas une comparaison avec 1990. On constate que la MSR mesurée 7 jours avant floraison (2020 kg/ha) est inférieure de près de 20 % à celle obtenue à maturité (2490 kg MS/ha). Le rapport MSR/MSA est de 62 % au stade 10 feuilles, 26 % au stade 19 feuilles et 10 % à maturité.

Les niveaux de production de biomasse aérienne sont voisins de ceux mesurés dans des conditions expérimentales voisines des nôtres (Lubet et Juste, 1985 ; Charpentier, 1986 ; Lubet, 1984 comm. pers.), mais plutôt supérieurs à ceux de travaux plus anciens (Foth, 1962 ; Mengel et Barber, 1974).

A la floraison ou à maturité, la biomasse racinaire est essentiellement localisée dans l'horizon de surface (74 à 86 %). Malgré les conditions irriguées qui favoriseraient un enracinement superficiel (Jordan, 1987), on observe encore 4 à 5 % de la MSR dans l'horizon C et environ 1 % dans l'horizon D (0,90 - 1,20 m). Les valeurs plus importantes de MSR mesurées en 1990 dans les horizons C et D s'expliquent en partie par les différences de profondeur (C : 0,50 - 0,75 m).

Pour établir des cinétiques de biomasse racinaire, nous avons construit un modèle basé sur les relations existant entre la biomasse aérienne et le rapport MSR/MSA (figure 2.10).

1° Du stade 10 feuilles (MSA = 0,15 t MS /ha) jusqu' à la floraison (MSA = 13 t MS /ha), le ratio MSR/MSA diminue selon une loi exponentielle asymptotique en fonction de la MSA :

$$Y = a + b \exp (-k * X) \quad (2.13)$$

Y : rapport MSR/MSA en %

X : Biomasse aérienne (MSA) en t MS /ha,

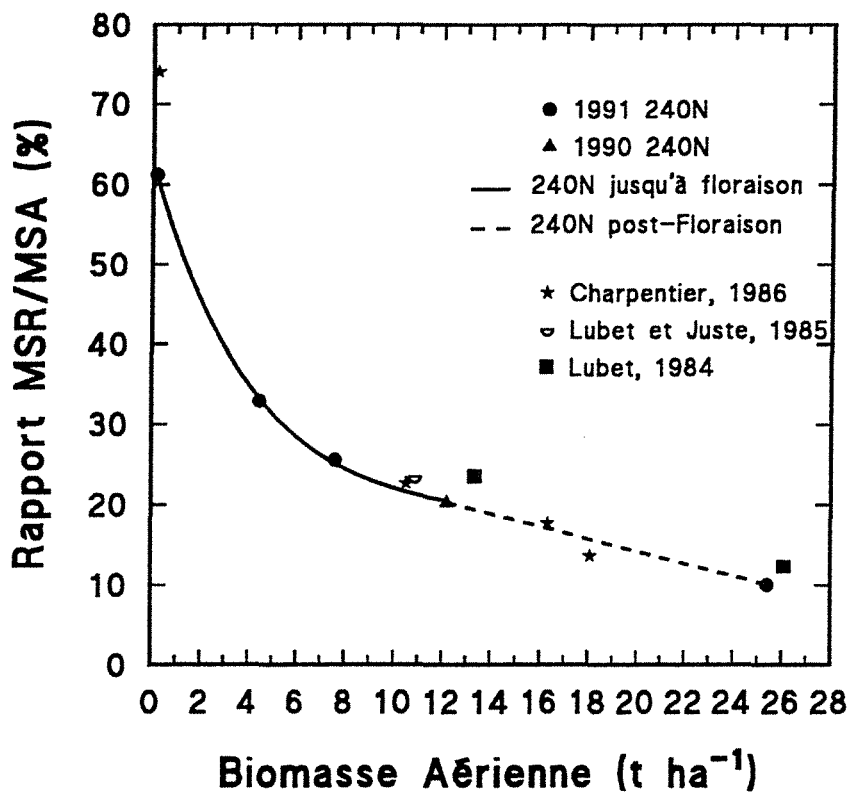
a, b et k : coefficient d'ajustement

Les résultats de l'ajustement et les valeurs arrondies retenues sont les suivantes ($dl = 1$, $R^2 = 0,999$):

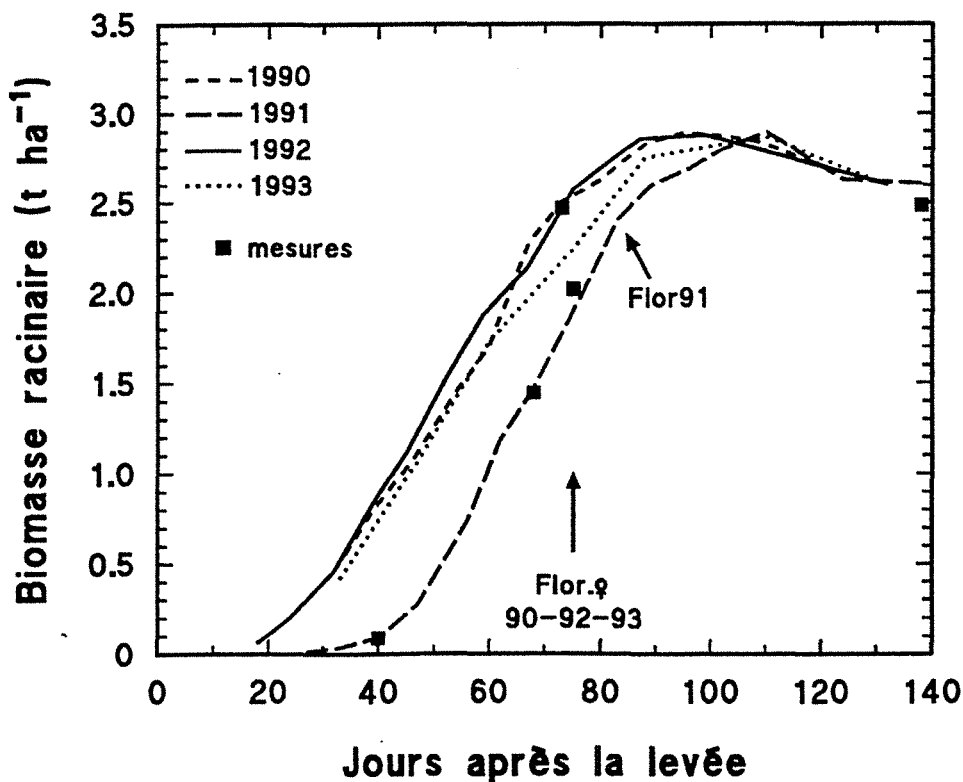
a = valeur de l'asymptote = $18,3 \pm 0,93$ % => 18,0 %,

b = $44,5 \pm 1,0$ => 44,0 %

k = $-0,246 \pm 0,016$ => -0,240



Figures 2.10 : Evolution du rapport entre la matière sèche racinaire (MSR) et la matière sèche aérienne totale (MSA) en fonction de la biomasse aérienne. Ajustement par un modèle exponentiel asymptotique (levée-floraison) et par une droite (floraison-maturité) - Variété Volga - N non limitant. Comparaison avec des données bibliographiques (même technique de mesures).



Figures 2.11 : Simulation des cinétiques de biomasse (MSR). Calculs réalisés avec le modèle d'évolution du rapport MSR/MSA en fonction de la croissance aérienne (MSA) mesurée les 4 années d'essais à Onard. Comparaison avec les biomasses racinaires mesurées (Variété Volga - N non limitant).

2°) De la floraison à maturité (domaine de validité 13 t MSA /ha <MSA< 26 t MSA /ha), le rapport diminue de manière linéaire en fonction de MSA. La pente de la droite est égale à -0,77.

Du fait du faible nombre de mesures, nous allons comparer nos résultats à ceux de la littérature. Nous avons reporté sur la figure 2.10 des résultats établis dans des conditions expérimentales assez voisines (Lubet et Juste, 1985 ; Charpentier, 1986 ; Lubet, 1984, comm. pers.). Si l'on se réfère à des travaux réalisés dans des conditions expérimentales beaucoup plus éloignées, on voit que le rapport MSR/MSA est de l'ordre de :

- 49 %, 23 jours après le semis - 20 % vers la floraison - 9 % à maturité (Foth, 1962),
- 64 %, 34 jours après le semis - 19 % à la floraison - 5 % à maturité (Mengel et Barber, 1974 : estimation réalisée à partir du poids frais de racines en prenant 10 % de MS)
- 60 %, 18 à 22 jours après le semis - entre 16 et 20 % à la floraison - 12 à 14 % à maturité (Girardin et al., 1987).
- 18 % à la floraison - 12 % à maturité (avec 84 % de MSR dans l'horizon 0-35 cm) dans une étude utilisant les rapports d'abondance $\delta^{13}\text{C}$ du maïs (Balesdent et Balabane, 1992).

L'ensemble des données permet donc globalement de valider notre modèle d'évolution du rapport MSR/MSA pour des conditions d'alimentation azotée optimales.

Avec ce modèle, nous avons calculé les cinétiques de biomasse racinaire à partir des productions de biomasse aérienne pour les 4 années (**figure 2.11**). Les cinétiques ainsi calculées ont des formes assez voisines de celles établies par d'autres auteurs (Foth, 1962 ; Varlet-Grancher, 1982 ; Tardieu et Manichon, 1987). La production maximale de biomasse est atteinte environ 20 jours après la floraison, ce qui correspond aussi à la période où la production de l'appareil végétatif aérien est à son maximum. La biomasse racinaire augmente de 15 % de la floraison femelle à la date de MSR maximale.

Ces résultats ne sont sans doute valables que pour des variétés tardives. Picard et al. (1985) ont montré que, pour une variété demi-précoce (Déa), l'émission de racines s'arrête quelques jours après la floraison et que la majorité des racines émises tardivement restait à l'état d'ébauche. Dans des conditions favorables à une forte assimilation photosynthétique dans la période post floraison, il est possible que les racines émises puissent entrer en croissance active et provoquer une augmentation de MSR non négligeable. A la fin du cycle, on observe une légère décroissance de biomasse des racines les plus âgées, effet dû à la remobilisation du carbone du système racinaire dans le grain. Cette remobilisation est sans doute faible car Cliquet (1989) a montré, par un marquage en début montaison, que seulement 1 % du carbone fixé dans le bas des tiges était remobilisé dans les grains.

synthèse : cinétiques de production de biomasse

Les productions de biomasse aérienne sont en moyenne de 12 t/ha à la floraison et de 26 t/ha au stade ensilage en l'absence de contrainte azotée. Les vitesses de croissance journalière se situent entre 350 et 400 kg MSA/ha/j du stade 15 feuilles à la floraison femelle (durée = 30 jours). Elles sont de 310 kg MSA/ha/j dans la période floraison à ensilage. Ces valeurs traduisent les fortes potentialités de croissance du maïs dans ce contexte pédo-climatique.

Un modèle permet de décrire l'évolution du rapport MSépi/MSA en fonction des sommes de degré-jour depuis la floraison :

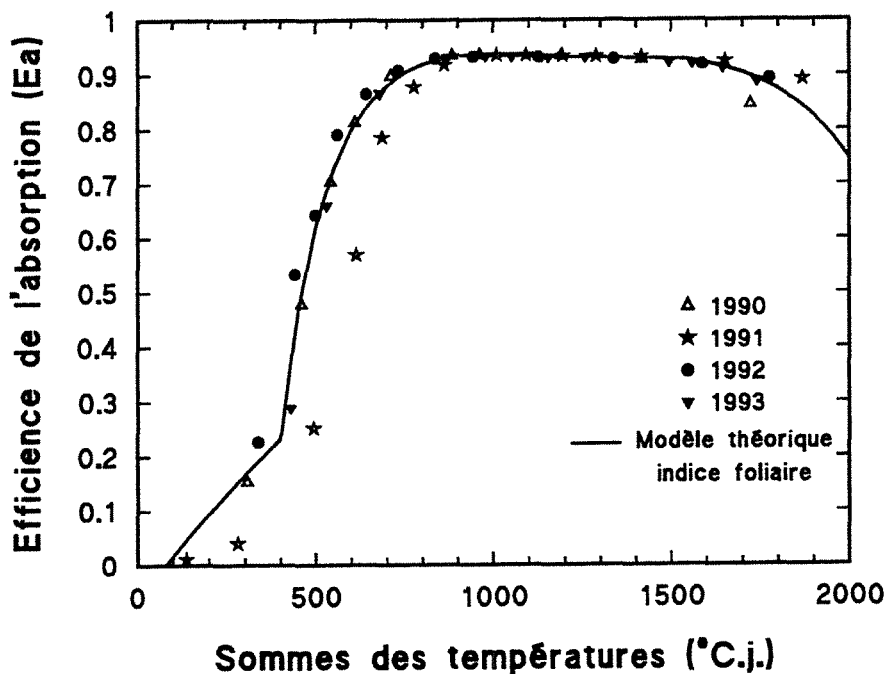
$$\text{MSépi/MSA} = 0,58 \exp [-\exp (1,46 - 0,0051 \text{ ST6})]$$

Après la floraison, la biomasse des parties végétatives augmente de 15 % jusqu'au stade floraison + 400 °C.j. La remobilisation apparente de matière sèche des parties végétatives vers l'épi représente environ 20 % de la quantité maximale de MS accumulée dans les parties végétatives.

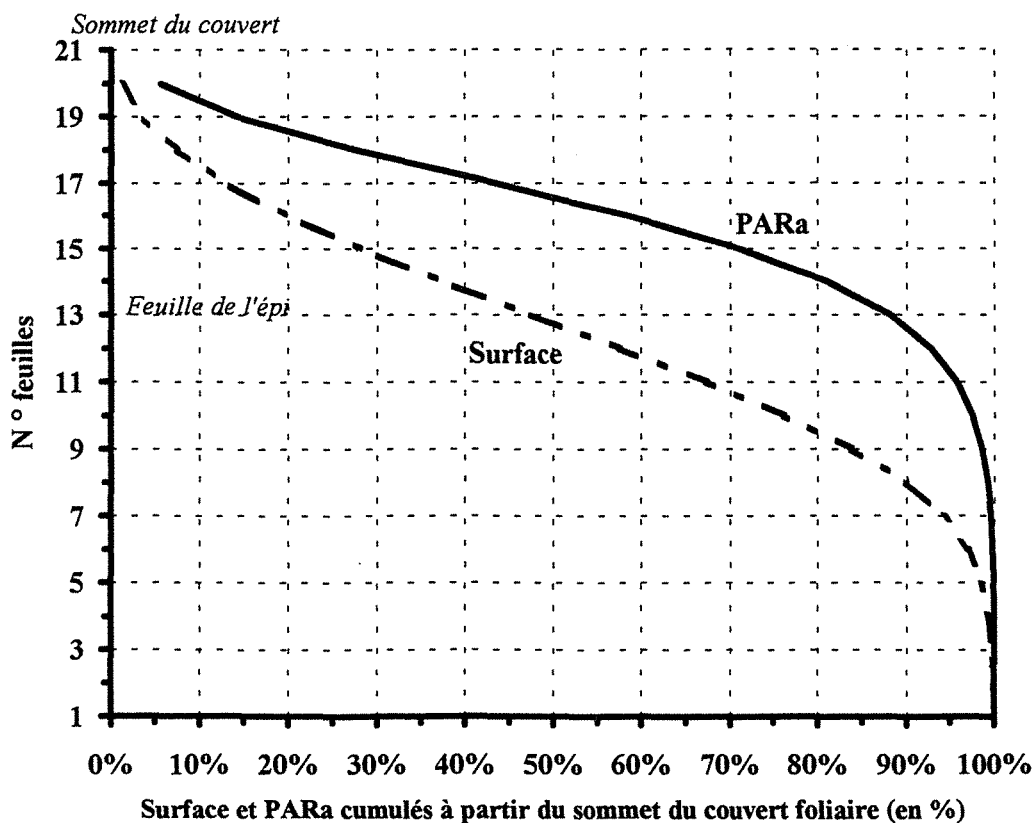
Les biomasses racinaires maximales sont de 2,5 t MSR/ha. Le rapport MSR/MSA est d'environ 20-22 % à la floraison et de 10 % à maturité. Un modèle permet de décrire l'évolution du rapport MSR/MSA en fonction de la MSA :

$$\begin{array}{ll} \text{MSA} \in \{0,15 \text{ t/ha}, 13 \text{ t/ha}\} & \text{MSR/MSA (\%)} = 18,0 + 44,0 e^{-0,240 \text{ MSA}} \\ \text{MSA} \in \{13 \text{ t/ha}, 26 \text{ t/ha}\} & \Delta (\text{MSR/MSA}) = -0,77 (\Delta \text{ MSA}) \end{array}$$

Les cinétiques de MSR, établies avec ce modèle, atteignent un maximum 20 jours après la floraison.



Figures 2.12 : Evolution de l'efficacité de l'absorption (E_a) du rayonnement solaire utile à la photosynthèse (PAR).- Comparaison avec les simulations réalisées grâce au modèle théorique des cinétiques d'indice foliaire (Variété Volga - N non limitant).



Figures 2.13 : Comparaison entre le profil des surfaces foliaires cumulées à partir du sommet des plantes et le profil de l'atténuation du PARa au sein du couvert (en % de la surface foliaire totale et du PARa absorbé total).

2.4 ABSORPTION DU RAYONNEMENT SOLAIRE ET CONVERSION EN BIOMASSE

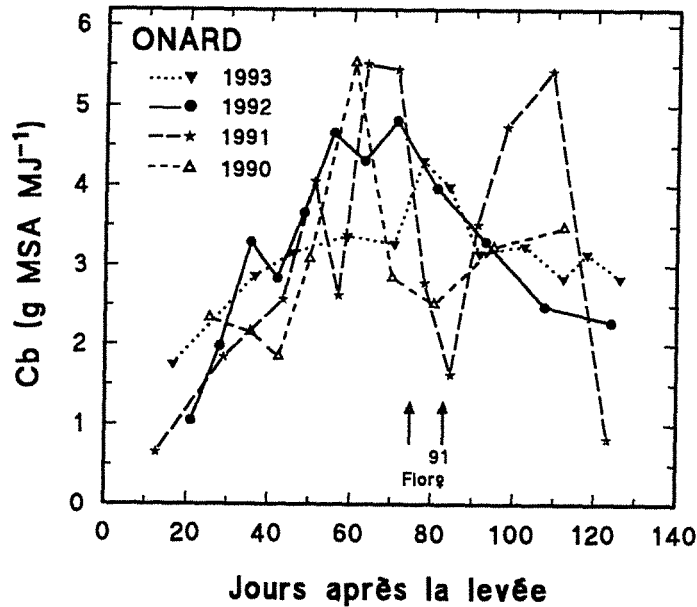
2.4.1. Absorption du rayonnement solaire utile à la photosynthèse

En connaissant la surface foliaire et le rayonnement global incident (R_{go}), le rayonnement solaire utile à la photosynthèse absorbé par le couvert est calculé en utilisant la démarche présentée dans le paragraphe 2.1. La figure 2.12 montre l'évolution de l'efficacité de l'absorption (E_a) du rayonnement utile à la photosynthèse calculée pour les 4 années, et celle obtenue par modélisation de l'évolution de la surface foliaire. Le modèle correspond pratiquement à une courbe enveloppe potentielle de l'efficacité de l'absorption, qui surestime légèrement E_a entre la levée et 400 °C.j. Environ 50 % du PAR sont interceptés au stade 11-12 feuilles (450-500 °C.j) et 90 % à partir de 700 °C.j (stade 16-17 feuilles).

L'annexe 2.2 présente les évolutions journalières du PAR incident (PAR_o) et du PAR absorbé (PAR_a) par le couvert pour les 4 années d'expérimentation. La représentation graphique en escalier s'explique par le caractère discontinu de nos mesures d'indice foliaire (pas d'interpolation journalière). Le rayonnement incident utile à la photosynthèse est généralement élevé dès le mois de mai, puisque les valeurs varient entre 8 à 11 MJ/m²/j pour les 4 années d'observation, avec une valeur moyenne journalière de 8,5 MJ/m²/j estimée sur 30 ans. Au cours de cette période, l'interception par le couvert est faible. Il faut attendre 50 jours après la levée, c'est-à-dire aux environs du 20 juin, pour que l'absorption du PAR par le couvert soit proche de 90 % (sauf pour 1991). Sur l'ensemble du cycle levée - maturité physiologique, l'efficacité (E_a) de l'absorption du rayonnement solaire utile à la photosynthèse a été voisin de 70 % sauf en 1991 (69,7 % en 1990, 58,9 % en 1991, 71,4 % en 1992 et 69,5 % en 1993). On constate ainsi que tout retard à l'installation de la culture (dates de semis retardées ou températures froides après le semis, etc) va fortement pénaliser PAR_a , donc le potentiel de production du maïs.

Une étude de sensibilité du modèle d'absorption du PAR a été réalisée en faisant varier E_{amax} et le coefficient d'absorption k . En retenant une valeur $k = 0,65$ au lieu de 0,70, on diminue PAR_a de 1,5 % sur l'ensemble du cycle. En faisant varier E_{amax} de 0,95 à 0,90 et 0,85, on diminue PAR_a de 5,3 et 10,5 % respectivement. L'effet du coefficient d'absorption est donc très réduit. Par contre, l'impact du pourcentage d'absorption maximale est plus sensible. La plupart des auteurs s'accordent pour un E_{amax} de 95 % dans des conditions de culture courantes (Varlet-Grancher et al, 1989). Par contre, la contrainte azotée peut modifier certaines caractéristiques du couvert (inclinaison et propriétés optiques des feuilles) qui diminuent E_{amax} , et conduire ainsi à surestimer PAR_a .

L'atténuation du rayonnement solaire au sein du couvert peut être déterminée à partir du modèle de la distribution verticale de la surface foliaire et de la loi d'atténuation de Bonhomme et al. (1982). A la floraison femelle, près de 60 % du PAR sont interceptés par les 5 feuilles du sommet et 90 % au niveau de la feuille de l'épi (figure 2.13). Ce profil d'atténuation du PAR au sein du couvert est en accord avec ceux obtenus par des mesures à différentes hauteurs (Loomis et al., 1968 ; Scarsbrook et Doss, 1973 ; Ottman et Welch, 1989). Ces calculs montrent que le gradient de distribution de la lumière au sein du couvert est très prononcé par rapport à la distribution de la surface foliaire, donc de la biomasse aérienne. Ceci ne sera sans doute pas sans conséquence sur la localisation des activités métaboliques et de l'azote au sein du couvert, avec une sénescence accélérée des feuilles basales et la remobilisation des réserves azotées.



Figures 2.14 : Evolution des coefficients de conversion (Cb en g MSA/MJ) du PARa en matière sèche aérienne au cours du cycle végétal. (calculs réalisés par différences entre 2 dates de mesures).

Tableau 2.7 : Valeurs du coefficient de conversion (Cb en g MSA /MJ) du rayonnement solaire utile à la photosynthèse absorbé par le couvert (PARa) en biomasse aérienne (MSA) : pente de la droite entre PARa (MJ/m²) et la biomasse aérienne (MSA g/m²).

Période	Para- mètres	Années				Ajustement moyen #
		1990	1991	1992	1993	
Semis - Ensilage 35 % MS	Cb	3,35 ± 0,12	3,65 ± 0,09	3,64 ± 0,11	3,38 ± 0,03	3,49 ± 0,07
	R²	0,992	0,993	0,991	0,999	0,984
	dl	7	11	10	10	45
Semis - Floraison Femelle	Cb	3,85 ± 0,32	4,01 ± 0,29	3,97 ± 0,16	3,26 ± 0,03	3,98 ± 0,19 \$
	R²	0,973	0,974	0,991	0,999	0,962
	dl	4	5	6	3	17
Floraison Femelle - Ensilage 35 % MS	Cb	3,08 ± 0,17	3,29 ± 0,18	2,98 ± 0,20	3,33 ± 0,07	3,17 ± 0,14
	R²	0,994	0,988	0,987	0,998	0,961
	dl	2	4	3	6	21
Semis - Stade 15 Feuilles (600 °C.j)	Cb	1,98 ± 0,09	2,32 ± 0,19	2,79 ± 0,17	2,87 ± -	2,36 ± 0,17
	R²	0,998	0,993	0,993	-	0,957
	dl	1	1	2	0	9
Stade 15 Feuilles. - Floraison Femelle	Cb	4,46 ± 0,37	4,52 ± 0,34	4,41 ± 0,11	3,33 ± 0,03	4,44 ± 0,13 \$
	R²	0,987	0,983	0,998	0,999	0,989
	dl	2	3	3	1	12
Floraison Femelle - Flor + 550 °C.j	Cb	-	3,88 ± 0,40	3,63 ± 0,19	3,80 ± 0,17	-
	R²	-	0,959	0,999	0,996	-
	dl	-	4	1	2	-
Flor + 550 °C.j - Ensilage 35 % MS	Cb	-	0,82 ± -	2,28 ± -	2,97 ± 0,05	-
	R²	-	-	-	0,999	-
	dl	-	0	0	2	-

Pour effectuer certains ajustements "moyens", il a fallu parfois enlever une valeur ou effectuer des translations sur l'axe des X car les petits décalages observés sur l'axe des X ont tendance à aplatir les pentes lors d'un regroupement de données. \$: Regroupement des données de 1990 - 1991 - 1992 seulement

2.4.2 Conversion du rayonnement en biomasse

2.4.2.1 Conversion du rayonnement en biomasse aérienne

Connaissant PARa et la production de biomasse aérienne à différentes dates, il est possible de déterminer le coefficient de conversion biologique (Cb ou RUEm) pour chaque période.

a) Variations du coefficient de conversion

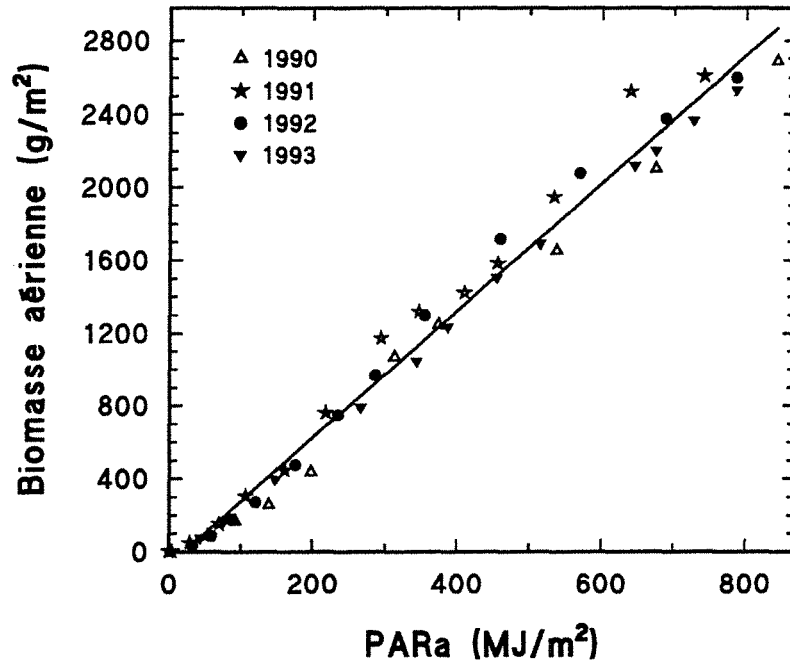
L'annexe 2.2 présente les évolutions de Cb pour chaque année. Une comparaison des évolutions de Cb en fonction du temps est réalisée figure 2.14. Les valeurs de Cb sont très fluctuantes au cours du temps puisqu'elles varient entre 0,7 à 5,5 g MS /MJ. On observe aussi de fortes variations entre 2 mesures successives. Une grande partie des fluctuations est sans doute liée aux erreurs expérimentales, cumulées sur cette variable synthétique (somme des erreurs sur les mesures de la biomasse à 2 dates, l'indice foliaire et l'absorption du PAR, etc.). Varlet-Grancher (1982) estime que la précision sur Eb (ou Cb) varie entre 30 et 50 %. Gallo et al (1993) mesurent des différences importantes sur RUEm en faisant varier seulement la méthode d'acquisition des valeurs de PARa. Elles sont plus élevées après la floraison car les organes en sénescence influencent les mesures d'absorption du rayonnement (différence de 1,03 g MS /MJ entre la plus faible et la plus forte estimation de RUEm sur la période floraison-maturité). Malgré ces réserves, il semble évident que le coefficient de conversion "moyen" ne soit pas constant tout au long du cycle. Trois périodes paraissent se dégager :

- De la levée à 40-50 JAL, Cb semble croître de 0,7 à 3 g/MJ. Toutefois, les plus faibles valeurs sont celles obtenues en début de cycle. Ces valeurs sont sujettes à de très grosses erreurs et l'on retiendra plutôt que Cb varie entre 2 et 3 g/MJ sur cette période.
- De 50 JAL à la floraison (75-80 JAL) environ, les valeurs de Cb fluctuent entre 2,5 et 5,5 g /MJ suivant les années et les dates de mesure.
- Après la floraison, les valeurs varient entre 1,6 et 5,4 g /MJ, mais elles apparaissent globalement moins élevées que celles obtenues juste avant la floraison.

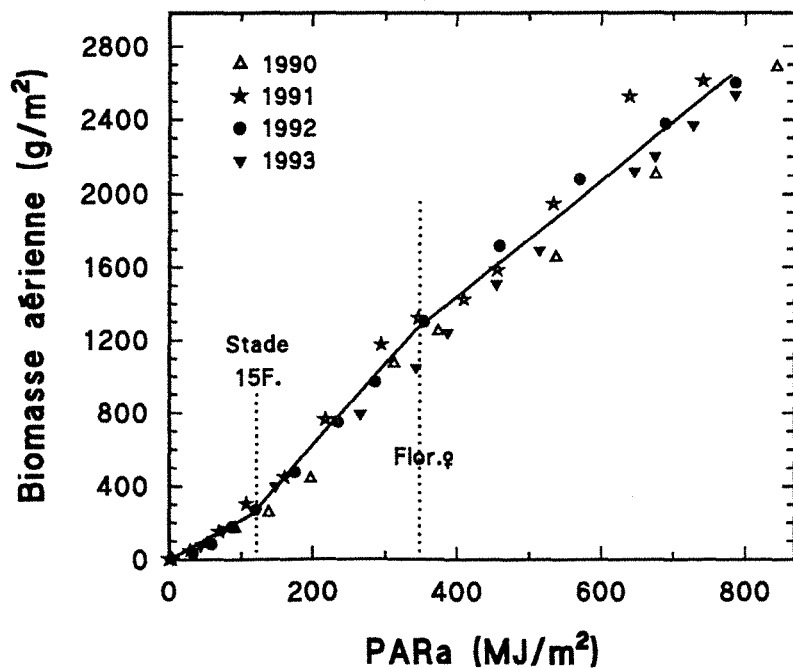
b) Déterminations des valeurs du coefficient de conversion selon les périodes du cycle cultural

Pour obtenir des valeurs "moyennes", la plupart des auteurs utilisent un ajustement linéaire entre la biomasse accumulée et le PARa cumulé. La pente de la droite correspond à la moyenne des Cb pour la période considérée. Certains auteurs (Gosse et al., 1986 ; Demetriades-Shah et al., 1992 ; Russel, 1993, Gallo et al., 1993) montrent cependant que l'analyse de la croissance en fonction du rayonnement absorbé doit être utilisée de manière critique. En effet, l'expression de l'accroissement de la matière sèche en fonction du rayonnement cumulé conduit nécessairement à une très bonne relation linéaire (fort R²). Ce mode de représentation a tendance à lisser les variations observées sur Cb au cours des périodes du cycle végétal, certaines variations pouvant avoir une signification biologique (Varlet-Grancher, 1982). Les régressions linéaires entre la biomasse et PARa ont été réalisées sur les données de chaque année pour l'ensemble du cycle et sur les périodes semis-floraison et floraison-maturité afin de comparer nos résultats à ceux de la bibliographie, même si la validité statistique (répartition des résidus) pose problème. Ensuite, nous avons procédé à des ajustements sur des fractions du cycle, de manière à améliorer la qualité des régressions. Des ajustements ont aussi été réalisés sur des regroupements de valeurs des années comparables.

Les résultats des valeurs de Cb sont présentés dans le tableau 2.7. Les coefficients de conversion obtenus sur l'ensemble du cycle sont compris entre 3,35 et 3,65 g MS /MJ selon les années. La valeur de 1990 s'explique sans doute, malgré les fortes sommes de degré-jour et le fort rayonnement, par le



Figures 2.15 : Relation entre la matière sèche aérienne cumulée (MSA g/m^2) et le PARa cumulé (MJ/m^2) sur l'ensemble du cycle végétal (levée - stade ensilage) : la pente de la droite correspond à $C_b = 3,50 \pm 0,07$ g MSA/MJ.



Figures 2.16 : Relation entre la matière sèche aérienne cumulée (MSA g/m^2) et le PARa cumulé (MJ/m^2) sur 3 périodes du cycle cultural :
 levée - 15 feuilles : $C_b = 2,0$ g MSA/MJ
 15 feuilles - floraison : $C_b = 4,40$ g MSA/MJ
 floraison - stade ensilage : $C_b = 3,17$ g MSA/MJ

déficit hydrique non contrôlé en post floraison à la suite d'un manque de disponibilité en eau d'irrigation. En 1993, une carence en azote au stade juvénile pourrait être à l'origine de ce coefficient de conversion (cf chapitres suivants). Les résultats étant assez voisins, un ajustement moyen sur l'ensemble des valeurs donne un coefficient $C_b = 3,50 \pm 0,07$ g MS /MJ (figure 2.15). Toutefois, une analyse des résidus de ces ajustements sur l'ensemble du cycle, montre clairement une répartition non aléatoire des points.

En partageant le cycle en deux périodes, semis-floraison et floraison-ensilage, on améliore la distribution des résidus. Les valeurs de C_b sont généralement plus élevées avant floraison (tableau 2.7). Mais les meilleurs ajustements sont obtenus en scindant le cycle cultural en 3 périodes (figure 2.16) :

- **Levée - stade 15 feuilles** (600 °C.j ou 50 JAL) : c'est la phase d'installation des capteurs. A la fin de cette période, l'indice foliaire se situe entre 2,5 et 3 m² feuilles /m² sol, PARa est voisin de 120 MJ /m² et la biomasse aérienne accumulée est de 2,50 t/ha. Le coefficient de conversion est très variable selon l'année, sans doute fortement influencé par les conditions de températures du sol qui vont déterminer les rythmes d'apparition des feuilles. Nous retiendrons un C_b moyen de 2,40 g MS /MJ ou de 2,0 g MS /MJ si on force la droite par l'origine.
- **Stade 15 feuilles** (600°C.j ou 50 JAL) - **floraison femelle** (950 °C.j ou 75 JAL) : les valeurs de C_b sont assez voisines, à l'exception de 1993. La valeur potentielle (1990-91-92) est de $4,40 \pm 0,13$ g MS /MJ.
- **Floraison femelle - stade ensilage à 35 % MS** (1780 °C.j ou 130 JAL) : au cours du remplissage des grains, les valeurs de C_b sont plus faibles (3,17 g MS/MJ en moyenne). Il semble cependant que C_b ne soit pas vraiment constant durant toute cette phase. De la floraison à floraison +550 °C.j, les valeurs de C_b restent élevées (3,60 à 3,90 g MS/MJ), puis diminuent plus ou moins fortement, sans doute en fonction de l'état sanitaire. Cette transition en fin de cycle ($\approx 28-30$ % MS plante entière) a été signalée par Lorgeou et al. (1994). Le faible nombre de données ne nous permet cependant pas de retenir cette scission.

c) Coefficient de conversion en biomasse épi

Après la floraison femelle, la très grande majorité du rayonnement absorbé par le couvert est convertie en biomasse épi. Nous avons donc calculé les coefficients de cette conversion. Les valeurs des coefficients sont de $3,87 \pm 0,06$ g MSépi/MJ en 1990, $3,79 \pm 0,14$ g MSépi/MJ en 1991, $3,38 \pm 0,07$ g MSépi/MJ en 1992 et $3,65 \pm 0,06$ g MSépi/MJ en 1993. Les valeurs moyennes potentielles sont donc de $3,77 \pm 0,11$ (sans 1992). Les ajustements linéaires ne passent pas par l'origine, indiquant un temps de latence de 100 °C.j (PARa de 70 à 90 MJ /m²)

2.4.2.2 Conversion du rayonnement en biomasse totale

L'énergie captée par le couvert est en fait convertie en métabolites qui sont répartis dans l'ensemble des organes de la plante. Connaissant l'évolution du rapport MSR/MSA, il est possible de déterminer le coefficient de conversion du rayonnement utile à la photosynthèse en biomasse totale (MST). Le tableau 2.8 présente les valeurs de C_b obtenues à partir des ajustements sur le cycle ou sur différentes périodes du cycle.

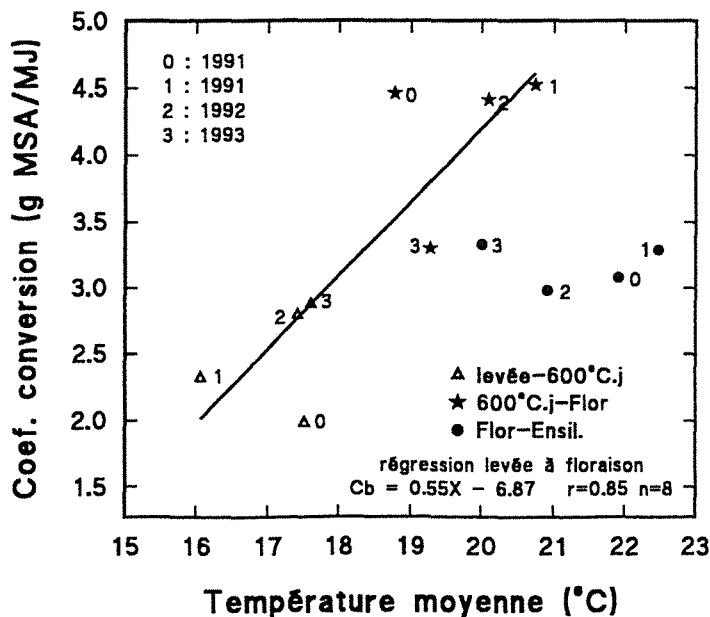
Sur l'ensemble du cycle, les écarts entre C_{bMST} et C_{bMSA} sont assez réduits (3,85 et 3,49 g MS /MJ en moyenne, soit 10,3 % d'augmentation). Ce pourcentage correspond approximativement à la proportion de MSR par rapport à la MSA à maturité.

Le système racinaire s'installant essentiellement avant la floraison, les coefficients C_b obtenus à partir d'ajustements réalisés sur MSA ou MST pour la période floraison-ensilage, sont pratiquement

Tableau 2.8: Valeurs du coefficient de conversion (Cb en g MST /MJ) du rayonnement solaire utile à la photosynthèse (PARa) en **biomasse totale** : pente de la droite entre PARa (MJ/m²) et la biomasse totale (MST g/m²).

Période	Para- mètres	Années				Ajustement moyen #
		1990	1991	1992	1993	
Semis - Ensilage 35 % MS	Cb	3,65 ± 0,15	4,15 ± 0,12	4,22 ± 0,14	3,68 ± 0,07	3,85 ± 0,08
	R ²	0,988	0,990	0,991	0,996	0,980
	dl	7	12	9	10	44
Semis - Floraison Femelle	Cb	4,50 ± 0,32	4,71 ± 0,24	4,69 ± 0,12	3,83 ± 0,03	4,53 ± 0,18 ##
	R ²	0,980	0,985	0,996	0,999	0,969
	dl	4	6	6	3	19
Floraison Femelle - Ensilage 35 % MS	Cb	3,12 ± 0,11	3,33 ± 0,17	3,28 ± 0,30	3,40 ± 0,12	3,22 ± 0,18
	R ²	0,997	0,990	0,983	0,993	0,947
	dl	2	4	2	6	18
Semis - Stade 16 Feuilles (700 °C.j)	Cb	3,07 ± 0,19	3,82 ± 0,16	4,05 ± 0,12	3,99 ± 0,20	4,00 ± 0,17 \$
	R ²	0,992	0,993	0,997	0,999	0,983
	dl	2	4	3	1	10
Stade 16 Feuilles - Floraison Femelle	Cb	5,32 ± 0,77	5,45 ± 0,46	5,16 ± 0,07	3,76 ± 0,06	5,28 ± 0,29 ##
	R ²	0,979	0,986	0,999	0,999	0,974
	dl	1	2	2	1	9

Pour effectuer certains ajustements "moyens", il a fallu parfois enlever une valeur ou effectuer des translations sur l'axe des X car les petits décalages observés sur l'axe des X ont tendance à aplatir les pentes lors d'un regroupement de données.
: Regroupement des données de 1990 - 1991 - 1992.
\$: Regroupement des données de 1991 - 1992 - 1993.



Figures 2.17 : Relation entre les coefficients de conversion (Cb) calculés sur 3 périodes du cycle végétal et les températures moyennes journalières sur ces mêmes périodes (les chiffres 0, 1, 2 et 3 identifient les 4 années d'essais). La régression linéaire est établie sur les données des 2 premières périodes.

identiques (3,17 et 3,22 g MS/MJ pour Cb_{MSA} et Cb_{MST} respectivement). Par contre, les différences entre Cb_{MSA} et Cb_{MST} deviennent de plus en plus importantes au fur et à mesure que l'on réalise des calculs sur des données correspondant aux premières phases du cycle.

Dans la période semis-floraison, la rupture de pente qui permet de distinguer 2 phases, s'observe plus tardivement lors des ajustements MST-PARa (700 °C.j au lieu de 600 °C.j pour MSA-PARa). Sauf pour l'année 1990, les coefficients de conversion (Cb_{MST}) sur la phase semis-700 °C.j, sont voisins de 4,0 g MS /MJ, soit près du double des valeurs Cb_{MSA} .

Au cours de la phase située avant la floraison femelle, Cb_{MST} est en moyenne égale à 5,28 g MS/MJ alors que la valeur Cb_{MSA} est de 4,44 g MS/MJ pour les données 1990-1991-1992, soit une augmentation de 19 %. Si on ne retient qu'une seule période entre le semis et la floraison, les écarts entre Cb_{MST} et Cb_{MSA} se réduisent (4,53 et 3,98 g MS/MJ, soit 14 % en moyenne).

Les erreurs commises en calculant les coefficients de conversion à partir de la matière sèche aérienne sont donc assez réduites pour l'ensemble du cycle, mais elles deviennent importantes si on travaille sur le début du cycle de croissance de la culture.

2.4.2.3 Discussion

Le **tableau 2.9** présente une synthèse bibliographique des valeurs de Cb obtenues sur maïs. Nos résultats se situent parmi les valeurs "hautes" de cette synthèse. Les différents modes d'acquisition de ces données ainsi que les différences de densité (Tollenaar et Bruulsema, 1988 ; Kiniry et al., 1989 ; Giauffret et al., 1991) rendent difficiles les comparaisons. Il est toutefois indéniable que les valeurs potentielles de Cb sur l'ensemble du cycle sont comprises entre 3,0 et 4,0 g MS/MJ pour les parties aériennes des variétés tardives cultivées en l'absence de stress hydrique. Ceci situe le maïs parmi les espèces ayant les plus fortes valeurs de Cb , sans doute en raison de son appartenance au groupe C4 (Gosse et al., 1986 ; Kiniry et al., 1989 ; Prince, 1991).

Certains travaux ont déjà fait état des valeurs plus élevées de Cb sur la période semis-floraison. Par contre, à notre connaissance, aucun travail n'a proposé de scinder la période floraison en 2 phases. Mais les observations de Varlet-Grancher (1982), de Goytino (1992) et de Lorgeou et al. (1994) confirment l'existence d'une période de 20 à 30 jours avant la floraison, où la conversion de l'énergie en biomasse aérienne est beaucoup plus élevée. Sur le plan statistique, le fractionnement des calculs de coefficients de conversion en 3 périodes permet de diminuer de 40 % la somme des carrés des écarts résiduels ce qui augmente légèrement la part de la variation totale expliquée par les modèles (de 0,984 pour un Cb unique sur le cycle à 0,991 pour 3 Cb). La meilleure répartition des résidus est cependant le critère statistique qui justifie le mieux l'intérêt de fractionner le cycle en 3 périodes.

La variation importante des coefficients de conversion en biomasse aérienne au cours du cycle végétal pourrait être attribuée, en **première hypothèse**, à un effet de l'élévation de la température moyenne qui permettrait d'augmenter l'efficacité photosynthétique des plantes. La **figure 2.17** présente les relations entre Cb mesurés sur les 3 périodes et les températures moyennes au cours de ces périodes pour les 4 années d'essais. L'analyse du graphique montre qu'il n'est pas possible de dégager une relation entre Cb et les températures moyennes au sein d'une même période, mais les écarts de températures sont généralement faibles (2 à 3 °C). Par contre, si on compare les périodes entre elles, une relation linéaire assez étroite ($r = 0,85$) existe entre la température et Cb sur la partie du cycle levée à floraison. Le comportement particulier de l'année 1990 peut être dû à une mauvaise caractérisation des limites entre les 2 périodes qui ne sont pas indépendantes. Si on supprime 1990, $r = 0,96$, mais les paramètres de la droite ne sont pas significativement différents. Le point d'interception de l'axe des températures se situe

Tableau 2.9 : Synthèse bibliographique, pour le maïs, des valeurs des coefficients de conversion du rayonnement solaire utile à la photosynthèse absorbé ou intercepté (PARA ou PARI) en biomasse aérienne (MSA) : Cb ou RUEm en g MSA /MJ

Auteurs	Lieu	Variétés	densités pl./m ²	Production maximale t MS /ha	Cb ou RUEm g MS / MJ		Mode acquisition*	Divers
					Semis-Flor.	Cycle		
Bonhomme et al, 1982	France (3 sites)	3 précoce à tardif	7 à 8	10 à 20 t MS/ha	3.17	2.05	Estimation a	
Varlet-Grancher et al, 1982 et Gosse et al, 1986	France (80)	3	8	16.9 t MS/ha	-	2.49	Mesures a	
Cabelguenne (1987) in Kiniry et al, 1989	France (31)	1 Eva	8.1	-	-	4.1	Estimation	
Ruget, 1989	France (80)	1 Déa	6.75	14.9 t MS/ha	-	3.45	Estimation a	
Giauffret et al, 1990	France (80)	3 INRA 150 LG11, Déa	8 - 11.5 15.0 - 18.5 2 écart.	7.9 à 14.6 t MS/ha	2.68		Estimation a	2.056 après la floraison 0.88 au début du cycle
Goytino, 1992	France (64)	1 Furio	8.75	25 t MS/ha	-	3.24	Estimation a	
Lorgeou et al, 1994	France Centre Sud-Ouest	plusieurs Déa, DK250, DK300. Furio, Volga	9-12.5 7.5 - 10.5	20.4 t MS /ha en moyenne 22.5 à 27.5 t MS	-	2.6 3.1	Estimation a	Cb varie en fonction des stades : valeurs maxi obtenues 250 °C.j avant Flor
Pellerin, 1994	France (68)	1 Déa	8.5 - 14.4 9.0 - 12.4	16.6 - 19.1 t MS	-	3.19	Estimation a	Essais avec 2 densités - 2 doses N - 2 années Valeur de 1 année
Williams et al, 1965	USA Californie	1	0.7 à 70	2 à 14 t MS/ha	-	3.8	Mesures i	Effets densité
Ustenko et Yagnova, 1967 cité par Gosse et al, 1986	URSS	2	-	-	-	3.4 - 4.8	Mesures i	
Yao, 1980 cité par Kiniry et al, 1989	USA Pensylvanie	-	-	-	-	3.2		
Sivakumar et Virmani, 1984 cité par Gosse et al, 1986	Inde	-	-	-	-	3.8	Mesures i	
Muchow et Davis, 1988	Australie	1	7	19 t MS/ha	1.6	1.4	Mesures i	Effets de l'azote=>RUE obtenu avec regression N prel.
Tollenaar et Bruulsema, 1988	Canada (Ontario)	2	3.9 - 6 - 10	13 à 19 t MS/ha	3.5		Mesures a	3.29 à 2.14 dans la période post floraison
Kiniry et al, 1989	USA (Texas)	Plusieurs	3.9 à 10.4		-	2.1 à 4.5	Estimation et mesures	
Daughtry et al, 1992	USA Indiana	1	9.3	25 à 27 t MS/ha	-	4.26	Mesures a	
Tollenaar et Aguilera, 1992	Canada Ontario	2 ancien et nouveau	7 5 et 8	12.8 t MS/ha 15.4 et 17.4 tMS	-	-	Mesures a	Floraison à 6 semaines après 2.38 g MS/MJ 2.89 et 3.03 g MS/MJ
Andrade et al, 1993a	Argentine	Plusieurs	plusieurs 4.6 à 12	-	2.68	-	Mesures i	Effets sur Nbre grains/m ² Effets densités et ombrages
Andrade et al, 1993b	Argentine	Plusieurs	7.3 et 8.5 7.3 à 9.1	9.2 à 12.0 7.7 à 10.6 t MS/ha à Flor	2.63 à 4.09 3.0 à 3.97	-	Mesures i	Effets dates de semis Effets années
Gallo et al, 1993	USA	1 Adler 30X	5 10	-	3.24 4.13	3.22 3.62	Mesures a	Différents modes de mesures Flor à mat. : 2.90 à 3.01

* Estimation à partir de la surface foliaire et une loi d'atténuation du rayonnement
a : rayonnement absorbé ou i : rayonnement intercepté

vers 12 °C, ce qui correspond approximativement au seuil minimal pour un grand nombre de processus biochimiques liés à la photosynthèse (Bourdu, 1984 ; Jolivet et Morot-Gaudry, 1984).

Andrade et al. (1993a) observent une augmentation pratiquement linéaire des Cb calculés sur la période semis-floraison lorsque la température moyenne passe de 16 à 21 °C (Cb augmentant de 2,2 à 4,0 g MS/MJ). La pente de la droite est du même ordre de grandeur que celle de la figure 2.17. Dans la synthèse bibliographique de Kiniry et al. (1989), les plus fortes valeurs de Cb sont obtenues avec des températures moyennes plus élevées, mais avec des exceptions non négligeables. Des auteurs ont montré aussi que la durée de la phase de remplissage du grain et le rendement diminuaient lorsque les températures moyennes au cours de la période post floraison étaient plus élevées (Hunter et al., 1977 ; Badu-Apraku et al., 1983) ce qui confirme nos observations.

Toutefois, Ruget et al. (1990) montrent que la température ne permet pas d'expliquer complètement les écarts de Cb observés selon les différents sites.

Grâce aux mesures de biomasse racinaire, nous pouvons analyser une **deuxième hypothèse** basée sur la répartition de la matière sèche entre les parties aérienne et racinaire (**tableau 2.10**). La répartition des assimilats vers le système racinaire représente 50 % de la matière sèche fabriquée par unité énergétique lors de la période 1 (semis-15 feuilles) et seulement 16 % sur la période 2 (15 feuilles-floraison). Après la floraison, la répartition de la matière sèche vers les racines devient pratiquement négligeable. Les Cb MSA augmentent de 120 % des périodes 1 à 2, alors que les Cb MST augmentent seulement de 32 %.

Ces résultats indiquent que les variations importantes des Cb MSA entre période 1 et 2 sont à attribuer essentiellement à l'évolution des transferts d'assimilats entre aérien et souterrain sur la période semis-floraison. L'évolution de ce rapport est d'ailleurs fortement influencée par la température moyenne : l'élévation des températures favorisant la croissance des parties aériennes. L'augmentation des Cb MST d'environ 30 % entre la période 1 et 2 est à attribuer à une amélioration de l'efficacité photosynthétique puisque les températures moyennes se rapprochent de l'optimum photosynthétique des plantes en C4. La mise en place d'un puits important (tige) à une période où l'appareil foliaire atteint son maximum de développement et de fonctionnement photosynthétique contribue sans doute à cette amélioration en évitant les possibilités d'engorgement des sites photosynthétiques (Prioul, 1984).

En post floraison, le transfert apparent de matière sèche vers le système racinaire est très réduit. Les Cb MSA et Cb MST sont pratiquement équivalents. Ils sont nettement plus faibles que ceux mesurés sur la période 15 feuilles-floraison alors que les températures moyennes sont élevées et que la croissance des grains assure un effet puits important. Le système foliaire devient cependant de plus en plus "agé", donc de moins en moins performant sur le plan photosynthétique (Tanaka et Yamaguchi, 1972 ; Vietor et al., 1977 ; André et al., 1978 ; Moutonnet et Couchat, 1979 ; Thiagarajah et al., 1981 ; Tollenaar et Migus, 1984 ; Dwyer et al., 1989 ; Crafts-Brandner et Poneleit, 1992). L'accroissement de la respiration d'entretien, parallèlement à l'augmentation de la biomasse, explique aussi la plus faible valeur du coefficient de conversion "apparent" de l'énergie en matière sèche sur cette période (Ruget et al, 1990). Enfin, un effet possible de la composition biochimique des organes n'est pas à exclure, bien qu'il soit plus faible chez le maïs (Ruget et al., 1990) que chez les plantes à graines riches en protéines ou en lipides.

2.4.2.4 Efficience de la conversion

Pour déterminer l'efficience de la conversion de l'énergie absorbée en matière sèche, il faut connaître l'équivalence énergétique d'un gramme de matière sèche, généralement mesurée par sa chaleur de combustion au moyen d'une bombe calorimétrique. Varlet-Grancher (1982) et Girardin (1985) ont mesuré les valeurs calorifiques de différents organes du maïs au cours du cycle. Les valeurs calorifiques moyennes de l'ensemble des parties aériennes semblent assez constantes sur tout le cycle (Girardin :

Tableau 2.10 : Comparaison des valeurs des coefficients de conversion en biomasse aérienne (Cb MSA), en biomasse racinaire (Cb MSR) et en biomasse totale (Cb MST) pour les 3 périodes du cycle : semis à stade 15-16 feuilles, 15-16 feuilles à floraison femelle et floraison femelle à ensilage 35 % MS.

Périodes du cycle	semis à 15-16 feuilles période 1		15-16 feuilles à floraison période 2		floraison à ensilage période 3	
	Cb en g MS/MJ	en % du total	Cb en g MS/MJ	en % du total	Cb en g MS/MJ	en % du total
Cb MSA	2,0 #	50 %	4,44	84 %	3,17	98 %
Cb MSR \$	2,0	50 %	0,84	16 %	0,05	2 %
Cb MST	4,0 #		5,28		3,22	

: coefficient de conversion calculé en forçant la droite par l'origine

\$: coefficients déterminés par différence en Cb MST et Cb MSA

Tableau 2.11 : Détermination du rendement énergétique et de ses composantes pour les 4 années d'expérimentation du maïs (valeurs obtenues sur la période levée - Maturité).

Années	Ec	Ea	Eb		E	
			MSA	MST	MSA	MST
1990	0,48	0,70	0,062	0,067	0,0208	0,0225
1991	0,48	0,59	0,067	0,077	0,0190	0,0218
1992	0,48	0,71	0,067	0,078	0,0228	0,0266
1993	0,48	0,70	0,063	0,068	0,0212	0,0228
Moyenne	0,48	0,67	0,065	0,073	0,0210	0,0234
Ecartype		± 0,06	± 0,003	± 0,006	± 0,0016	± 0,0022

Ec : efficience climatique,

Ea : efficience de l'absorption du rayonnement,

Eb : efficience de la conversion du rayonnement en énergie "biochimique" (Cb * 0,01845 MJ/g MS), calculée à partir de la matière sèche aérienne ou de la matière sèche totale (MSA + MSR).

E : Rendement énergétique (E = Ec * Ea * Eb)

Tableau 2.12 : Détermination de l'indice de récolte (IR) sur des traitements azotés optimaux

	INDICE DE RECOLTE	
	MSA stade ensilage Moyenne* écartype	MSA stade maturité Moyenne* écartype
ESSAIS CINÉTIQUES		
1990	0.484 ± 0.042	
1991	0.462 ± 0.035	0.474 ± 0.030
1992	0.418 ± 0.021	0.431 ± 0.044
1993	0.462 ± 0.074	0.458 ± 0.042
Moyenne	0.457	0.454
AUTRES ESSAIS		
Maurrin 1988	0.478 ± 0.031	
Onard 1989	0.447 ± 0.015	
Onard 1992	0.447 ± 0.025	
Onard 1993	0.486 -	
Bergerac 1993	0.507 ± 0.012	
Satolas 1993	0.494 ± 0.042	
Négrepelisse 93	0.469 ± 0.062	
Moyenne autres essais	0.475	
Moyenne générale (sans 1992)	0.474 ± 0.020	

Indice de récolte (IR) : MS grains / MS parties aériennes

IR calculé à partir des données provenant du traitement azoté optimal pour le rendement en grain

IR MS stade ensilage : les biomasse aériennes ont été déterminées au stade ensilage 35 % MS

IR MS stade maturité : les biomasse aériennes ont été déterminées au stade maturité physiologique

* : Les moyennes et les écartypes ont été calculés sur 4 répétitions par essai

Les autres essais sont des expérimentations azotées réalisées par différents instituts ou par nous.

18,70 kJ/g MS en début de cycle, 16,70 kJ/g MS à maturité ; Varlet-Grancher : 18,45 kJ/g MS sur tout le cycle sauf au moment de la différenciation de l'épi). Les valeurs calorifiques de la MS épi trouvées par Girardin paraissent faibles au regard de celles des autres auteurs : 16,93 kJ/g MSépi au lieu de 17,98 - 18,39 - 18,86 kJ/g MSépi pour Leith, Ovington et Lawrence (cités par Girardin, 1985) et 18,45 kJ/g MS pour Varlet-Grancher (1982). Ceci peut expliquer la valeur plus faible obtenue à maturité. Nous retiendrons donc la valeur calorifique moyenne des parties aériennes de Varlet-Grancher (1982).

Le rendement énergétique, c'est-à-dire le rapport entre l'énergie potentielle chimique accumulée dans la matière sèche et l'énergie du rayonnement solaire global incident de la culture de maïs sur la période levée-maturité, correspond au produit des 3 efficacités : $E = E_c * E_a * E_b$ (Varlet-Grancher, 1982).

Le **tableau 2.11** présente les rendements énergétiques obtenus pour les 4 années d'expérimentations ainsi que les valeurs des différentes efficacités. L'efficacité de la conversion E_b a été calculée à partir des coefficients de conversion ($E_b = C_b * \text{valeur calorifique}$) déterminés sur l'ensemble du cycle à partir de MSA et MST. Le rendement énergétique moyen déterminé à partir de la MSA est de 10 % inférieur à celui calculé avec MST (en considérant que la valeur calorifique de MSR est identique à celle de MSA).

Les valeurs des rendements énergétiques obtenues dans nos conditions se situent parmi les plus élevées de la synthèse bibliographique présentée par Varlet-Grancher (1982). Seule la canne à sucre permet un tel niveau de rendement énergétique.

2.4.3 Transformation en grains

La transformation de la matière sèche aérienne en production de grain est généralement réalisée grâce à l'indice de récolte IR (MS grain/MS parties aériennes ou "Harvest Index : HI). Cet indice est calculé en fin de cycle. La valeur la plus fréquemment retenue dans les modèles est $IR = 0,50$. Le **tableau 2.12** présente les indices de récolte obtenus à Onard, calculés soit à partir de la biomasse aérienne maximale mesurée généralement au stade ensilage 35 % MS, soit à partir de la biomasse aérienne mesurée à maturité physiologique des grains (32 % d'humidité). La MSA mesurée à maturité étant souvent légèrement plus faible que celle déterminée au stade ensilage 35 % MS, l'indice de récolte est légèrement plus grand au stade maturité, mais les différences paraissent négligeables. Par contre, l'IR obtenu en 1992 est sensiblement inférieur à celui des 3 autres années, sans doute en raison d'une attaque cryptogamique en fin de cycle qui aurait limité le remplissage des grains. Le tableau présente aussi les indices de récolte obtenus sur des essais azotés dans d'autres situations. L'indice moyen de 0,474 obtenu avec la variété Volga pour les conditions du Sud de la France semble légèrement inférieur à l'indice de 0,50 généralement retenu, mais sans le remettre vraiment en cause. La valeur retenue par les modélisateurs correspond donc à une valeur potentielle. Pour nos conditions expérimentales, nous retiendrons un IR de 0,475.

L'utilisation de l'indice de récolte ne permet cependant pas de suivre les cinétiques de remplissage des épis. La relation entre les sommes de degré-jour depuis la floraison et le rapport MSépi/MSA présentée paragraphe 2.3.2, permet de modéliser la répartition des assimilats au cours de cette période. Le passage de la biomasse épi au rendement-grains est réalisé par la relation :

$$\text{Rendement-grain sec} = 0,875 \text{ MSépi}$$

car la rafle représente $12,5 \pm 0,7 \%$ ($n = 18$) du poids sec de l'épi à maturité.

Le couplage des modèles de transfert des assimilats (racines et épis) au modèle de croissance potentielle des parties aériennes sera particulièrement intéressant pour suivre la répartition de l'azote au sein de la plante, les remobilisations de l'azote entre les différents compartiments pouvant être très importantes.

Tableau 2.13: Paramètres du modèle de production potentielle journalière de matière sèche aérienne de maïs et de la répartition des assimilats dans les racines et les épis.

Sous-modèles	Paramètres
Indice foliaire	Si $ST_6 < 80$: $IF = 0$ Si $ST_6 < 400$: $IF = 0 + [0,00125 * (ST_6 - 80)]$ Si $ST_6 < 900$: $IF = 0,40 + [0,0112 * (ST_6 - 400)]$ Si $ST_6 < 1550$: $IF = 6,0 - [0,001 * (ST_6 - 900)]$ Si $ST_6 < 2000$: $IF = 5,35 - [0,007 * (ST_6 - 1550)]$ $ST_6 > 2000$: $IF = 0$
Absorption du rayonnement (Bonhomme et al., 1982)	$\Delta PAR_o = 0,48 * \Delta R_{go}$ $\Delta PAR_a = \Delta PAR_o * [0,95 * (1 - \text{Exp}(-0,70 * (IF_i + IF_{i-1})/2))]$
Conversion en MSA	Si $ST_6 < 600$: $MSA_i = MSA_{i-1} + (2,0 * \Delta PAR_a)$ Si $ST_6 < 950$: $MSA_i = MSA_{i-1} + (4,4 * \Delta PAR_a)$ Si $ST_6 < 1770$: $MSA_i = MSA_{i-1} + (3,15 * \Delta PAR_a)$ $ST_6 > 1770$: $MSA_i = MSA_{i-1} + (0 * \Delta PAR_a)$
Répartition de la matière sèche <i>MS racinaire</i>	Si $MSA < 0,15$ t/ha : $MSR = 0$ Si $MSA < 13$ t/ha : $MSR = MSA * [(18 + 44 * \text{Exp}(-0,24 * MSA)) / 100]$ Si $MSA < 26$ t/ha : $MSR = (MSR/MSA)_{i-1} * (-0,77 * \Delta MSA)$ Si $MSA > 26$ t/ha : $MSR = MSR_{i-1}$
<i>MS épi</i>	Si $ST_6 > 950$: $MS_{épi} = MSA * [0,58 * \text{Exp}(-\text{Exp}(1,46 - 0,0051 * ST_6))]$ Si $ST_6 > 1820$: $MS_{épi} = (MS_{épi})_{i-1}$
<i>Rendement grain sec</i>	$RDT \text{ grain} = MSA_{max} * 0,475$ ou $RDT \text{ grain} = 0,875 * MS_{épi}$

ST_6 : somme des températures en base 6,

ΔR_{go} : Différence de rayonnement global incident entre 2 dates,

ΔPAR_o : Différence de rayonnement utile à la photosynthèse incident,

MSA_i et MSA_{i-1} : Matière sèche aérienne à la date i et à la date précédente ($i-1$)

MSR : Matière sèche racinaire,

$MS_{épi}$: Matière sèche épi

IF_i et IF_{i-1} : Indice foliaire à la date i et à la date précédente ($i-1$).

synthèse : Absorption du rayonnement solaire et conversion en biomasse

Dans nos conditions expérimentales, il faut attendre le 20 juin (700 °C.j - stade 16-17 feuilles) pour que 90 % du PAR soit absorbé. *L'efficacité de l'absorption du PAR* est d'environ 70 % sur l'ensemble du cycle. Des retards dans la phase d'installation de la culture réduisent rapidement cette efficacité.

Les profils d'atténuation du rayonnement au sein du couvert montrent que 60 % du PAR sont absorbés par les 5 feuilles du sommet de la plante et 90 % au niveau de la feuille de l'épi.

Les coefficients de conversion du PARa en biomasse aérienne (Cb_{MSA}) sont en moyenne de 3,50 g MS/MJ sur l'ensemble du cycle. Ces coefficients ne sont cependant pas constants selon les périodes du cycle végétal. Trois périodes se distinguent :

- Levée - stade 15 feuilles : les Cb_{MSA} sont de 2,0 g MS/MJ,
- Stade 15 feuilles - floraison femelle : la valeur potentielle des Cb_{MSA} est de 4,40 g MS/MJ,
- Floraison femelle - stade ensilage : $Cb_{MSA} = 3,20$ g MS/MJ.

Les coefficients de conversion en biomasse totale (Cb_{MST}) sont estimés à 3,85 g MS/MJ sur le cycle. Ils sont de 4,00 dans la période levée-16 feuilles, 5,28 du stade 16 feuilles à la floraison et de 3,20 en post-floraison.

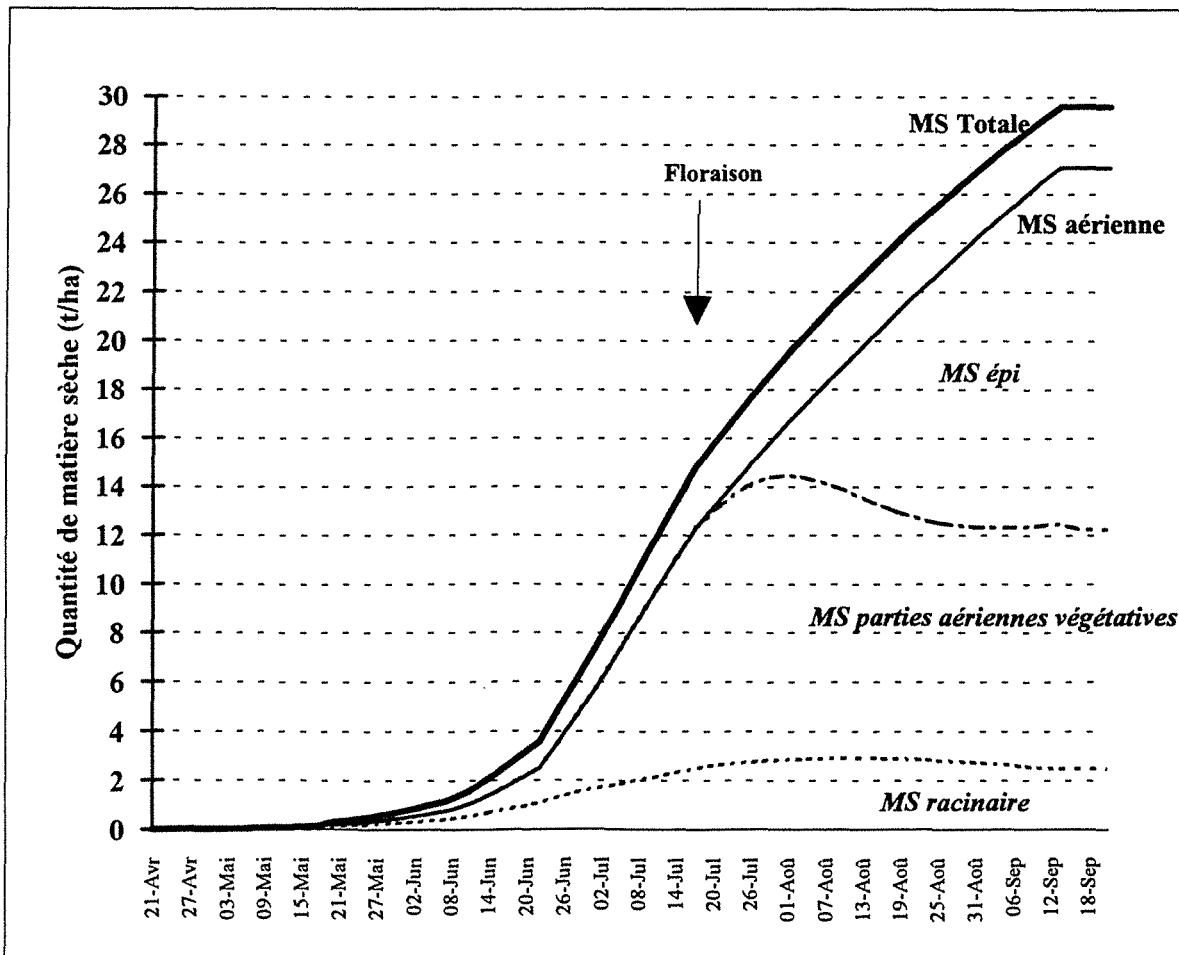
La prise en compte du système racinaire a permis de montrer que l'augmentation de 120 % mesurée sur les coefficients de conversion en biomasse aérienne entre la période levée-15 feuilles et 15 feuilles-floraison s'explique essentiellement par l'évolution importante du rapport entre les parties racinaires et aériennes sur ces périodes. L'amélioration de l'efficacité photosynthétique augmente de 30 % les valeurs des coefficients de conversion en biomasse totale entre ces 2 périodes. Le rendement énergétique de la culture de maïs est de 2,3 % sur les 6 mois de culture.

La transformation de la biomasse aérienne en rendement-grain est réalisé soit avec un indice de récolte égal à 0,475 dans notre situation, soit en utilisant l'évolution du rapport $MS_{\text{épi}}/MSA$ en fonction des sommes de degré-jour. La relation rendement-grain sec = 0,875 $MS_{\text{épi}}$ assure la transformation de la biomasse épi au rendement grain sec à maturité.

Tableau 2.14 : Comparaison des valeurs mesurées et estimées des productions de biomasse aérienne et des rendements en grains à Onard (4 années pour l'élaboration du modèle et 2 années de validation).

Années	Biomasse aérienne (t/ha)			Rendement grain (t/ha à 15% H ₂ O)		
	mesurée	estimée#	Δ (%)	mesuré	estimé#	Δ (%)
Onard 1990	26,85 ± 2,71	28,37	5,7 %	15,20 ± 0,32	16,00	5,3 %
1991	25,42 ± 1,98	25,61	0,7 %	14,15 ± 0,82	14,46	2,2 %
1992	26,01 ± 0,44	25,17	-3,2 %	12,77 ± 0,55	14,23	11,4 %
1993	25,35 ± 2,68	26,61	5,0 %	13,60 ± 0,68	15,03	10,5 %
Moyenne ± écartype	25,91 ± 0,69	26,44 ± 1,42	2,05 % ± 4,14	13,93 ± 1,02	14,93 ± 0,79	7,35 % ± 4,36
Validation						
Onard 1989	28,72 ± 1,20	27,94	- 2,7 %	15,10 ± 0,62	15,33	1,5 %
Onard 1994	25,29 ± 0,89	22,93	-9,3 %	13,37 ± 0,42	12,93	-3,3 %

: Estimation à partir du modèle.
 Onard 1989 : résultats présentés in Plénet et al., 1991.
 Onard 1994 : résultats non publiés.



Figures 2.18 : Simulation de la cinétique de production potentielle de biomasse totale pour un climat moyen à Mont-de-Marsan (40). Répartition de la matière sèche totale en différents compartiments de la plante : matière sèche racinaire, matière sèche aérienne, matière sèche épi. Conditions de calculs : normale climatique 1961-1990 - variété Volga - semis le 21 avril - densité 90000 plantes - absences de facteurs limitants eau, nutrition minérale,...

Conclusion : modèle de croissance potentielle

A partir de l'ensemble de ces résultats, nous avons élaborer un modèle permettant de calculer la production potentielle de matière sèche aérienne ou totale, ainsi que la répartition des assimilats en fonction de variables météorologiques (températures mini et maxi, rayonnement global incident). Ce modèle est constitué de 4 sous-modèles dont les paramètres sont présentés **tableau 2.13**.

Les sous-modèles indice foliaire, conversion du rayonnement en matière sèche et répartition de la matière sèche ont été élaborés à partir de nos observations. Le module absorption du rayonnement correspond au modèle de Bonhomme et al. (1982).

Le **tableau 2.14** présente la comparaison entre les valeurs mesurées et estimées pour la production maximale de biomasse aérienne et de grains. Les estimations des rendements grains sont moins bonnes que celles de la biomasse aérienne, surtout en 1992 et 1993, du fait des problèmes phytosanitaires rencontrés en fin de cycle ces 2 dernières années. En utilisant des coefficients de conversion moyens pour l'ensemble du cycle, l'estimation de la biomasse aérienne maximale est également bonne, mais les écarts entre les MSA mesurées et calculées pour les stades intermédiaires sont beaucoup plus importants. Pour tester la validité de ce modèle, nous avons calculé la production sur le même site mais avec des données de 1989 et 1994. Les estimations sont dans l'ensemble correctes.

Des limites à ce type de modèle apparaissent cependant. En 1991, la prise en compte uniquement de la température de l'air pour installer le couvert végétal conduit à surestimer la MSA en début de cycle car le rythme d'émission des feuilles est fortement conditionné par la température du sol au cours de la période juvénile. De même, les résultats de 1992 et 1993 soulignent la difficulté de prévoir le rendement en grains par un modèle basé simplement sur des variables climatiques, sachant que la période de remplissage des grains est très sensible aux conditions du milieu et à l'état sanitaire de la culture.

Malgré ces réserves, ce **modèle de croissance potentielle** permet d'estimer les cinétiques d'élaboration de la biomasse totale pour le climat moyen (moyenne 1961-1990) de la région de Mont-de-Marsan (**figure 2.18**) Les niveaux de productions potentielles sont de 29,6 t MST/ha dont 27,1 t MSA/ha et 2,9 t MSR/ha . Les rendements potentiels permis dans ce contexte sont de 14,9 t MSépi/ha et de 153 q/ha de grains aux normes. Ces valeurs confirment les fortes potentialités du maïs dans cette région. Des travaux complémentaires sont encore nécessaires pour tester la robustesse de ce modèle dans d'autres contextes pédo-climatiques et techniques de l'Aquitaine. Son utilisation devrait faciliter la définition des potentialités des petites régions agricoles. Mais il permettra surtout par des simulations, en fonction des années climatiques, de déterminer la variabilité des cinétiques d'élaboration du rendement et par conséquent des "besoins" en azote.

L'intérêt de ce travail de modélisation de la croissance est aussi d'avoir identifié et caractérisé certaines variables de fonctionnement dans leur état potentiel. Il est donc possible maintenant d'analyser leur comportement face à la contrainte azotée. Pour cela, il est nécessaire de mettre au point une technique de diagnostic afin de caractériser parfaitement le statut azoté de la culture.

CHAPITRE 3

ÉLABORATION D'UN INDICE DE NUTRITION AZOTÉE SPÉCIFIQUE AU PEUPEMENT MAÏS

the 1990s, the number of people with a university degree has increased from 10% to 20%.

There are several reasons for the increase in the number of people with a university degree. One reason is that the number of people who go to university has increased. Another reason is that the number of people who complete a university degree has increased. A third reason is that the number of people who have a university degree but do not work in a university has increased.

The increase in the number of people with a university degree has led to a number of changes in the labour market. One change is that the number of people who work in a university has increased. Another change is that the number of people who work in a non-university sector has increased.

The increase in the number of people with a university degree has also led to a number of changes in the economy. One change is that the number of people who work in a university has increased. Another change is that the number of people who work in a non-university sector has increased.

The increase in the number of people with a university degree has also led to a number of changes in the labour market. One change is that the number of people who work in a university has increased. Another change is that the number of people who work in a non-university sector has increased.

The increase in the number of people with a university degree has also led to a number of changes in the economy. One change is that the number of people who work in a university has increased. Another change is that the number of people who work in a non-university sector has increased.

The increase in the number of people with a university degree has also led to a number of changes in the labour market. One change is that the number of people who work in a university has increased. Another change is that the number of people who work in a non-university sector has increased.

The increase in the number of people with a university degree has also led to a number of changes in the economy. One change is that the number of people who work in a university has increased. Another change is that the number of people who work in a non-university sector has increased.

The increase in the number of people with a university degree has also led to a number of changes in the labour market. One change is that the number of people who work in a university has increased. Another change is that the number of people who work in a non-university sector has increased.

The increase in the number of people with a university degree has also led to a number of changes in the economy. One change is that the number of people who work in a university has increased. Another change is that the number of people who work in a non-university sector has increased.

The increase in the number of people with a university degree has also led to a number of changes in the labour market. One change is that the number of people who work in a university has increased. Another change is that the number of people who work in a non-university sector has increased.

The increase in the number of people with a university degree has also led to a number of changes in the economy. One change is that the number of people who work in a university has increased. Another change is that the number of people who work in a non-university sector has increased.

Pour analyser l'effet de la nutrition azotée sur le fonctionnement des cultures de maïs, il faut disposer d'une technique permettant de caractériser l'état nutritionnel des plantes. Une étude bibliographique présente les bases théoriques d'une technique basée sur les "courbes de dilution" de l'azote dans la plante (Salette et Lemaire, 1981). Nous présentons ensuite la démarche utilisée pour construire une relation critique, spécifique aux cultures de maïs, entre la teneur en azote et la croissance. Après validation du modèle, nous proposons un indice de nutrition azotée qui permet de caractériser à tout instant le statut azoté du peuplement.

3.1 ETUDE BIBLIOGRAPHIQUE

3.1.1 Evolution des méthodes de diagnostic de la nutrition azotée d'un peuplement

Le contrôle de l'alimentation minérale des plantes est une préoccupation qui date de plus d'un siècle. Très rapidement, on a utilisé la teneur en éléments minéraux des plantes pour estimer leurs états de nutrition minérale. Différentes techniques ont alors été développées. La plus ancienne, est sans doute le diagnostic foliaire (Lagatu et Maume, 1926 ; Ulrich, 1943 ; Smith, 1962) basée sur l'analyse d'un organe (généralement une feuille, mais dans certains cas les pétioles,...) convenablement choisi pour refléter l'état de nutrition de l'ensemble de la plante. Cette technique a donné lieu à de nombreuses synthèses (par exemple, Martin-Prével et al, 1984). Parallèlement, des tests rapides ont été développés pour contrôler sur le terrain l'alimentation des cultures (Hoffer, 1926 ; Lecompt, 1959 ; Routchenko, 1967). Ils sont généralement basés sur le dosage de fractions solubles des éléments minéraux extraits des organes conducteurs (tiges, pétioles) ; ce qui a conduit à les appeler improprement "analyse de sève".

Ces techniques sont confrontées à l'évolution de la teneur des éléments minéraux dans les plantes ou les organes en fonction de l'âge (Melsted et al, 1969). Pour maîtriser cet effet, il a fallu fixer des stades précis pour effectuer le contrôle de nutrition et/ou déterminer des teneurs de référence pour chaque stade de développement. Des observations ont montré que le rapport des teneurs entre 2 éléments demeure assez constant (N/P, N/K, P/K, etc.) alors que la teneur en un élément évolue fortement au cours du temps. Beaufils (1973), Walworth et Sumner (1987) ont proposé un index de nutrition reposant sur ces rapports (DRIS : Diagnosis and Recommendation Integrated System).

Cependant, malgré le nombre important de travaux réalisés pour mettre au point ces techniques, aucune n'est vraiment reconnue par l'ensemble des agronomes. La raison essentielle se trouve peut-être dans la variabilité de la teneur critique proposée par les différents auteurs ; c'est à dire la teneur à partir de laquelle le taux de l'élément ne peut plus baisser sans entraîner des troubles ou des diminutions de rendement. Ces variations s'expliquent, en grande partie, par la relation qui permet d'établir cette teneur critique. Pour les cultures annuelles, on a le plus souvent essayé de relier une teneur d'un organe prélevé au cours du cycle, à son rendement futur. Ce type de relation est fortement influencé par les conditions du milieu existant entre la date de réalisation du test et la récolte (Bates, 1971). Cette difficulté existera toujours tant que l'on utilisera un outil de diagnostic pour pronostiquer une croissance future. Cela ne peut être qu'une approche probabiliste. Un des moyens pour améliorer ces techniques serait d'établir des relations entre la teneur et un indicateur de fonctionnement intermédiaire (exemples : biomasse à la floraison ou nombre de grains par m²). Les interactions entre éléments minéraux peuvent aussi

expliquer les difficultés d'interprétation rencontrées lors de l'utilisation de ces techniques (Smith, 1962 ; Bates, 1971).

Ces techniques reposent sur la seule utilisation d'une teneur en éléments, l'état de croissance du végétal n'étant pas pris en compte pour l'interprétation, sauf quelques exceptions (Routchenko, 1967). De même, l'analyse d'un organe ne prend pas en compte les écarts de teneur entre les différents organes de la plante qui reflètent les relations source-puits (Jones, 1970).

Greenwood (1966, 1976) définit un indice de nutrition basé uniquement sur la croissance (vitesse de croissance ou vitesse relative de croissance) en établissant une comparaison entre une plante mise en condition d'alimentation azotée non limitante et une plante en condition limitante. Cette technique apparaît peu opérationnelle dans la pratique agricole. Elle a l'avantage d'introduire la notion d'"indice de stress" qui correspond à une estimation de l'intensité d'une déficience en mesurant son effet non plus sur une croissance future, mais sur une croissance actuelle.

Dans une série d'expérimentations ayant pour but d'étudier l'interaction entre éléments, Terman et al (1972, 1974), utilisent une représentation graphique associant la teneur et la biomasse pour interpréter leurs résultats. Ils constatent une "dilution" de la teneur des éléments dans les plantes avec la croissance, mais ils n'en dégagent pas de relation particulière.

3.1.2 Relation entre teneur en azote et croissance

Pour s'affranchir de la diminution de la teneur en azote des graminées fourragères en fonction de l'âge, Salette et Lemaire (1981) proposent d'utiliser la relation entre la teneur en azote et la croissance, exprimée par la masse de matière sèche des parties aériennes à un instant donné. Cette relation suit une loi d'allométrie au cours de la période végétative :

$$N\% = a \cdot MSA^{-b} \quad (3.1)$$

N% : teneur en azote des parties aériennes (en %) à l'instant t,
MSA : production cumulée de matière sèche aérienne (en t/ha) au même instant,
a : teneur en azote pour une production de MSA de 1 t/ha (paramètre imposé par le modèle)
b : coefficient de dilution

De la relation [3.1], en multipliant les 2 termes par MSA, on en déduit une liaison entre la croissance et le prélèvement d'azote :

$$N_{prél} = 10 a \cdot MSA^{(1-b)} \quad (3.2)$$

N_{prél} : quantité d'azote prélevée par les parties aériennes à un moment de la croissance (en kg/ha)
1-b : coefficient d'allométrie entre le prélèvement d'azote et la croissance,
10 a : coefficient représentant la quantité d'azote prélevée pour élaborer la 1ère t/ha de MSA, le coefficient 10 étant nécessaire pour exprimer N_{prél} en kg/ha.

Ces auteurs ont montré que cette relation est indépendante des années en condition de nutrition azotée non limitante (Lemaire et Salette, 1984a). Ils proposent d'utiliser cette technique pour porter un diagnostic sur le niveau de la nutrition azotée en déterminant une courbe de référence au-dessous de laquelle la "disponibilité en azote devient un facteur limitant de la croissance en matière sèche".

L'utilisation de ce modèle a permis d'étudier des effets du milieu et des différences entre génotypes (graminées fourragères : Lemaire et Salette, 1984b ; luzerne : Lemaire et al, 1985), ainsi que les interactions azote-déficit hydrique (Lemaire et Denoix, 1987), la compétition de cultures associés (Cruz et Lemaire, 1986), les interactions entre les différents éléments minéraux (Salette et Huché, 1991 ; Duru, 1992a,b). Des relations entre teneur et croissance ont été établies pour chacun des groupes

photosynthétiques C3 et C4 (Greenwood et al, 1990). Ces études indiquent que le phénomène de la diminution de la teneur en azote des parties aériennes en fonction de la croissance (donc du temps) est un phénomène général. Chez les graminées fourragères, on observe aussi une diminution des teneurs en P, K et Mg au cours de la croissance (Salette et al, 1989 ; Duru, 1992a,b). Il est toutefois possible que ce phénomène ne s'observe pas pour tous les éléments, Ca par exemple.

Certains auteurs utilisent un formalisme mathématique différent pour décrire la diminution de la teneur en azote (Caloin et Yu, 1986 ; Greenwood et al., 1986). Ces observations doivent entraîner une réflexion sur la notion de "loi de dilution".

3.1.3 Origines des variations de la teneur en azote en fonction de la croissance

La diminution de la teneur en azote dans la plante au cours de l'augmentation de l'accumulation de biomasse peut s'expliquer par des phénomènes se déroulant à 2 échelles.

a) Echelle de la plante

D'après certains auteurs (Caloin et Yu, 1984 ; Charles-Edwards et al., 1987), l'azote dans la plante pourrait être séparé en 2 compartiments : l'un métabolique dans lequel l'azote est associé aux activités photosynthétiques et à d'autres processus biochimiques, l'autre structural qui correspond à l'azote des constituants des tissus. Ces 2 compartiments sont davantage définis par les fonctions de l'azote que par leurs compositions chimiques. Ce sont donc des entités conceptuelles.

La teneur en azote du compartiment métabolique est généralement plus élevée car plus de la moitié des protéines sont liées au processus photosynthétique. La ribulose bisphosphate carboxylase/oxygénase (Rubisco) peut représenter 40 à 80 % des protéines solubles foliaires chez les plantes en C3 (Millard, 1988). L'évolution de la teneur en azote de la plante entière est donc déterminée par l'évolution de la taille relative de ces 2 compartiments au cours de la croissance.

Ces 2 compartiments peuvent être estimés approximativement en considérant des fractions morphologiques, comme par exemple les tiges et les feuilles. La diminution du rapport feuilles/tiges au cours du cycle de développement des plantes explique une grande partie de la diminution de la teneur en azote de la biomasse aérienne totale, les tiges présentant des teneurs beaucoup plus faibles que les feuilles (Lemaire et al, 1985 ; Lemaire et al, 1992). Ces observations réalisées sur la luzerne sont extrapolables au maïs car le rapport feuilles/tiges augmente fortement dans la période initiation-floraison (Goytino, 1992) et le différentiel de teneur entre ces 2 organes est élevé : tiges de 1,5 à 0,7 % N ; feuilles de 3,7 à 2,5 % N suivant l'âge (Karlen et al, 1988).

A cette évolution due au rapport entre 2 organes, il faut rajouter une évolution avec l'âge au sein d'un organe. En effet, le rapport du poids des limbes sur le poids de la nervure centrale diminue lorsque la taille des feuilles augmente. La nervure centrale d'une feuille de maïs a une teneur en azote voisine de 1% ce qui provoque une diminution de la teneur moyenne de la feuille au cours de l'élongation foliaire. D'autre part, la quantité de protéines liées à la photosynthèse diminue avec l'âge des feuilles (Cliquet, 1989), alors que le compartiment structural est peu touché. Enfin, on peut avoir une augmentation de composés carbonés de réserve dans les limbes au cours de la période fin d'élongation - début de la sénescence de la feuille. La diminution de la teneur est alors liée à une augmentation du dénominateur (matière sèche) et non pas à une diminution de la quantité de N (numérateur).

Ainsi, on observe une diminution de la teneur en azote dans les parties aériennes au cours de la croissance, même chez des plantes se développant en conditions isolées ou en cultures hydroponiques avec une alimentation régulière d'azote (Caloin et Yu, 1986 - Gastal et Saugier, 1986). L'évolution des rapports entre le compartiment métabolique et le compartiment structural, en milieu non limitant et pour des plantes isolées, est donc fortement dépendante d'un programme morphogénétique.

b) Echelle du couvert foliaire

La quantité d'azote par unité de surface foliaire n'est pas distribuée de manière homogène au sein du profil foliaire. Elle diminue souvent de façon exponentielle comme une fonction de l'indice foliaire cumulée à partir du sommet du couvert (Field, 1983 ; Hirose et Werger, 1987 ; Shiraiwa et Sinclair, 1993). Lemaire et al (1991) montrent sur luzerne que cette quantité d'azote surfacique n'est pas fonction de l'âge des feuilles mais est déterminée par son niveau d'éclairement. Ainsi, pour une quantité d'azote disponible donnée, les plantes gèrent cet élément de manière à optimiser la capacité photosynthétique à l'échelle du couvert (Field, 1983 ; Hirose et Werger, 1987 ; Chen et al, 1993). On note également que le taux de fixation du carbone est fortement corrélé à la quantité d'azote dans les feuilles exprimée par unité de surface (Sinclair et Horie, 1989). Les feuilles dont l'éclairement diminue, voient leur activité photosynthétique décliner, ainsi que le pool d'azote associé à ce processus (Rubisco par exemple). Les protéines sont alors remobilisées vers les feuilles éclairées (Charles-Edwards et al, 1987). Ce dernier phénomène joue un rôle non négligeable dans la gestion "énergétique" de la plante. En effet, la synthèse des protéines nécessaires à la photosynthèse à partir de l'azote minéral est énergétiquement plus coûteuse pour la plante que la dégradation en acides aminés des anciennes protéines des feuilles sources, leur transport et la resynthèse protéique dans les feuilles cibles (Field, 1983). Cette stratégie dans la gestion de l'azote lors de l'augmentation du peuplement explique également pourquoi il n'y a pas proportionnalité entre la quantité d'azote prélevée par unité de surface et la densité. La compétition pour la lumière intervient aussi sur la morphogénèse notamment par l'élongation des tiges. Ceci provoque une augmentation du compartiment structural par rapport au compartiment métabolique au niveau de la plante mise en peuplement.

Toutes ces observations indiquent que la diminution de la teneur en azote au cours de la croissance pour des plantes cultivées en peuplement doit être beaucoup plus importante que celle observée sur des plantes isolées. Ceci est confirmé par les travaux de Lemaire et Chartier (1992) sur sorgho.

Selon l'hypothèse de Hardwick (1987), la taille du compartiment métabolique est déterminée par la surface éclairée. Lorsque les plantes sont petites, ce compartiment est réparti de façon homogène dans la plante et la quantité d'azote est proportionnelle à la masse des plantes. Quand la taille des plantes augmente, le compartiment métabolique (donc l'azote) est surtout concentré à la surface du couvert. La quantité d'azote prélevée n'est alors plus proportionnelle à la masse (M), mais à M^k . Le coefficient k correspond en fait au rapport entre une surface et un volume [surface éclairée : m^2 / (hauteur des plantes x surface) : m^3]. Ainsi, la quantité d'azote évoluerait en fonction de la masse $M^{2/3}$ soit $M^{0,66}$. Cette relation n'est pas valable si une quantité importante d'azote est présente dans des organes de stockage. Ce coefficient k serait en fait équivalent à la valeur $(1-b)$ donnée par l'équation [3.2] ; ce qui confirme l'intérêt de la relation proposée par Salette et Lemaire.

3.1.4 Différences entre groupes métaboliques C_3 et C_4

Greenwood et al (1990) ont comparé l'évolution de la teneur en azote au cours de la croissance chez plusieurs espèces appartenant aux groupes C_3 ou C_4 . Les coefficients de dilution b sont très voisins quel que soit le groupe métabolique (proche de -0.34). Ils sont statistiquement non différents du coefficient basé sur l'hypothèse de Hardwick ($1 - 0,34 = 0,66$). En revanche, les coefficients "a" sont différents selon les groupes métaboliques : $a = 5,7$ pour les plantes en C_3 ; $a = 4,1$ pour les plantes en C_4 (Lemaire et al, 1990 ; Greenwood et al, 1990). Cette différence s'explique par la plus grande efficacité dans l'utilisation de l'azote (production de biomasse par unité d'azote dans la plante) observée chez les plantes du groupe métabolique C_4 surtout lorsque les conditions de température sont élevées (Brown, 1978 ; Schmitt et Edwards, 1981 ; Brown, 1985 ; Sinclair et Horie, 1989). En effet, les taux

d'assimilation du CO₂ par les feuilles sont généralement plus importants chez les C₄, alors que leurs teneurs en azote sont plus faibles. Ceci est en grande partie due à la moins grande quantité de Rubisco chez les plantes en C₄ (10 à 15 % des protéines solubles foliaires, contre 50 % pour les plantes en C₃). Greenwood et al (1990) montrent d'ailleurs que la quantité d'azote prélevée par unité d'énergie solaire interceptée doit être assez semblable pour les 2 groupes métaboliques, mais avec une meilleure efficacité de l'azote car la quantité de CO₂ fixée par les C₄ est plus importante.

Cette meilleure efficacité pour l'azote n'apparaît vraiment que lorsque les conditions du milieu sont "favorables" au groupe C₄ (Edwards, 1986). Dans les régions mal ensoleillées et ayant des températures assez fraîches, la croissance des plantes en C₃ sera aussi élevée que celle des plantes en C₄ (Morot-Gaudry et Jolivet, 1984). Ceci peut conduire à une efficacité pour N du même niveau. L'enrichissement en CO₂ de l'atmosphère profiterait aussi beaucoup plus aux plantes C₃ (Goudriaan, 1992) ; ce qui pourrait augmenter leur efficacité pour l'azote (Schmitt et Edwards, 1981).

3.1.5 Intérêt de la relation croissance-teneur en azote

Le formalisme mathématique choisi pour modéliser la relation teneur-croissance est très utilisé en biologie et repose sur la notion de croissance différentielle. La croissance allométrique est la forme la plus simple de croissance différentielle (Jean, 1987).

En dérivant l'équation [3.2] : $N_{prél} = 10 a * MSA^{(1-b)}$ par rapport à la MSA, on obtient :

$$dN_{prél} / dMSA = 10 a (1-b) MSA^{-b}$$

qui peut s'écrire

$$dN_{prél} / dMSA = (1-b) MSA^{-1} N_{prél} \quad (3.3)$$

En prenant la différentielle par rapport au temps et en réorganisant les 2 termes, l'équation [3.3] devient:

$$(1/N_{prél}) (dN_{prél} / dt) = (1-b) (1/MSA) * (dMSA / dt) \quad (3.4)$$

dans laquelle on retrouve la définition du taux de croissance relative (RGR : Relative Growth Rate) et du taux d'accumulation relative d'azote (RNR : Relative Nitrogen Rate).

$$RNR = (1-b) RGR$$

Le coefficient d'allométrie correspond donc au rapport des vitesses relatives de prélèvement de N et des vitesses relatives de croissance. Le taux d'allométrie est la constante de proportionnalité entre les deux vitesses. De ce fait, la connaissance de la vitesse de croissance relative n'est pas un facteur primordial dans la formule d'allométrie puisque le temps t n'y figure pas. Nous n'avons pas d'information sur les taux de croissance réels, mais nous connaissons les proportions relatives entre les 2 variables. L'intérêt est évident quand on connaît les difficultés rencontrées pour choisir une fonction de croissance sigmoïde, avec toutes les conséquences que cela impose sur l'estimation et l'évolution du taux de croissance au cours du temps (Lioret, 1974 ; Causton et al, 1978 ; Causton, 1991 ; Ramachandra Prasad et al, 1993).

Du fait de la diminution de la teneur en azote dans les plantes au cours de la croissance, Salette et Lemaire (1981) ont proposé la notion de "courbe de dilution". Ce terme n'est pas forcément bien adapté pour les éléments autres que N, et il peut induire des confusions avec le terme de "dilution isotopique". Justes (1993) introduit la notion de courbe de référence ou courbe critique en utilisant cette relation comme outil de diagnostic. Nous utiliserons la notion de relation critique entre la teneur et la croissance.

Ces relations sont basées sur la notion de teneur "critique". Nous retiendrons la définition de Greenwood et al (1991) : *teneur en azote minimale* dans la plante permettant la *croissance instantanée maximale*. Cette définition fait bien ressortir qu'une concentration sera jugée critique à l'instant t seulement si elle permet d'obtenir une croissance maximale au même instant t. A l'instant t+1, cette concentration ne sera peut-être plus suffisante pour une croissance maximale. La nouvelle teneur critique à l'instant t+1 doit être définie par rapport à la croissance cumulée entre t et t+1. C'est donc bien une approche dynamique du statut azoté de la culture qui est proposée.

3.1.6 Indice de nutrition

La comparaison entre la teneur mesurée et la teneur critique peut donner une indication sur l'intensité du déficit. Ce principe a été utilisé par Greenwood (1966) avec son indice de stress basé sur les vitesses relatives de croissance. L'utilisation de variables réduites comme la croissance relative et la concentration N relative a été proposée par Agren (1985) et Angus et Moncur (1985) pour éliminer les effets années, espèces, sites, etc...

La concentration relative en azote est définie comme le rapport entre la teneur en azote mesurée à un niveau de production donnée et la teneur critique à cette même production. Lemaire et al, (1989) et Bélanger et al, (1992) proposent d'utiliser ce rapport en introduisant la teneur critique calculée selon une relation teneur - croissance. Justes (1993) utilise le terme d'indice de nutrition azotée (INN) pour ce ratio :

$$INN = \% N_{mes} / \% N_{crit} \quad [3.5]$$

$\% N_{mes}$: Teneur en azote mesurée dans les parties aériennes pour une biomasse mesurée,

$\% N_{crit}$: Teneur en azote critique calculée avec la relation $N \% = a MSA^{-b}$ pour le même niveau de biomasse.

L'indice de nutrition azotée est considéré comme optimal pour la croissance à la date de la mesure quand il est voisin de 1. La croissance est réduite quand $INN < 1$ et la nutrition azotée est excessive vis à vis de la croissance actuelle si $INN > 1$. Cet indice de nutrition doit permettre de quantifier l'intensité du stress azoté et rend possibles les comparaisons entre différents sites et niveaux de nutrition azotée (Bélanger et al., 1992 ; Meynard et David, 1992 ; Justes, 1993).

Toutefois, pour que cette approche soit possible, il faut déterminer une relation critique entre la teneur et la croissance spécifique au maïs. En effet, Lemaire et al. (1990) proposent une relation générale pour les plantes C4 en intégrant quelques données maïs, mais la validité de cette approche nécessite une relation mieux étayée. Ceci sera l'objet de notre travail.

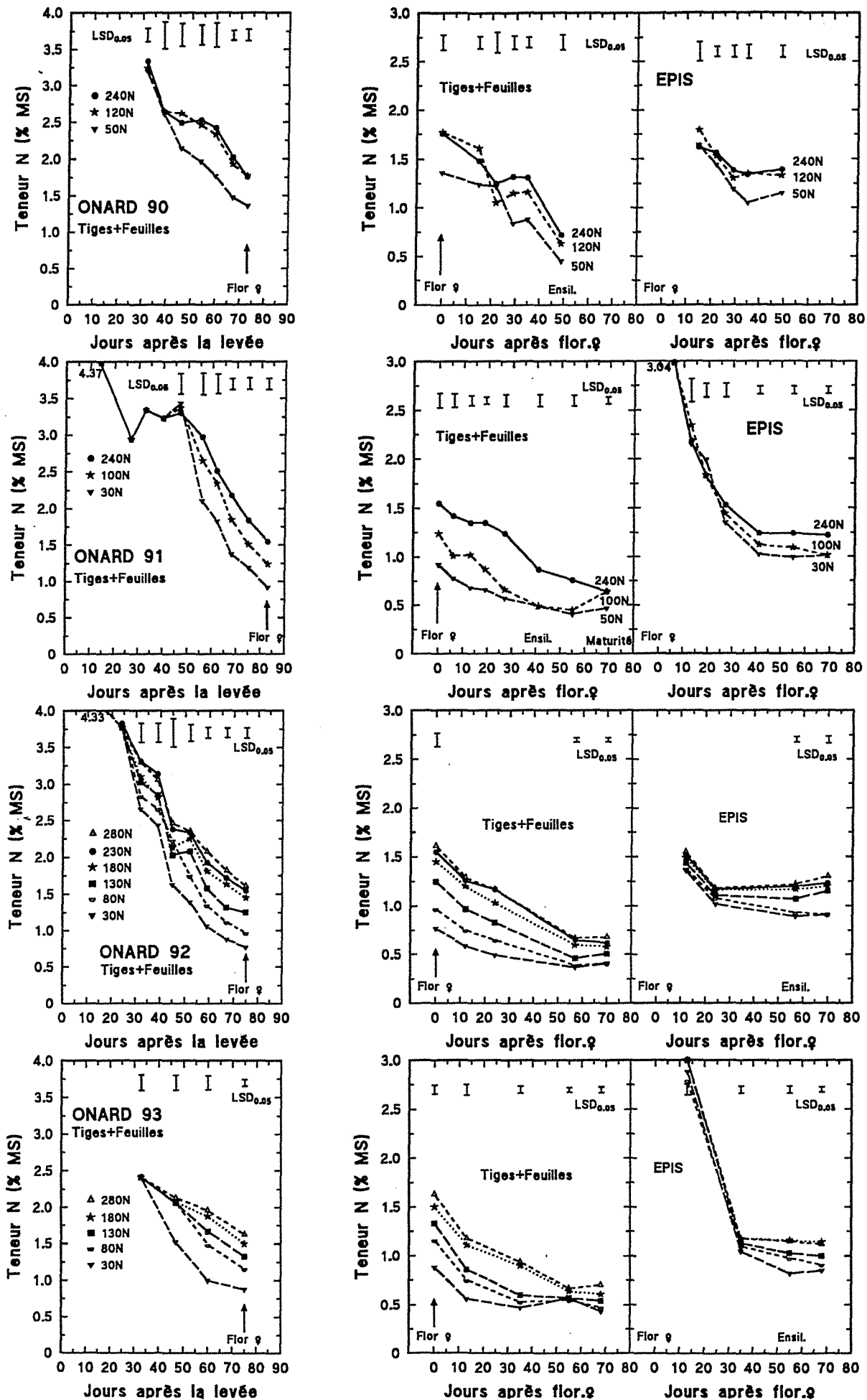


Figure 3.1 : Evolution de la teneur en N Kjeldahl dans 2 compartiments de la plante (tiges+feuilles : partie de la plante sans épi) en fonction des traitements azotés. Périodes levée-floraison et floraison-maturité. Onard 1990 à 1993.

3.2 ÉLABORATION D'UN MODELE DE DIAGNOSTIC DE LA NUTRITION AZOTEE SPECIFIQUE AU MAIS

3.2.1 Cinétiques des teneurs et des quantités d'azote prélevées par les parties aériennes

L'évolution de la teneur en azote Kjeldahl au cours du temps en fonction des doses d'azote est représentée **figure 3.1**. Avant floraison, la teneur en azote dans les tiges + feuilles passe de 3,0-4,4 % au stade plantule, à 0,75-1,75 % au stade floraison femelle suivant les traitements. Cette diminution est rapide puisqu'en 30-40 jours, la teneur chute de près de 2 points. La diminution de la teneur dans les parties non épis PNE (tiges, limbes, gaines, panicules, spathes,...) est plus lente et de plus faible intensité après la floraison. Pour les épis (grains + rafle), après une diminution rapide de la teneur de 3,0-4,0 % à 1,2-1,4 % dans les 30 jours qui suivent la floraison, la teneur se stabilise pendant toute la fin de la période de remplissage des épis. Les traitements azotés provoquent des différentiels de teneur en azote plus importants dans les organes végétatifs que dans les organes reproducteurs.

Les cinétiques des quantités d'azote prélevées par les parties aériennes du maïs montrent des différences très importantes selon les traitements (**figure 3.2**). Les doses d'azote appliquées ont donc permis de créer des niveaux d'alimentation azotée bien différenciés, à l'exception de l'année 1990 où l'azote fourni par le sol a été très important.

Malgré les similitudes observées dans l'évolution des teneurs et des quantités d'azote prélevées au cours du temps pour les 4 années, des différences importantes existent entre années lorsqu'on compare une date et une dose d'azote. La demande en azote étant fortement liée à la croissance, nous allons essayer de dégager une relation entre ces deux variables.

3.2.2 Détermination des teneurs "critiques" en azote

La détermination de la courbe critique repose sur les critères de sélection des teneurs "critiques". Celles-ci correspondent, pour une date donnée et l'ensemble des traitements azotés, à la teneur minimale en azote des parties aériennes permettant la production maximale de matière sèche aérienne à cette date. En d'autres termes, c'est la concentration en azote à partir de laquelle la production de biomasse aérienne n'est pas significativement augmentée même si une augmentation de la dose de N peut augmenter la quantité prélevée et la teneur en N. Pour sélectionner ces points "critiques" nous utiliserons la procédure proposée par Justes et al. (1994).

Pour chaque expérimentation et date de mesure, les productions de biomasse aérienne et les teneurs en N obtenues pour les différents traitements azotés sont comparées statistiquement en utilisant le test t bilatéral de Student. Ce test a été préféré à un test de comparaison multiple de moyenne (type LSD ou Newman-Keuls) pour sa robustesse et le faible nombre de conditions à respecter pour son utilisation. En particulier, l'hypothèse d'égalité des variances a peu d'importance lorsque les effectifs des échantillons sont identiques (Snedecor et Cochran, 1971). Le seuil de probabilité de 10 % a été retenu pour réduire le risque β de 2ème espèce (Dagnélie, 1969).

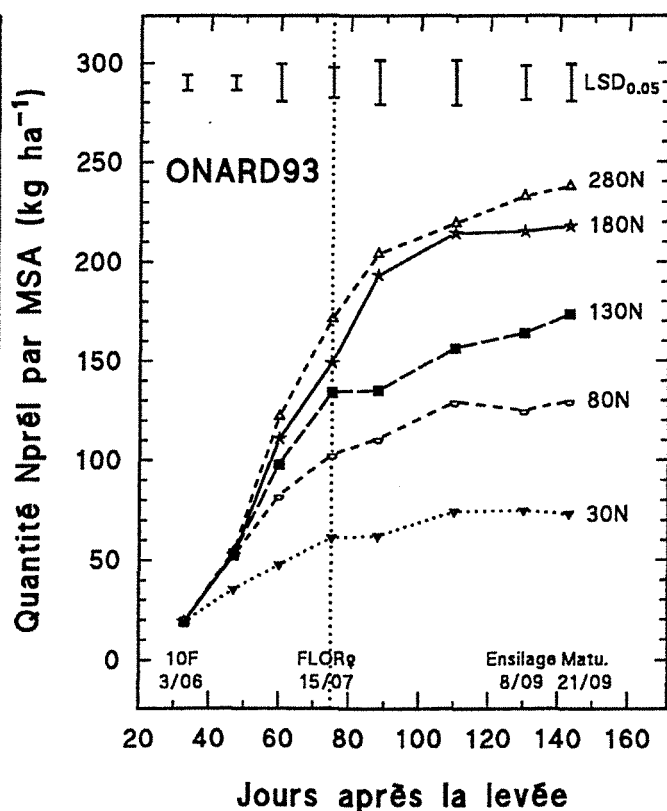
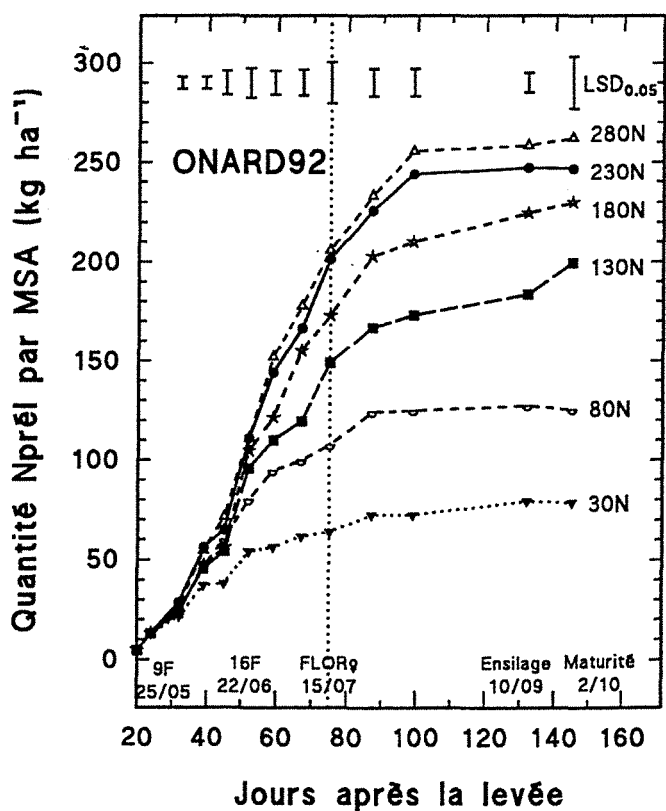
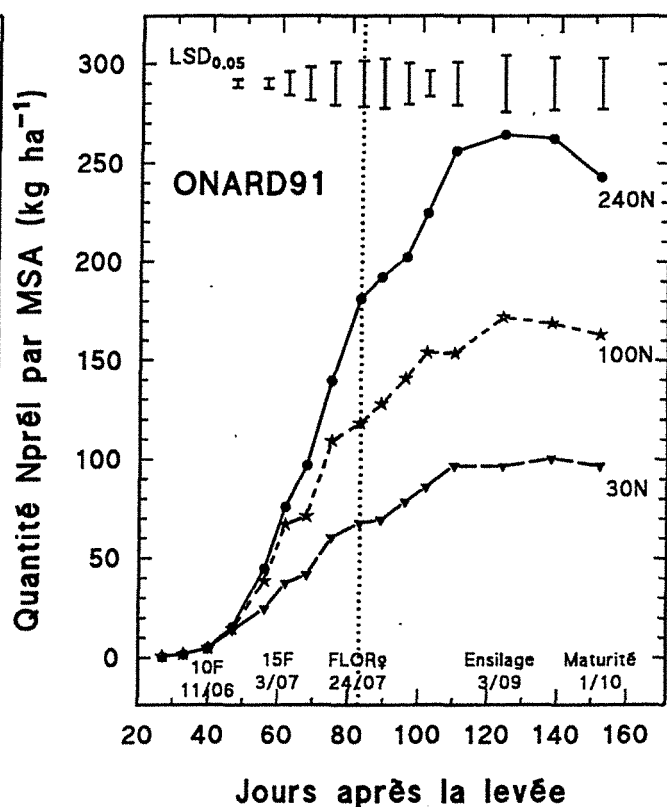
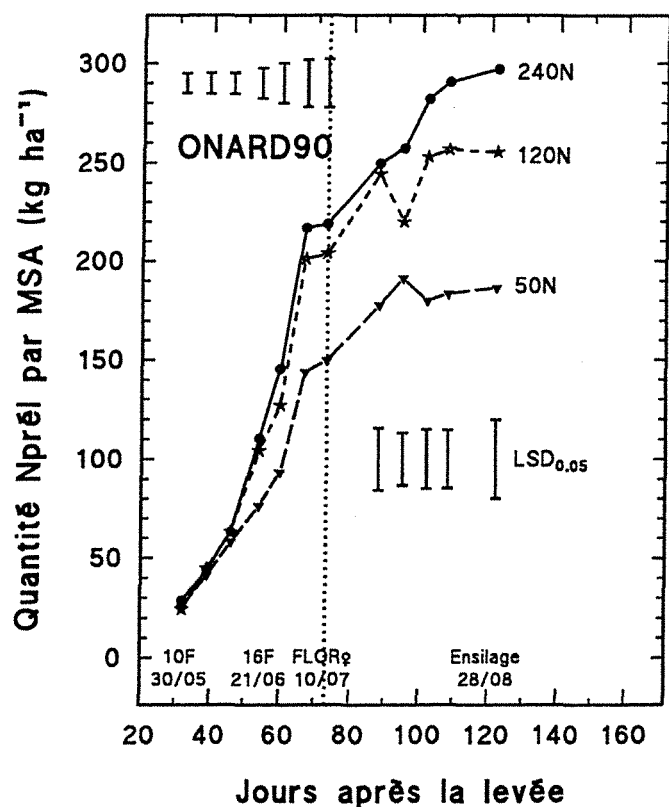


Figure 3.2 : Cinétiques de prélèvement d'azote par les parties aériennes du maïs en fonction des traitements azotés. Onard 1990 à 1993.

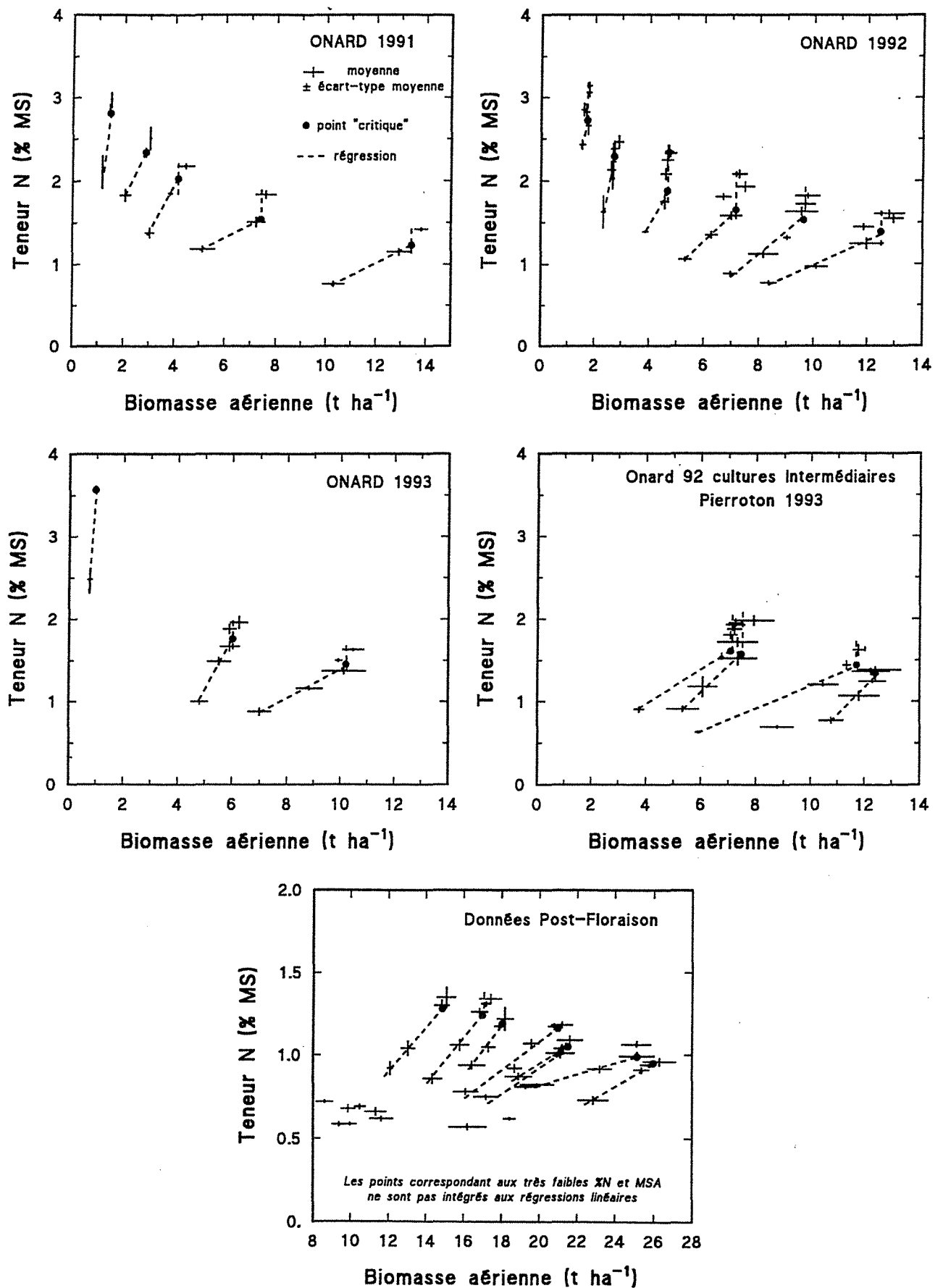


Figure 3.4 : Représentation des dates de données utilisées pour la sélection des points critiques. Chaque donnée est la moyenne de 4 répétitions. L'écart-type de la moyenne est représentée sur les 2 axes (traits pleins). Les lignes en pointillés représentent les régressions linéaires.

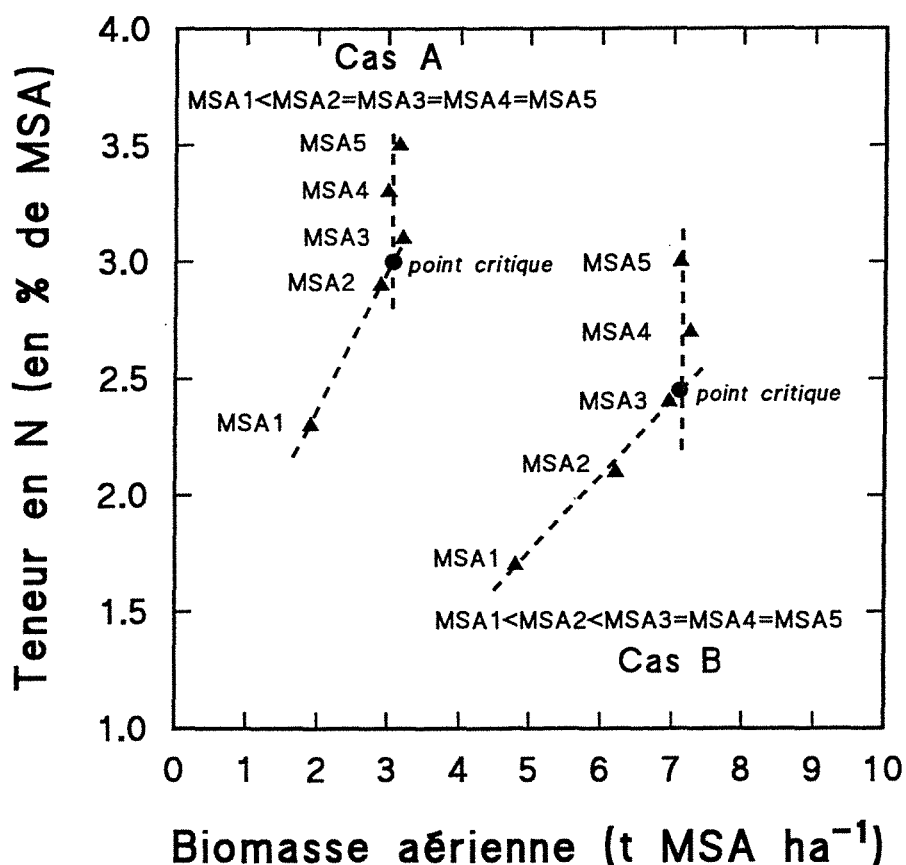


Figure 3.3 : Illustration de la méthode utilisée pour déterminer les points critiques : les 2 exemples se différencient par le nombre de données statistiquement inférieures à la biomasse maximale (cf texte pour les explications).

Tableau 3.1 : Points critiques retenus pour établir la courbe de référence teneur en azote - biomasse aérienne (cf texte pour la description du traitement des données).

ESSAIS	AVANT FLORAISON				APRES FLORAISON			
	Jours après levée	Stade	Biomasse parties aériennes MSA (t/ha)	Teneur azote %N	jours après levée	Stade	Biomasse parties aériennes MSA (t/ha)	Teneur azote %N
ONARD 1991	56	13-14 F	1.48	2.81	88	Flor + 15 j.	13.43	1.23
	62	15 Feuilles	2.87	2.34				
	68	17 F	4.15	2.03				
	75	18 F	7.41	1.54				
ONARD 1992	39	13 F	1.73	2.76	87	Flor + 12 j	16.91	1.20
	45	15 F	2.72	2.29				
	52	16-17 F	4.66	1.88	99	Flor + 23 j	20.98	1.16
	59	17-18 F	7.17	1.69				
	67	PVC	9.62	1.50				
	75	FLOR	12.50	1.39				
ONARD 1993	33	10 F	0.95	3.57	88	Flor + 13 j	14.77	1.26
	60	18 F	6.01	1.76				
	75	FLOR	10.20	1.48	110	Flor + 35j	21.16	1.02
ONARD 1992 Dose N-Culture intermédiaire	59	17-18 F	7.08	1.61	87	Flor + 12 j	17.81	1.17
	75	FLOR	11.71	1.44	101	Flor + 26 j	21.52	1.05
					132	Ensilage	25.15	0.99
PIERROTON 1993	70	17-18 F	7.47	1.57	133	Ensilage	25.98	0.95
	84	FLOR	12.46	1.38				

Pour déterminer la teneur critique en azote à une date de mesure donnée, caractérisée par 3 à 6 niveaux d'azote, il est nécessaire d'avoir des biomasses statistiquement différentes :

$$MSA1 < MSA2 = \dots = MSAn \quad (n = 3, 4, 5 \text{ ou } 6 ; \text{ nombre de doses } N),$$

Deux relations linéaires sont alors utilisées (**figure 3.3**) :

- on calcule la moyenne des biomasses des traitements qui se sont avérés statistiquement égaux (MSA_{maxi}). Les augmentations de teneur en azote ne se traduisent pas par une augmentation de production (ligne verticale sur la figure 3.3).
- une relation linéaire (ligne oblique) rejoignant le(s) traitement(s) pour le(s)quel(s) la biomasse est significativement plus faible que MSA_{maxi} et celui dont la teneur en N est la plus faible sans être limitant au niveau de la croissance. Suivant le nombre de points statistiquement inférieur, la ligne passe au travers des points MSA1 et MSA2 (cas A) ou elle correspond à une régression linéaire entre MSA1, MSA2 et MSA3 (cas B). Pour des dates de mesures après la floraison ou bien lorsque certains traitements azotés deviennent très limitants, il n'y a plus de relation linéaire entre la diminution de MSA et la teneur en N. Dans ce cas, ces traitements ne sont pas pris en compte dans la régression linéaire permettant de tracer la ligne oblique.

Les données proviennent des 4 expérimentations de Onard. Toutefois, parmi les 46 dates-années disponibles, nous n'avons pu retenir que 13 jeux de données avant floraison et 5 en post-floraison. Afin d'augmenter le nombre de données, nous avons sélectionné selon les mêmes critères des points critiques dans 2 essais "cinétiques d'azote" avec 5 et 6 doses à 4 répétitions :

- Onard (40) en 1992 : "essai doses N-culture intermédiaire" (Desvignes et Plénet, résultats non publiés)
- Pierroton (33) en 1993 sur des sols sableux de la lande forestière (Plénet, 1993).

Les données sont représentées **figure 3.4** avec leur écart-type sur la moyenne pour connaître la représentativité des valeurs sur chaque axe. Les valeurs des "points critiques" sont données **tableau 3.1**.

La relation teneur en azote-croissance a été validée en reportant sur des figures des traitements où l'alimentation azotée est limitante ou non limitante. Un traitement est considéré comme limitant quand sa biomasse aérienne est significativement ($P > 0,90$) plus faible que la MSA du traitement ayant reçu une dose d'engrais plus élevée. Dans un premier temps, nous avons comparé à la courbe de référence les données des 6 essais où les points critiques ont été sélectionnés. Pour tester la robustesse de la relation, nous avons analysé, avec les mêmes critères statistiques, les données de différents essais réalisés dans des situations pédo-climatiques très différentes (réseau d'essais mis en place en 1993 en collaboration avec l'AGPM et l'ITCF pour étudier un test nitrate plante).

L'étude d'un effet variété a été abordée avec la même technique. Les données disponibles permettent d'appréhender seulement 2 groupes de précocité : demi-précoce (variété Déa) et demi-tardif (Furio).

Tableau 3.2: Paramètres de l'ajustement au modèle $N \% = a MSA^{-b}$ selon les périodes du cycle cultural intégrées aux ajustements

IC 95% : Intervalle de confiance à 95 %, R^2 : part de la variance expliquée par le modèle, dl : degré de liberté, coef. cor. a-b : coefficient de corrélation entre a et b.

Périodes	Teneur N pour 1 t MSA/ha		Coefficient de dilution		Paramètres statistiques			
	a	IC 95%	b	IC 95%	R^2	dl	Coef. cor a-b	Analyse des résidus
10 feuilles - Floraison femelle	3,389	± 0,091	-0,367	± 0,019	0,990	15	-0,80	Pas de biais statistiquement décelable.
10 feuilles - Floraison + 25 jours	3,390	± 0,080	-0,368	± 0,015	0,991	20	-0,81	Pas de biais statistiquement décelable.
10 feuilles - stade ensilage	3,405	± 0,077	-0,373	± 0,013	0,992	24	-0,81	Très léger biais pour des MSA > 22 t/ha

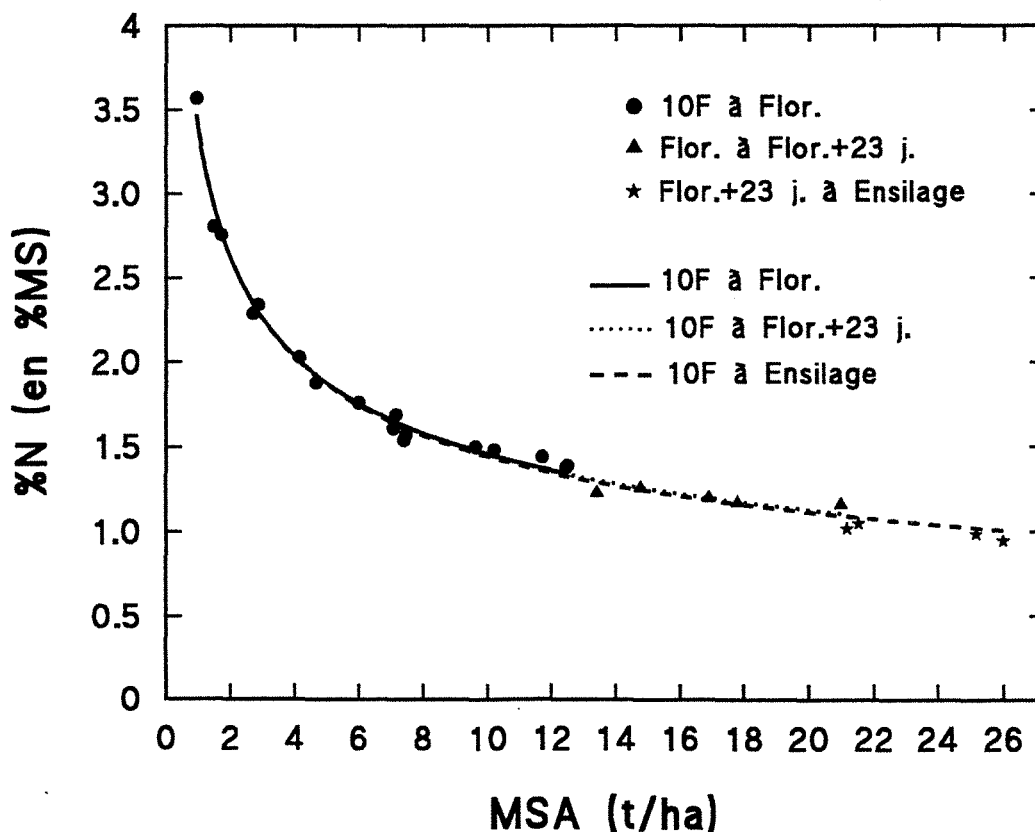


Figure 3.5 : Relation entre la teneur en azote des parties aériennes et la biomasse aérienne accumulée. Ajustements des points critiques avec le modèle $a MSA^{-b}$ sur 3 périodes : stade 10 feuilles à floraison femelle, stade 10 feuilles à floraison + 23 jours et stade 10 feuilles au stade ensilage.

3.2.3 Détermination des relations teneurs - croissance

Les données critiques disponibles couvrent une période allant du stade 10 feuilles visibles au stade ensilage. La relation teneur-croissance a une signification biologique en l'absence d'un organe de stockage de l'azote. De ce fait, nous discuterons dans un premier temps les résultats de la période levée-floraison femelle. Dans un deuxième temps, nous examinerons les possibilités d'extension de la relation à la période post-floraison.

3.2.3.1 Période levée - floraison femelle

a) Relation entre la teneur et la croissance du stade 10 feuilles à la floraison femelle

Les résultats des paramètres de l'ajustement avec le modèle $\% N = a MSA^{-b}$ sont présentés dans le **tableau 3.2**. L'ajustement est sans biais puisque les résidus sont répartis aléatoirement. Le modèle explique 99 % de la variance. Les estimations des intervalles de confiance sur les paramètres de l'équation indiquent une bonne précision. Le modèle que nous retiendrons pour la période allant du stade 10 feuilles à la floraison :

$$MSA \in \{1 \text{ t ha}^{-1}, 12,5 \text{ t ha}^{-1}\} \quad N_{crit} \% = 3,40 MSA^{-0,37} \quad [3.6]$$

avec N_{crit} en % N par rapport à la MS et $MSA =$ biomasse aérienne en t ha^{-1} .

Sur la période considérée, soit du stade 10-11 feuilles à la floraison femelle, la teneur en azote passe de 3,40 % à environ 1,40 % (**figure 3.5**). Cette importante diminution de la concentration est essentiellement due à 2 mécanismes :

- *mise en place d'un compartiment "structural"*. L'élongation de la tige démarre au stade 9-10 feuilles. Des mesures effectuées en 1994 indiquent que le rapport MS_{Limbes}/MSA évolue de 0,65 au stade 10 feuilles à 0,40 au stade 18-19 feuilles, pour atteindre 0,25 vers la floraison. Sur cette période, la teneur des limbes passe de 3,70 à 2,80 % N. Par contre, la teneur des tiges (tiges+gaines) passe rapidement de 2,0 à 1,0 % N. La mise en place de ce compartiment structural provoque une "dilution" importante de la teneur en N moyenne de l'ensemble des parties aériennes au cours de cette période du cycle végétal. Ces observations confirment les travaux réalisés sur les plantes fourragères (Lemaire et al, 1992).
- *effet ombrage*. L'indice foliaire augmente très fortement du stade 10 feuilles ($IF = 0,50$) à la floraison ($IF = 6,0$). La diminution de la lumière au sein du couvert accélère la sénescence des feuilles basales et provoque une remobilisation de leurs protéines foliaires vers les feuilles éclairées (cf étude bibliographique). Des mesures réalisées en 1994 montrent que la teneur surfacique des feuilles éclairées se situent entre 1,40 à 1,60 g N m^{-2} . Dès qu'elles sont moins éclairées, leur teneur surfacique diminue (résultats en cours). Le prélèvement de N n'est donc pas proportionnel à la biomasse accumulée.

b) Relation entre la teneur en azote et la croissance du stade levée au stade 10 feuilles

La différenciation des traitements azotés démarre à partir du deuxième apport d'azote (stade 9-10 feuilles) ce qui explique le faible nombre de données retenues avant le stade 13 feuilles (une valeur).

En 1993, au stade 10 feuilles, la production de matière sèche du traitement 230SEM se différencie statistiquement de celle mesurée sur le traitement 30N. Ceci nous a permis de retenir la valeur pour un niveau de production voisin de 1 t/ha.

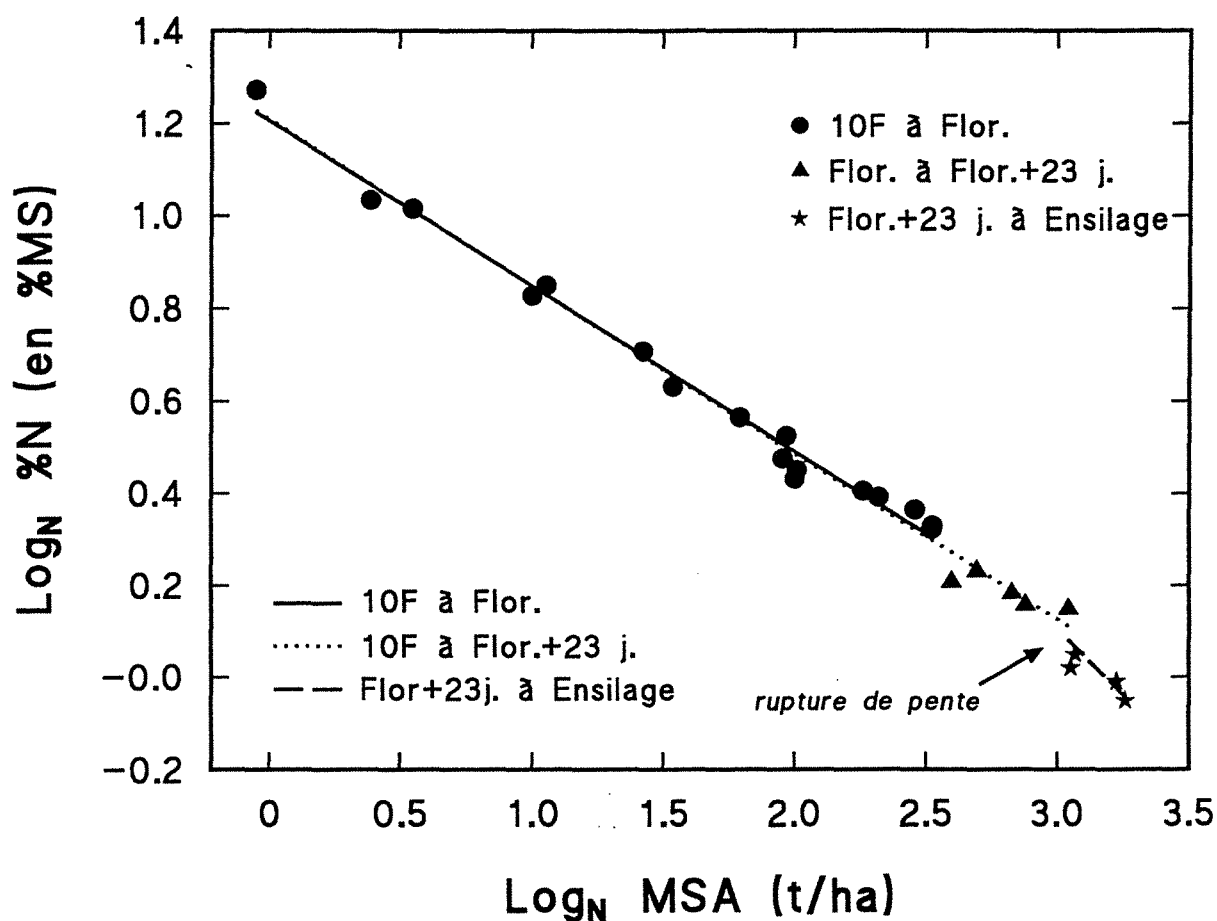


Figure 3.6 : Représentation en coordonnées Logarithme Népérien de la relation teneur en azote - biomasse aérienne. Ajustements des points critiques par régression linéaire sur 3 périodes : stade 10 feuilles à floraison femelle, stade 10 feuilles à floraison + 23 jours et stade 10 feuilles au stade ensilage.

Au-dessous de 1 t MSA/ha, l'extrapolation de la relation [3.6] n'est pas valable. Elle donne des teneurs largement supérieures à celles mesurées dans les plantules de maïs (par exemple pour 0,25 et 0,50 t MSA/ha, $N_{crit} = 5,70$ et $4,40$ %). Entre 0 et 1 t/ha, nos mesures montrent que la teneur en azote peut varier entre 4,37 % et 3,38 % suivant les dates et les années, sans qu'il soit possible d'établir une relation précise. D'autre part, ces fortes valeurs observées ne correspondent pas forcément à une teneur critique, du fait de l'aptitude des jeunes plantules à stocker du nitrate.

La teneur en azote pour 1 t MSA/ha ($a = 3,40$ % N) est voisine de la teneur qui semble optimale dans les limbes du maïs si on se réfère aux données du diagnostic foliaire (tiers médian de la feuille de l'épi en l'absence de la nervure centrale). Loué (1984) propose des valeurs "optimales" en azote de 3,11 à 3,60 pour atteindre des niveaux de production élevée. Jones (1967) considère des teneurs de 2,76 à 3,50 comme correctes et de 3,51 à 3,75 comme élevée. Nos travaux indiquent que des teneurs voisines de 3,30-3,40 % N paraissent "optimales" pour l'obtention de rendement de 130 à 150 q/ha avec Volga (voir le chapitre sur le diagnostic). Au stade 1 t MSA/ha, les phénomènes de dilution sont encore réduits (pas de tige et pas de concurrence pour la lumière). La plante est alors constituée de limbes et de gaines en croissance dont la teneur en azote Kjeldahl semble compatible à la valeur de 3,40 %.

Un travail des physiologistes Khamis et Lamaze (1990) permet de conforter ces observations. Ils comparent la croissance et l'activité métabolique des plantules de maïs à différents niveaux d'alimentation azotée. Des différences de croissance s'observent lorsque la teneur en azote réduit est inférieure à 2,8-2,9 mg N/g de matière fraîche ; ce qui correspond à une teneur de 33,0 à 34,0 mg N/g MS en considérant que la teneur en MS est de 8,50 % à ce stade. Les plus forts apports se traduisent par une augmentation de la teneur en N total. Celle-ci est due à une accumulation de nitrates dans les plantules. Cette augmentation de la teneur n'a cependant pas d'effet bénéfique sur la croissance.

D'après ces résultats et en attendant des informations complémentaires sur la dynamique des relations croissance - teneur en N pour des stades juvéniles, nous retiendrons une teneur critique constante de la levée au stade 1 t MSA/ha :

$$MSA < 1 \text{ t ha}^{-1} \qquad \% N_{crit} = 3,40 \qquad [3.7]$$

Des teneurs beaucoup plus élevées peuvent être observées au cours de cette période, mais elles sont liées à des accumulations importantes de nitrates, notamment dans le cas où l'ensemble de la fertilisation azotée est apportée au semis. Dans nos conditions expérimentales (faibles reliquats N minéral dans le sol au semis, 30 kg N/ha apportés au semis et apport au stade 10 feuilles), les teneurs mesurées à des stades proches de 1 t MSA/ha montrent que, certaines années, les plantes sont sans doute à la limite d'une sub-carence en azote, voire de carence (1993).

3.2.3.2 Période floraison femelle - ensilage

Après la floraison, l'azote prélevé dans le sol ne représente que 25 % du total mobilisé par les parties aériennes. La quantité maximale prélevée est pratiquement atteinte (95 à 100 % du total) entre 100 et 110 jours après la levée soit entre 1350 et 1500 °C.j depuis le semis ou 24 à 35 jours après la floraison pour les traitements non limitants en azote.

Pour étudier les possibilités d'extrapolation de la relation établie sur la période 10 feuilles-floraison, nous avons utilisé la représentation en coordonnées Log-Log. On observe une rupture de pente à partir de 20 - 22 t ha⁻¹ de biomasse aérienne, c'est à dire pour un stade floraison + 25 jours environ (figure 3.6). On n'observe pas, par contre, de discontinuité sensible vers la floraison. Du stade floraison +25 jours à maturité, la pente de la droite est voisine de -0,60.

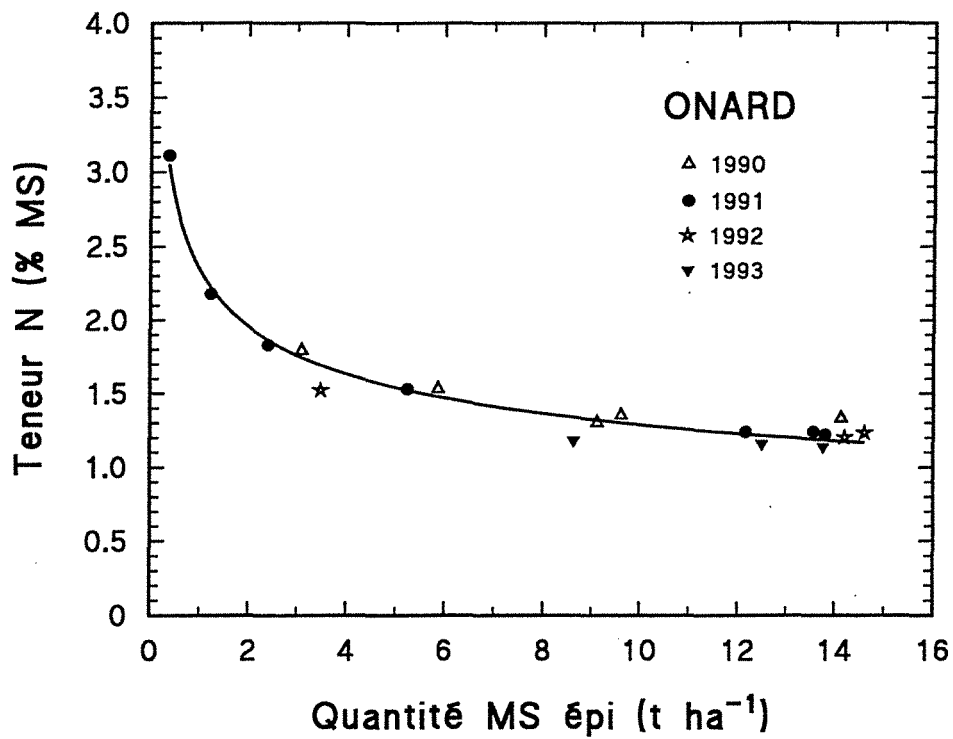


Figure 3.7 : Relation entre la teneur en azote de l'épi et la quantité de matière sèche accumulée dans l'épi de la floraison à maturité. Ajustement avec le modèle a MSépi^b.

a) Relation teneur des parties aériennes - biomasse aérienne en intégrant la période post-floraison

Une relation teneur - biomasse aérienne peut être calculée sur la période 1 à 22 t MSA ha⁻¹ (stade 10 feuilles-floraison + 25 jours) sans qu'il y ait un biais statistiquement décelable dans la répartition des résidus (figure 3.5). Les paramètres de la relation sont identiques à ceux calculés sur un ajustement s'arrêtant à la floraison (tableau 3.2).

Par contre, un ajustement des points critiques sur la période 10 feuilles à ensilage avec une seule relation teneur-croissance modifie légèrement les valeurs des paramètres (tableau 3.2). Il conduit à une répartition des résidus moins aléatoires. Une extrapolation de la relation [3.6] semble cependant possible dans un cadre opérationnel. Mais la pertinence de cette relation comme outil de diagnostic est faible car de très faibles variations de teneur conduisent à de grandes différences de biomasse aérienne.

Au cours de cette phase, l'épi est l'organe en croissance active, même s'il existe pendant une courte période, une croissance des parties non épis. La théorie sous-jacente aux processus de dilution n'est pas applicable dans ce contexte car l'épi n'est pas un organe chlorophyllien, mais un organe de stockage. Une relation unique semble toutefois exister du stade 10 feuilles à la floraison +25 jours. En effet, après la floraison, on observe une nette diminution des teneurs en azote des parties non épis. Par contre, les épis ont une teneur en azote élevée au début de leur croissance. La résultante des cinétiques d'évolution de ces deux compartiments ne provoque pas une rupture de pente dans la relation teneur N "moyenne" des parties aériennes-biomasse aérienne jusqu'au stade floraison +25 jours. Ce stade correspond pratiquement à l'arrêt de l'absorption d'azote dans le sol alors que le remplissage des grains est dans sa phase d'accumulation linéaire de matière sèche (Jonhson et Tanner, 1972). La plante accumule donc des quantités élevées de carbone sans prélever d'azote dans le milieu : ceci conduit donc à une accentuation des phénomènes de dilution à l'échelle de la plante entière.

b) Relation teneur N épi - croissance épi

La teneur en azote dans l'épi diminue au cours du temps. En retenant le même principe pour établir les courbes teneur en N-biomasse aérienne, il est possible de construire une relation entre la teneur en N de l'épi et sa biomasse. Le faible nombre de données ne nous a pas permis de retenir les critères de sélection des points critiques utilisés auparavant. Nous avons retenu les points correspondant aux traitements azotés ayant permis l'obtention d'un rendement en grain proche ou juste en dessous de l'optimum (120N en 1990, 240N en 1991, 230N en 1992 et 180N en 1993).

La figure 3.7 présente la relation entre la biomasse épi et la teneur en azote de l'épi. Les paramètres de l'ajustement avec un modèle $N\% = a MS_{\text{épi}}^{-b}$ sont :

$a = 2,33 \pm 0,37$; $b = -0,254 \pm 0,009$; $R^2 = 0,974$; $dl = 16$; $MS_{\text{épi}} \in \{0,36 \text{ t ha}^{-1}, 15,0 \text{ t ha}^{-1}\}$.

Il existe donc bien un phénomène de dilution pouvant être caractérisé par la relation :

$$N_{\text{épi}} \% = 2,30 MS_{\text{épi}}^{-0,25} \quad (3.8)$$

Cette dilution est due essentiellement à une baisse très rapide de la teneur en azote dans les premiers stades de formation de l'épi (de 3,0 % pour des productions de l'ordre de 0,1 t MS_{épi}/ha à 1,6 % pour 4 t MS_{épi}/ha), période où la croissance des grains la croissance en volume de l'épi peut être assimilée à une croissance végétative "classique" (multiplication cellulaire, augmentation de la taille des cellules). Pendant la période effective de remplissage des grains, l'accumulation d'amidon se traduit par une diminution très modérée de la teneur en azote (baisse de 0,038 point par tonne de MS_{épi} entre 4 et 15 t/ha). Ces observations confirment celles de Landry (1984) et de Tsai et al. (1980) qui ont montré l'existence d'une relation linéaire étroite entre l'accumulation de MS et de N dans les grains.

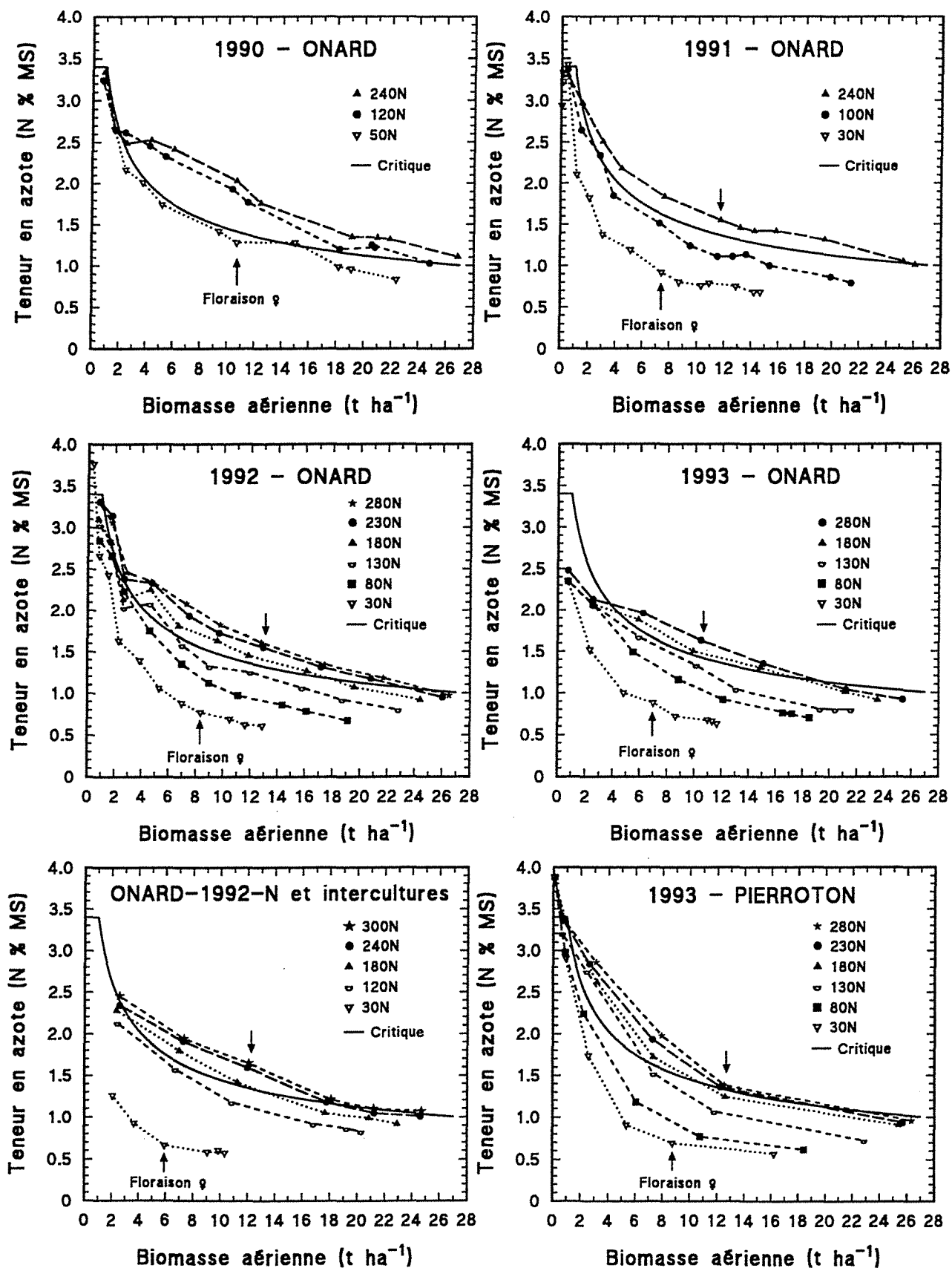


Figure 3.8 : Evolution des teneurs en azote en fonction de la biomasse aérienne accumulée. Effets des doses d'azote apportées. Comparaison avec la relation critique teneur-biomasse : $\%N = 3,40MSA^{-0,37}$. 6 essais.

Cette relation paraît cependant difficilement utilisable pour caractériser l'état de nutrition azotée de la culture en post-floraison. Des faibles différences de teneur peuvent se traduire par des différences très importantes d'accumulation de biomasse épi. Un tel indicateur risque donc d'être très sensible aux erreurs de mesures et à la variabilité biologique. D'autre part, cet indice n'intègre pas l'histoire nutritionnelle de la plante de la période pré-floraison.

Cette relation est par contre intéressante car elle permet de définir la demande en azote de l'épi pour une accumulation en amidon non limitante. En considérant une teneur en azote constante de 1,40 % à partir de 4 t MSépi (moyenne entre 1,60 % à 4 t MSépi/ha et 1,20 à 14 t MSépi/ha), on en déduit qu'il faut que la plante puisse allouer 14 kg N/ha vers l'épi pour pouvoir accumuler 1000 kg MS dans l'épi. Cet azote provient pour l'essentiel de la remobilisation de N des parties végétatives, d'où l'importance de l'étude de ce mécanisme qui sera abordé chapitre 4.

3.2.4 Validation de la relation critique teneur en azote - croissance du maïs

La **figure 3.8** permet de comparer l'évolution de la teneur en azote par rapport à l'accumulation de biomasse de la levée au stade ensilage pour l'ensemble des traitements "doses N" des 6 essais qui nous ont fourni les points "critiques". Une analyse détaillée de ces graphiques montre que les points ayant une teneur en azote total inférieure à la teneur critique ont une production de biomasse toujours plus ou moins réduite. La **figure 3.9a** confirme statistiquement cette analyse : à part quelques exceptions, tous les traitements qui sont situés au-dessous de la courbe critique sont des traitements où N est limitant pour la croissance. Il s'agit donc bien d'une relation critique dans le sens où toute teneur inférieure à celle donnée par la relation conduit à une réduction de la croissance aérienne.

Pour tester la robustesse de cette relation, nous avons confronté à la courbe critique les données provenant d'essais réalisés en 1993 dans des situations pédo-climatiques très différentes (Desvignes et al., 1994). La **figure 3.9b** présente l'analyse effectuée avec les mêmes critères statistiques. A Satolas (69), Bergerac (24) et Négrepelisse (82), la variété cultivée est Volga. L'azote a été dosé par la méthode de Dumas (azote total). Les points situés au-dessous de la courbe ont tous une croissance réduite.

Sur les traitements N non limitants, les teneurs en azote sont souvent beaucoup plus élevées que sur le site d'Onard. Ceci s'explique sans doute par une augmentation de la proportion de nitrate dans les parties aériennes lorsque les apports sont très supérieurs aux "besoins". Toutefois, la prise en compte des nitrates ne remet pas en cause la validité de la relation critique qui a été établie avec des teneurs en azote Kjeldahl. Justes et al (1994) ont démontré sur blé que la concentration en nitrate dans les parties aériennes devient importante seulement lorsque les traitements ont des teneurs en N supérieures à Ncrit. Les courbes critiques déterminées à partir de N total ou de N réduit sont similaires. Ces observations montrent donc que des plantes qui reçoivent une fertilisation optimale contiennent de faibles concentrations en nitrate. Mais pour les faibles niveaux de production (< 2 et 3 t MSA ha⁻¹), il serait préférable de doser l'azote total et les nitrates pour affiner la relation entre l'azote et la croissance à ces stades juvéniles.

L'effet variété est analysé **figure 3.9c** (variété Furio) et **figure 3.9d** (variété Déa). La courbe critique établie sur Volga discrimine correctement les traitements N limitants et N non limitants pour la croissance ($P > 0,90$ - test t de student). Ceci semble indiquer que la relation critique est transposable à des variétés appartenant à des groupes assez précoces, malgré les différences de potentiel de production. Ces résultats doivent cependant être confirmés car le nombre de données disponibles pour cette étude est assez limité. Ils sont toutefois conformes à des observations antérieures où nous avons constaté que la variété Déa présentait une teneur en azote des parties aériennes systématiquement supérieure à celle

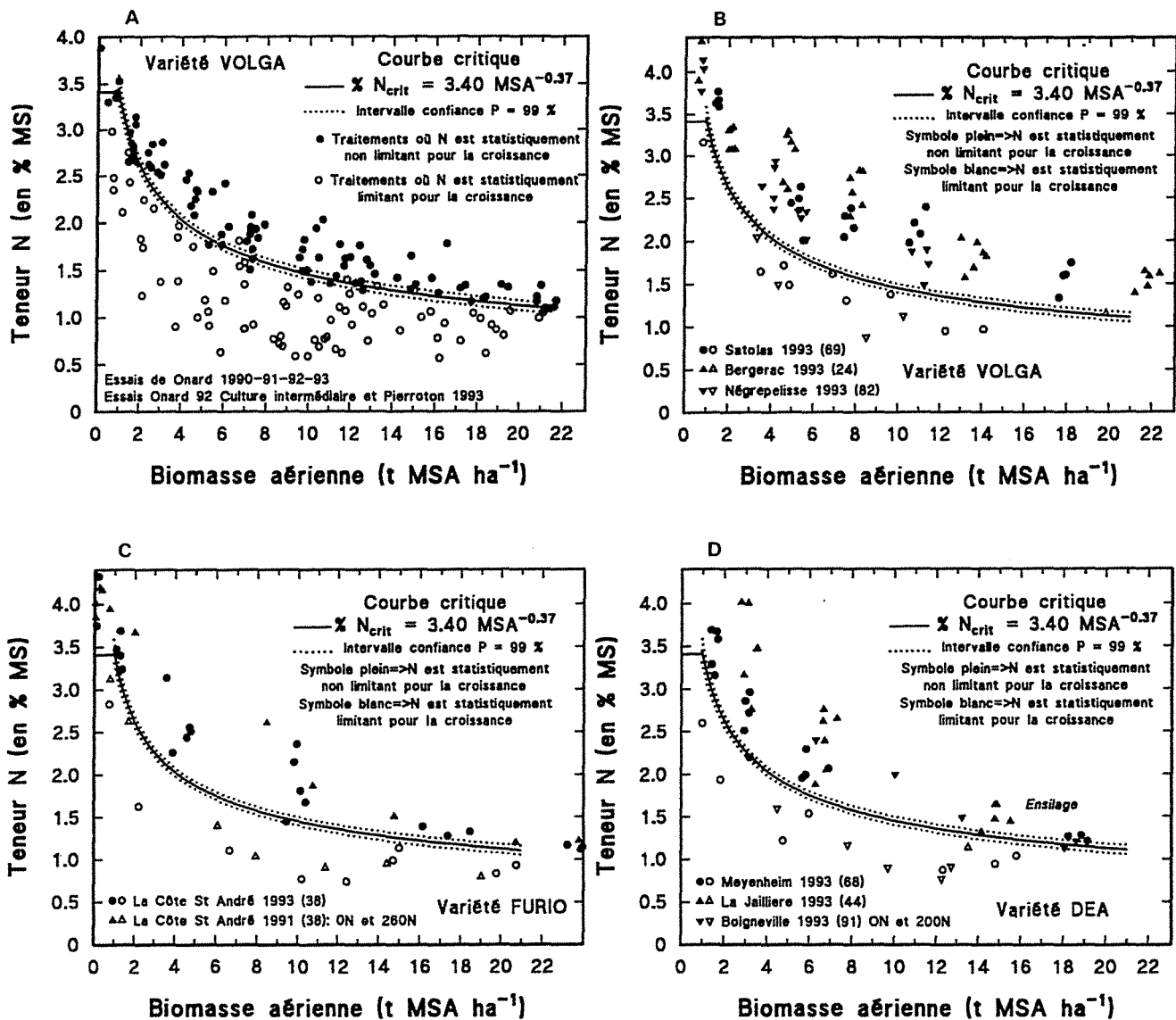


Figure 3.9 : Relation entre la teneur en azote et la biomasse aérienne accumulée.

Les symboles "blanc" ont une biomasse aérienne statistiquement inférieure aux traitements N non limitant. (analyse par un test t à $\alpha = 10\%$). Comparaison avec la relation critique.

3.9A : données des 6 essais qui ont fourni les points critiques (données INRA et AGPM)

3.9B : 3 essais avec la variété Volga (données ITCF)

3.9C : 2 essais avec la variété Furio (données AGPM)

3.9D : 3 essais avec la variété Déa (données AGPM et ITCF)

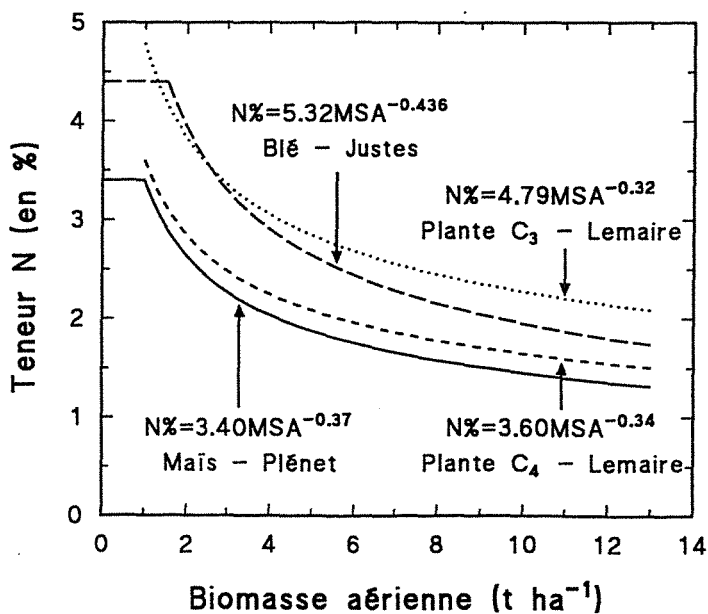


Figure 3.10 : Comparaison de différentes relations allométriques (modèle a MSA^{-b}) entre la teneur en azote et la biomasse aérienne en fonction des espèces (C3 ou C4) et des auteurs (Blé : Justes et al., 1994 ; plantes en C3 et C4 : Lemaire et al., 1990).

mesurée sur Volga au stade ensilage avec un niveau de production inférieur (Desvignes et Plénet, résultats non publiés). Ces observations ont été généralisées et ont conduit à prescrire des "besoins" en azote différents (kg N/quintal de grains) pour les variétés à forts potentiels de production (Desvignes, 1992). Une des explications avancées pour interpréter les différences entre les variétés précoces et tardives repose en partie sur la courbe de dilution. S'il existe une courbe "critique" unique pour l'espèce maïs, sélectionnée sur les mêmes critères, les variétés précoces arriveront à maturité avec une production de biomasse inférieure aux variétés tardives, donc avec une teneur en azote plus élevée. Il faut aussi tenir compte des différences de composition de la fraction protéique des grains cornés et dentés entre groupe de précocité. Les variétés cornées ont généralement des teneurs en azote plus élevées dans les grains que les variétés dentées (Girardin et Mannino, 1994).

Cette étude permet de dégager les conclusions suivantes :

- le domaine de validité de la relation critique s'étend de 1 t MSA ha⁻¹ à 22 t MSA ha⁻¹, avec une possibilité d'extrapolation à des niveaux de production plus élevés
- la relation semble robuste puisqu'elle s'est montrée discriminante dans des situations pédo-climatiques et variétales très différentes. La technique de détermination de la teneur en azote ne semble pas, non plus, modifier les teneurs critiques.

Toutefois, l'interaction nutrition azotée - déficit hydrique n'a pas été étudiée.

La validation de la relation critique devra être poursuivie après ce travail en exploitant les résultats des essais réalisés en 1994 et 1995 (8 à 10 essais supplémentaires).

Une comparaison de cette relation critique aux courbes de dilution proposées sur d'autres espèces ou par groupe métabolique est réalisée **figure 3.10**. La relation critique du maïs se distingue nettement de celle établie sur blé ou sur l'ensemble des plantes en C3. L'interprétation de cette différence a été présentée dans l'étude bibliographique (paragraphe 3.1.4). Ceci confirme l'efficacité élevée que présente le maïs dans l'utilisation de l'azote (kg MSA/kg N). Cette forte efficacité dans l'utilisation de l'azote ne doit cependant pas être confondue avec l'efficacité de l'interception de l'azote dans le sol.

Lemaire et al. (1992) ont proposé une courbe de dilution des plantes en C4. Les données incluent plusieurs espèces dont quelques mesures sur maïs. Ces courbes se distinguent légèrement par la teneur au point d'origine et le coefficient de dilution. Toutefois, les intervalles de confiance des estimations des différents paramètres se confondent largement. Ceci semble indiquer que la courbe critique "théorique" des plantes en C4 doit être très proche des relations proposées.

3.2.5 Indice de Nutrition Azotée

Connaissant la teneur critique pour une production de biomasse donnée, il est possible de calculer l'indice de nutrition azotée déterminé par la relation [3.5] : $INN = \% N_{mes} / \% N_{crit}$

La **figure 3.11** présente l'évolution, au cours du temps, des indices de nutrition azotée pour l'ensemble des traitements doses N à Onard. Suivant les années, la même dose d'azote induit des INN de la culture complètement différents suivant la disponibilité en azote du sol et/ou de son aptitude à pouvoir utiliser l'azote de l'engrais. A titre d'exemple, en 1990, le traitement 50N a été non limitant pour la croissance jusqu'à 100 jours après la levée (25 jours après la floraison, INN = 1), alors que les traitements 30N de 1991 à 1993 ont des INN compris entre 0,6 et 0,5 dès la floraison (75 à 83 JAL). En 1993, une fumure de 30 kg N/ha au semis a été très largement insuffisante, puisque l'on observe un indice de 0,7 au moment du 2^{ème} apport d'engrais. Grâce à cet outil de diagnostic, il est donc possible de comparer des traitements sans être subordonné à la dose d'azote, mais en fonction de leur statut azoté réel.

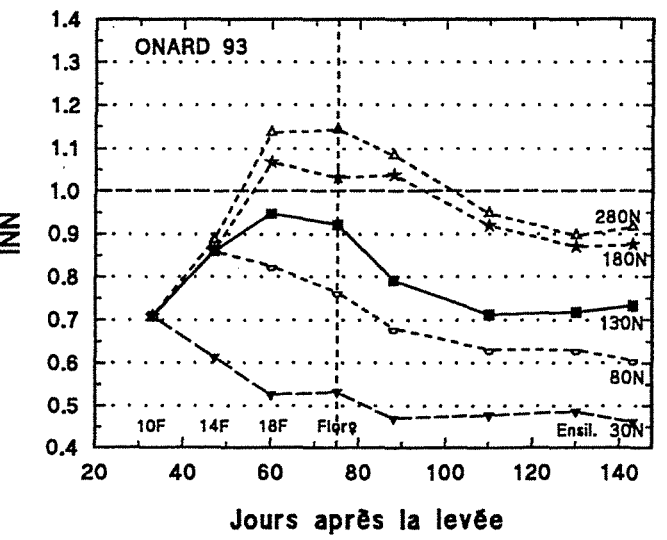
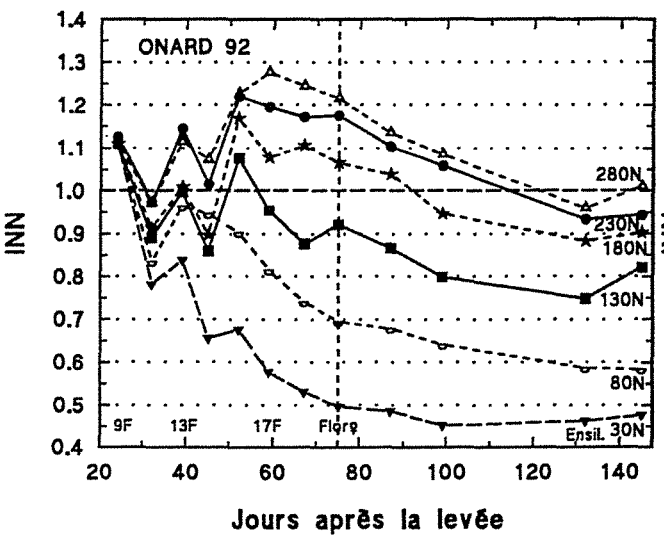
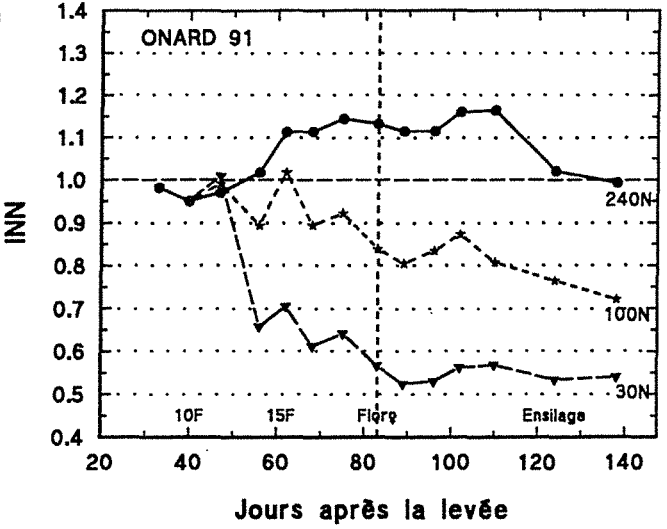
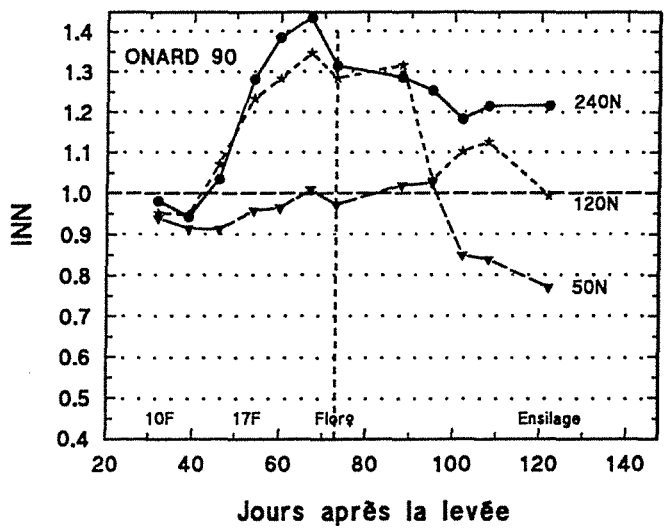


Figure 3.11 : Evolution de l'indice de nutrition azotée (%Nobs / %Ncrit) au cours du cycle cultural sur les traitements azotés "doses N" à Onard 1990-1993.

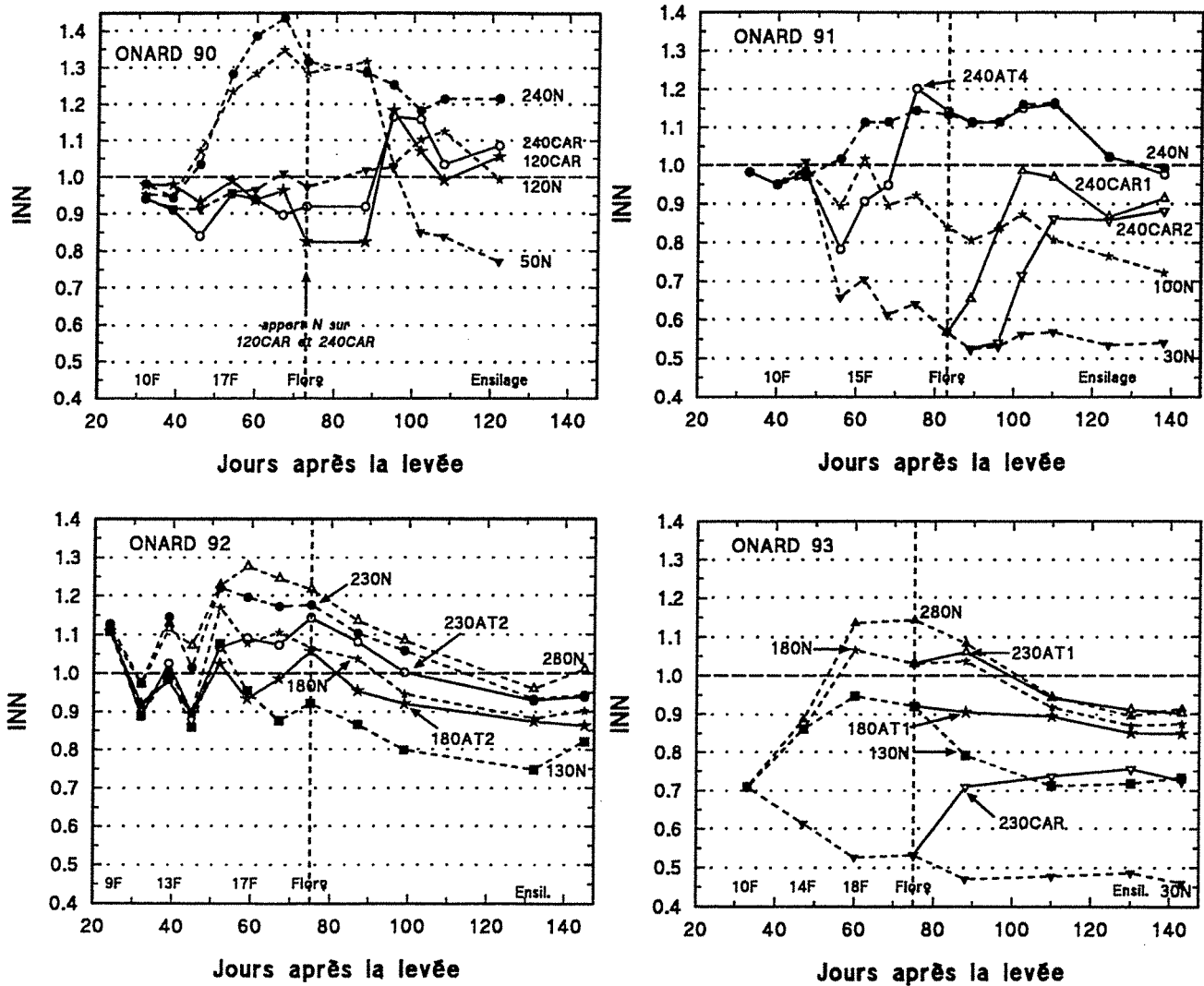


Figure 3.12 : Evolution de l'indice de nutrition azotée (%Nobs / %Ncrit) au cours du cycle cultural sur les traitements azotés "fractionnement des apports" et "apports correctifs après une carence" à Onard 1990-1993.

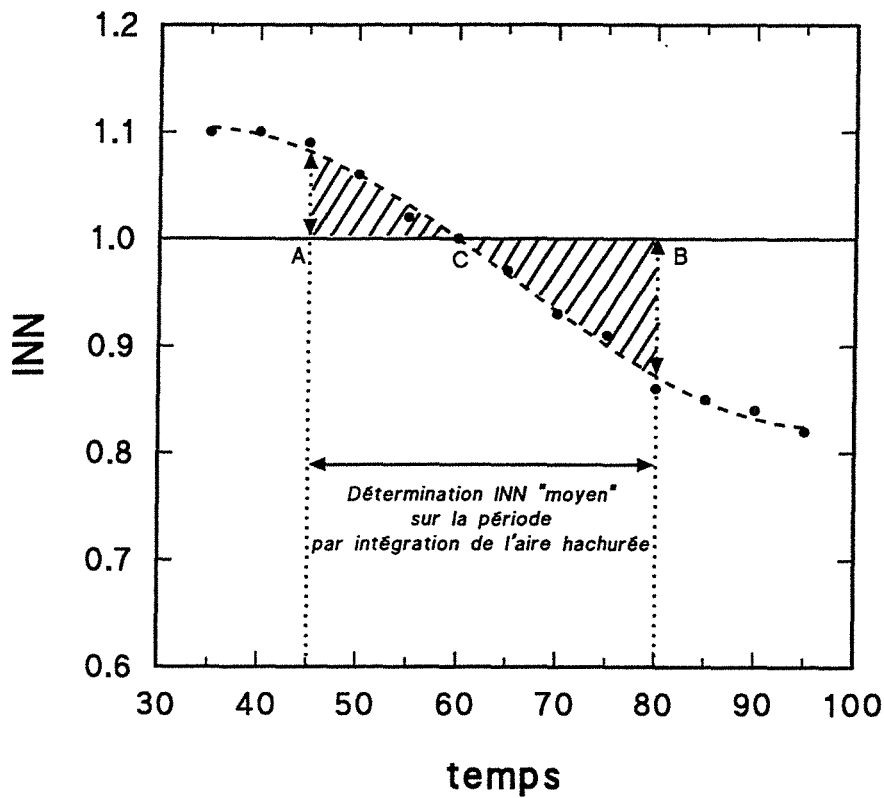


Figure 3.13 : Illustration de la méthode d'intégration utilisée (bornes de la période) pour calculer un indice de nutrition moyen sur une période. Intégration sur période A à B = indice révélateur de l'histoire du statut azoté du traitement. Intégration sur période C à B = indice de stress azoté.

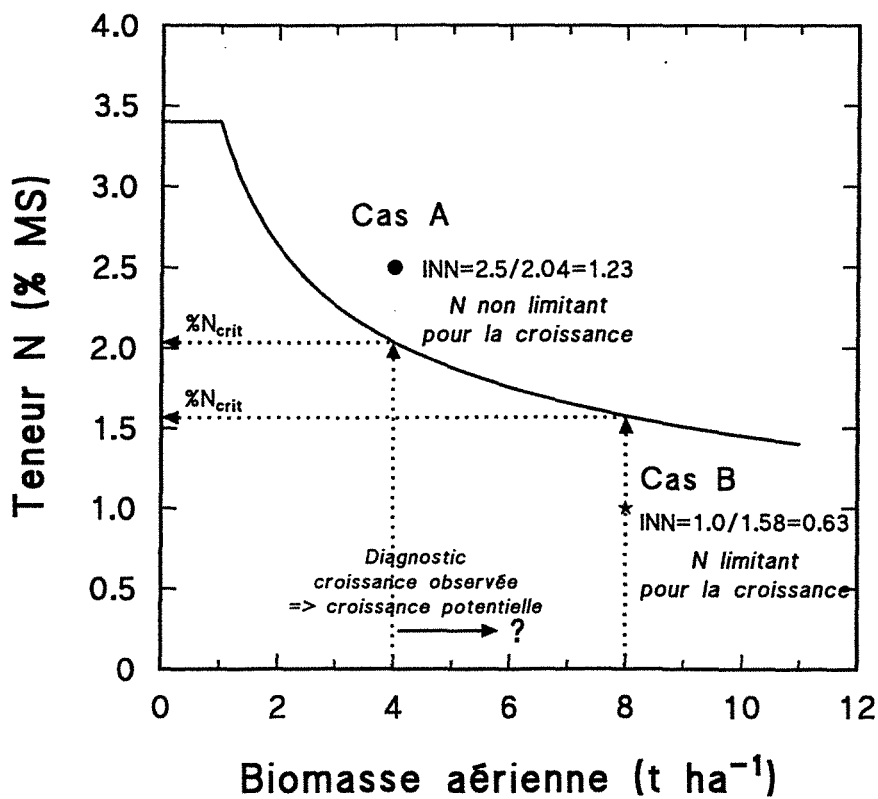


Figure 3.14 : Illustration de la méthode de diagnostic de la nutrition azotée en se référant à la teneur critique donnée par la relation a MSépi^b. Intérêt de compléter cette indication par un diagnostic sur la biomasse grâce à un modèle de croissance potentielle.

Il ressort aussi que les plus fortes doses d'azote (230 - 280 kg N/ha) ont toujours un INN largement supérieur à 1,0 pendant la période stade 15 feuilles-floraison, à l'exception de 1993 du fait de la carence observée en début de cycle. Au cours de cette phase, de l'azote est accumulé sans effet sur la croissance. Mais ces traitements permettent d'obtenir une production de biomasse aérienne et surtout un rendement en grain optimal. L'INN permet seulement de juger l'effet de l'azote sur la croissance instantanée.

La **figure 3.12** montre les évolutions de INN sur les traitements "modalités d'apport". L'indice de nutrition réagit très vite (1 à 2 semaines) aux apports d'azote lorsque les traitements sont carencés, même si ces apports sont tardifs (cas de 240CAR2 en 1991). L'INN est donc un indice "instantané" dans la mesure où il évolue rapidement en fonction des disponibilités en azote au cours du cycle. Il s'agit d'un diagnostic à court terme.

La valeur de INN donne une information sur l'intensité du déficit, donc du stress azoté. La teneur en N et la biomasse mesurées au temps $t+1$ ne sont pas complètement indépendantes des valeurs obtenues au temps t . L'INN reflète donc en partie l'histoire nutritionnelle de la plante (la teneur en N étant le rapport entre les quantités de N prélevées et la biomasse accumulée). Mais pour caractériser l'état de nutrition "moyen" des plantes au cours d'une période du cycle, il faut intégrer les INN instantanés sur cette même période. L'INN moyen sur la période considérée correspond à l'intégrale de l'aire définie par les 2 courbes (**figure 3.13**). Deux informations peuvent être déterminées selon le principe du calcul :

- 1 intégration de la surface entre les points A et B. On donne le même poids aux valeurs de INN qu'elles soient supérieures ou inférieures à 1, c'est à dire que l'on admet que pour certaines variables de fonctionnement, des $INN > 1$ peuvent être nécessaires pour obtenir des valeurs maximales. Dans ce cas, l'indice de nutrition moyen est un "*indicateur de l'histoire azotée*" de la culture.
- 2 intégration de la surface pour des $INN < 1$ seulement (points C et B). On considère donc qu'il n'y a pas d'effet "positif" pour des $INN > 1$. Dans ce cas, l'indice de nutrition moyen est un révélateur de l'intensité de la déficience azotée ; il s'agit d'un "*indice de stress*"

L'INN ayant été déterminé en fonction de la biomasse accumulée, nous ne connaissons pas la réaction des autres indicateurs de fonctionnement à l'indice de nutrition. Dans notre travail, nous calculerons un INN moyen selon la première technique pour étudier les relations entre INN et des variables de type vitesses d'installation des surfaces foliaires, vitesses de croissance,... Les bornes des surfaces à intégrer seront définies en fonction des variables de fonctionnement analysées. Nous avons utilisé une intégration discrète selon la méthode des trapèzes.

Pour illustrer l'intérêt de l'indice de nutrition azotée, deux cas sont décrits (**figure 3.14**) :

- Cas A : Pour une biomasse accumulée de 4 t/ha, $\%N_{crit} = 2,04 \%$. La teneur mesurée (2,50 % N) est supérieure à $\%N_{crit}$. L'azote est donc non limitant pour la croissance ($INN = 1,23$). La relation teneur-croissance permet de caractériser le statut azoté de la culture. Mais pour être complet, le diagnostic doit aussi être réalisé sur la croissance. Est-ce que la croissance mesurée correspond à la croissance permise par les disponibilités en rayonnement et température ? Seul un modèle de croissance potentielle, comme celui élaboré au chapitre 3, va permettre d'apporter des éléments de réponse. Si la croissance est inférieure à la croissance potentielle, il faut rechercher un ou des facteurs limitants autres que l'azote.
- Cas B : Pour une MSA de 8 t/ha, la teneur mesurée 1,0 % N est inférieure à la teneur critique ($INN = 0,63$). La disponibilité en azote est donc un des facteurs limitants de la croissance.

Le couplage des diagnostics sur la croissance (croissance mesurée/croissance potentielle) et le statut azoté des plantes ($\%N_{mes.}/\%N_{crit}$) semblent donc très prometteurs à condition que les modèles soient suffisamment précis et robustes.

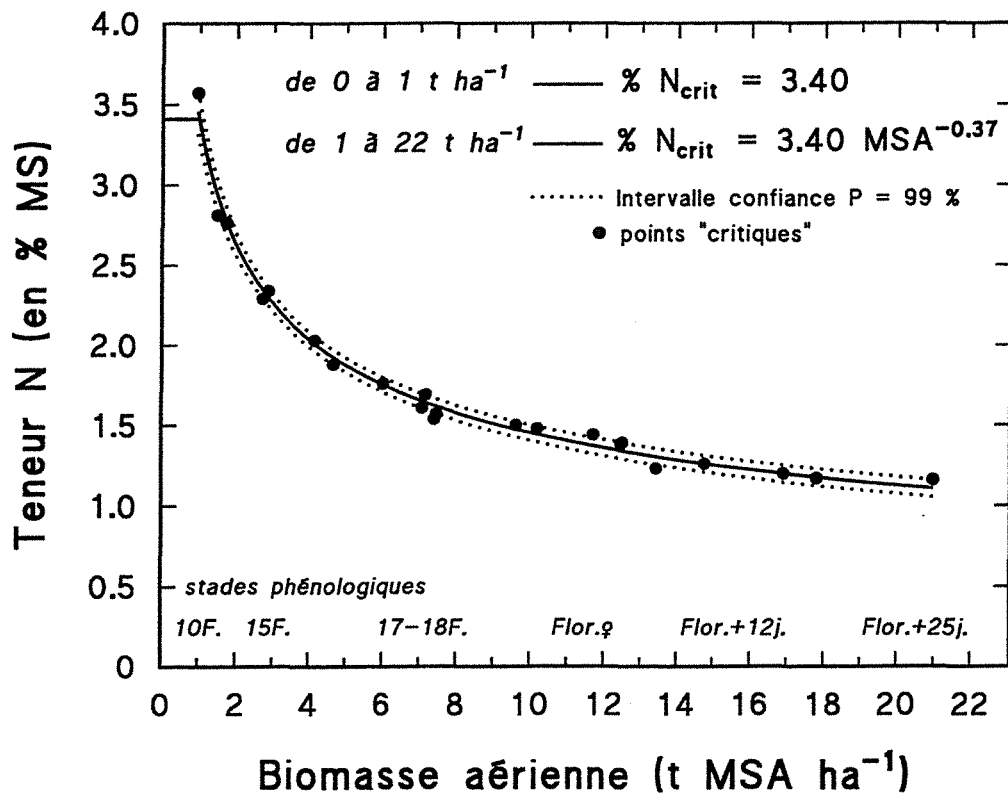


Figure 3.15 : Relation critique entre la teneur en azote des parties aériennes et la biomasse aérienne accumulée. Modèle spécifique aux cultures de maïs. Domaine de validité : stade juvénile à floraison+25 jours.

Synthèse

Une analyse bibliographique des techniques permettant un diagnostic du statut azoté des cultures a montré qu'une nouvelle approche, basée sur la relation entre la teneur en azote et la croissance, avait permis des avancées significatives sur cultures fourragères ou annuelles. Cette relation intègre les mécanismes de la répartition de l'azote au sein du couvert végétal qui dépendent de la structure du peuplement et de l'interception du rayonnement. Les bases théoriques sous-jacentes assurent donc à cette relation une portée à caractère général.

Une analyse de nos données a permis de sélectionner des *points critiques* qui correspondent à la *teneur minimale en azote* ($\% N_{crit}$) permettant *une croissance instantanée maximale*. Deux relations ont été déterminées en fonction des niveaux de biomasse aérienne (MSA) accumulée (figure 3.15) :

Pour les stades juvéniles :

$$MSA < 1 \text{ t ha}^{-1} \qquad \% N_{crit} = 3,40$$

Du stade 10 feuilles à floraison + 25 jours :

$$MSA \in \{1 \text{ t ha}^{-1}, 22 \text{ t ha}^{-1}\} \qquad \% N_{crit} = 3,40 \text{ MSA}^{-0,37}$$

Cette dernière relation peut être extrapolée jusqu'au stade ensilage avec quelques précautions. Ces équations définissent une *relation critique entre la teneur en azote et la croissance spécifique des cultures de maïs*. Elles permettent de porter un diagnostic sur leurs statuts azotés. Leur *validité* et leur *robustesse* ont été testées en les confrontant à des résultats obtenus dans des situations pédo-climatiques très différentes. L'effet variétal a aussi été analysé. Dans toutes les situations, la relation critique permet de discriminer les traitements où la croissance est limitée par la nutrition azotée.

Une *relation entre la teneur en azote de l'épi et la matière sèche accumulée dans l'épi* (MSépi) est proposée pour la période de remplissage des grains :

$$MSépi \in \{0,36 \text{ t ha}^{-1}, 15,0 \text{ t ha}^{-1}\}. \qquad \% N_{épi} = 2,30 \text{ MSépi}^{-0,25}$$

Cette relation doit permettre de quantifier la demande en azote des épis par unité de matière sèche accumulée.

Un *indice de nutrition* instantané, basé sur le rapport entre la teneur en azote mesurée et la teneur critique pour un niveau de production donnée, est proposé pour suivre en dynamique la nutrition azotée de la culture :

$$INN = \% N_{mes} / \% N_{crit}$$

Il permet de caractériser et de comparer chaque traitement azoté non plus en fonction de la quantité d'azote apportée, mais selon le statut azoté des plantes qu'il a induit. Selon la technique d'intégration utilisée en fonction du temps, on peut déterminer un indicateur de l'histoire azotée du peuplement ou un indice de stress azoté.

CHAPITRE 4

FONCTIONNEMENT DES CULTURES DE MAÏS SOUS CONTRAINTE AZOTÉE

the first two, the number of individuals in the population is assumed to be constant over time.

The first model is the *Lotka-Volterra* model (Lotka 1956; Volterra 1926), which is the most commonly used model in population dynamics. It is based on the following assumptions:

1. The population is closed, i.e. there is no immigration or emigration.
2. The population is homogeneous, i.e. all individuals are assumed to be identical in terms of their demographic characteristics.
3. The population is well-mixed, i.e. all individuals are assumed to interact with each other.
4. The population is assumed to be in a steady state, i.e. the number of individuals in the population is constant over time.

The second model is the *Leslie matrix* model (Leslie 1945), which is based on the following assumptions:

1. The population is closed, i.e. there is no immigration or emigration.
2. The population is structured, i.e. individuals are assumed to be different in terms of their demographic characteristics (e.g. age, sex).
3. The population is assumed to be in a steady state, i.e. the number of individuals in the population is constant over time.

The third model is the *matrix model* (Caswell 2001), which is based on the following assumptions:

1. The population is structured, i.e. individuals are assumed to be different in terms of their demographic characteristics (e.g. age, sex).
2. The population is assumed to be in a steady state, i.e. the number of individuals in the population is constant over time.

The fourth model is the *stochastic model* (Caswell 2001), which is based on the following assumptions:

1. The population is structured, i.e. individuals are assumed to be different in terms of their demographic characteristics (e.g. age, sex).
2. The population is assumed to be in a steady state, i.e. the number of individuals in the population is constant over time.

The fifth model is the *individual-based model* (Caswell 2001), which is based on the following assumptions:

1. The population is structured, i.e. individuals are assumed to be different in terms of their demographic characteristics (e.g. age, sex).
2. The population is assumed to be in a steady state, i.e. the number of individuals in the population is constant over time.

The sixth model is the *agent-based model* (Caswell 2001), which is based on the following assumptions:

1. The population is structured, i.e. individuals are assumed to be different in terms of their demographic characteristics (e.g. age, sex).
2. The population is assumed to be in a steady state, i.e. the number of individuals in the population is constant over time.

The seventh model is the *hybrid model* (Caswell 2001), which is based on the following assumptions:

1. The population is structured, i.e. individuals are assumed to be different in terms of their demographic characteristics (e.g. age, sex).
2. The population is assumed to be in a steady state, i.e. the number of individuals in the population is constant over time.

Introduction

Après avoir caractérisé les indicateurs de fonctionnement de la plante dans leur état potentiel et déterminé un indice de nutrition azotée, nous allons étudier l'impact d'une déficience azotée sur les différents indicateurs de fonctionnement en relation avec son intensité et son époque d'apparition. Ainsi, nous analyserons les relations entre l'indice de nutrition azotée (INN) et les variables indicatrices du fonctionnement sous leur forme relative. Ces variables correspondent au rapport entre leur valeur à chaque niveau de fertilisation azotée et la valeur potentielle caractérisée par le traitement non limitant en azote, soit 230-240 kg N/ha. Le modèle décrivant généralement le mieux le nuage de points est une équation de type exponentielle asymptotique :

$$Y/Y_{\max} = A [1 - (b e^{-k \text{INN}})] \quad (4.1)$$

dans laquelle Y/Y_{\max} est la variable réduite (Y : variable mesurée à un niveau d'azote et Y_{\max} : variable mesurée sur le niveau d'azote optimal pour le rendement grain), INN est l'indice de nutrition, A est la valeur de l'asymptote, b et k sont des constantes. Suivant les variables, nous avons utilisé un indice de nutrition instantané ou un indice "moyen" correspondant à une intégration de INN en fonction du temps comme décrit § 3.2.5, les bornes d'intégration étant précisées dans chaque cas.

Ce modèle intègre 3 paramètres d'ajustement qui n'ont pas vraiment de significations biologiques ce qui rend difficile la comparaison des différentes relations, hormis sous une forme graphique. Toutefois, la réponse à la contrainte est rarement linéaire. Sa description par plusieurs modèles linéaires aurait posé le problème de la détermination des zones de rupture, surtout lorsque le nombre de données est réduit.

Cette démarche est cependant très sensible à la variabilité expérimentale du fait de l'additivité des erreurs : chaque point peut être affecté d'une erreur d'environ $\pm 0,05$ à $0,1$ point d'indice. Par contre, elle permet de s'affranchir des effets années sur les valeurs absolues et offre ainsi la possibilité de dégager des relations plus générales.

L'objectif de notre travail est d'identifier et de quantifier les variables de fonctionnement du peuplement qui sont affectées par la contrainte azotée. Nous voulons aussi démontrer l'intérêt et la pertinence de l'indice de nutrition azotée dans ce type d'étude.

Par contre, nous n'effectuerons pas l'intégration des effets de la contrainte azotée au modèle de fonctionnement de la plante car il est nécessaire de valider les relations dans d'autres contextes pédo-climatiques. La plupart des variables indicatrices du fonctionnement de la culture sont interdépendantes. L'élaboration d'algorithmes permettant d'intégrer en dynamique les effets progressifs d'une contrainte sur les différents indicateurs de fonctionnement du peuplement dépasse le cadre de ce travail.

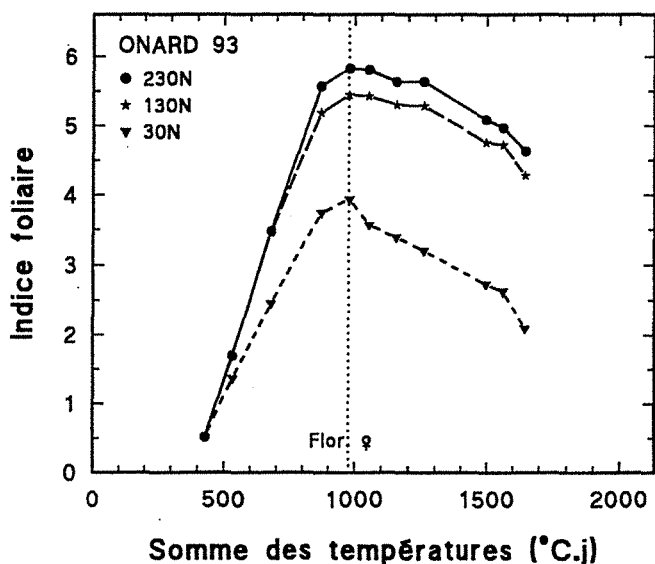
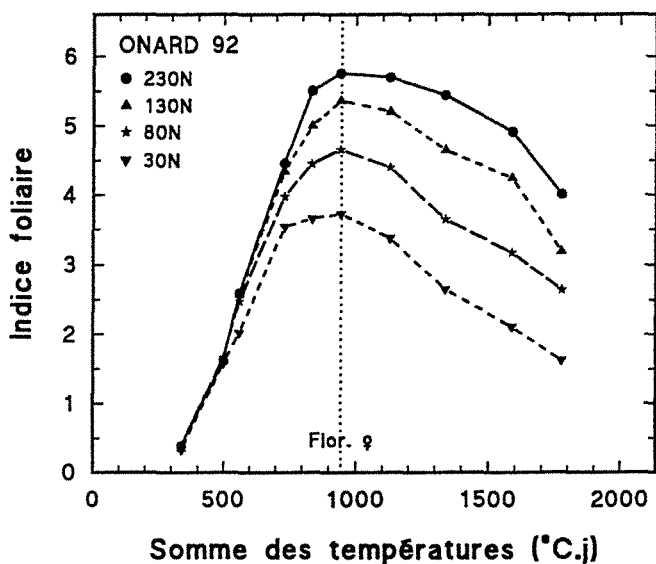
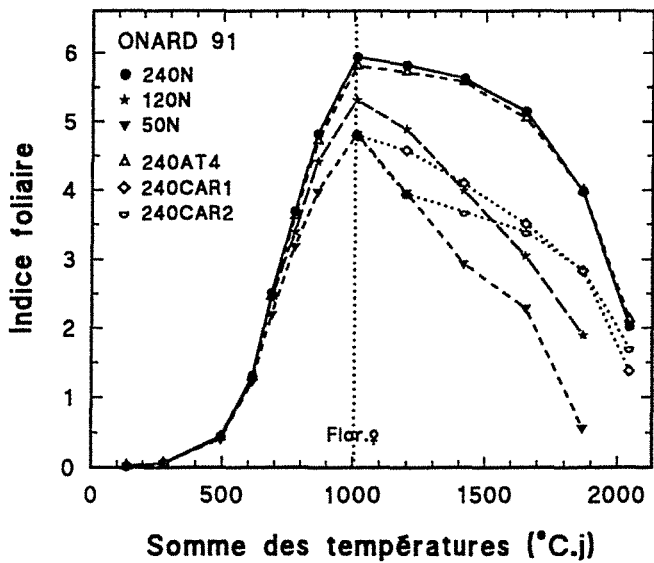
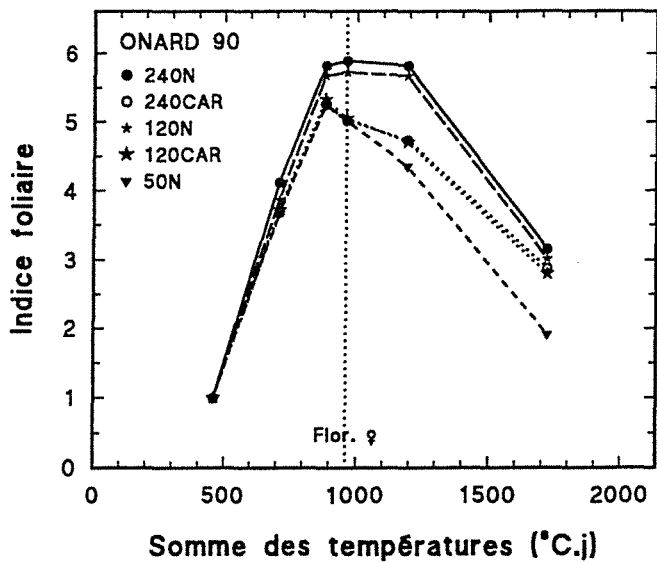


Figure 4.1 : Evolution des indices foliaires (m^2 des feuilles/ m^2 de sol) en fonction des sommes de températures sur les différents traitements azotés à Onard de 1990-1993

4.1 INSTALLATION DU COUVERT FOLIAIRE

4.1.1 NOMBRE DE FEUILLES

Une déficience azotée importante survenant au cours du stade 10 feuilles à floraison provoque une diminution de 0,5 feuille/plante en moyenne soit une perte relative de 2,6 % sur les traitements 30N. Cette réduction est sensiblement plus faible que celle observée par Eik et Hanway (1965) lors d'une étude sur l'effet d'une fumure starter (N-P-K). Toutefois, dans notre étude, la différenciation N n'intervient qu'à partir du stade 9-10 feuilles qui correspond approximativement à la fin de l'initiation foliaire. Ceci explique le faible effet de la contrainte azotée sur le nombre de feuilles émises.

4.1.2 INDICE FOLIAIRE

La **figure 4.1** présente l'évolution des indices foliaires selon les différents traitements azotés. Les réductions de surface foliaire à la floraison peuvent être importantes puisqu'elles atteignent 15 % en 1990, 19 % en 1991, 35 % en 1992 et 32 % en 1993 pour les doses d'azote les plus faibles.

Les relations entre l'indice de nutrition azotée (INN) et l'indice foliaire relatif (IF/IFmax) sont représentées **figure 4.2** pour la période semis-floraison. Une analyse est réalisée, stade par stade, en intégrant sur le même graphique les 4 années et les différentes doses d'azote. Au stade 13 feuilles visibles, l'année 1993 n'a pas été intégrée du fait d'un déficit en N mesuré même sur le traitement supposé non limitant en N. A l'exception d'une valeur "particulière" en 1991, les traitements azotés n'induisent pas à ce stade une contrainte suffisante pour diminuer l'indice foliaire. A partir du stade 15 feuilles, les indices foliaires relatifs diminuent quand $INN < 1,0$. Globalement, les nuages de points présentent des formes analogues aux différents stades. Nous avons donc établi une relation entre INN et IF/IFmax valable du stade 15 feuilles visibles à la floraison femelle (**figure 4.2e**) :

$$IF/IF_{max} = 1,03 [1 - (1,95 e^{-3,37 INN})] \quad (4.2)$$

Les écart-types sur les coefficients d'ajustement sont de $1,03 \pm 0,02$; $1,95 \pm 0,63$ et $-3,37 \pm 0,64$ avec $n = 47$. L'indice de nutrition explique 89 % des variations de l'indice foliaire relatif sur cette période.

Cette relation semble montrer que l'indice foliaire maximum est atteint pour des $INN > 1$, mais la valeur de IF/IFmax obtenue pour $INN = 1$ est cependant très proche de 1,0 (0,96). La diminution de la surface foliaire est moins rapide que celle de l'indice de nutrition puisque pour des INN de 0,80 - 0,70 - 0,60 et 0,50, on obtient des IF/IFmax de 0,89 - 0,84 - 0,76 et 0,66. La diminution de la surface foliaire spécifique (masse surfacique) explique sans doute ce phénomène, comme cela a été observé sur les graminées fourragères lors d'une déficience en N (Gastal et Saugier, 1986 ; Lemaire et Culleton, 1989). Des travaux sont en cours pour chiffrer l'impact d'une contrainte N sur la masse surfacique des feuilles chez le maïs.

Après la floraison, il n'est pas possible de dégager une relation entre INN et la surface foliaire relative car l'évolution de IF est liée à la valeur absolue de IF floraison et à la vitesse de sénescence des feuilles en post-floraison.

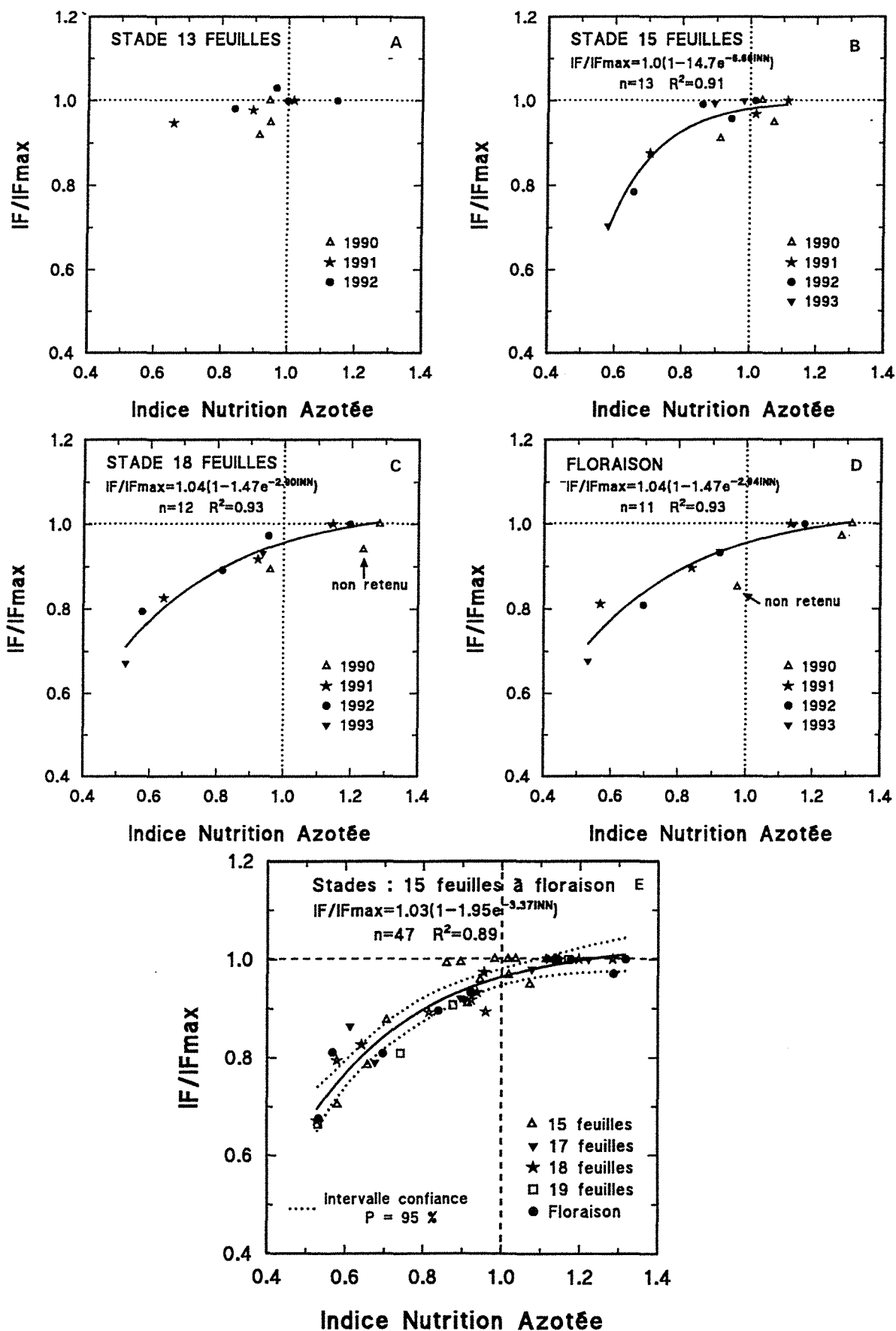


Figure 4.2 : Relations entre l'indice de nutrition azotée et l'indice foliaire relatif (IF/IFmax) à 5 stades compris entre 15 feuilles et la floraison femelle.
 4.2a : stade 13 feuilles - 4.2b : stade 15 feuilles - 4.2c : stade 18 feuilles - 4.2d : stade floraison
 4.2e : regroupement des stades 15 feuilles à floraison

4.1.3 VITESSE D'INSTALLATION DE LA SURFACE FOLIAIRE

Les effets du déficit en azote sur la vitesse d'installation de la surface foliaire au cours de la phase d'installation linéaire du couvert (sommées de degré-jour de 400 à 900 °C.j) sont présentés tableau 4.1. Les vitesses sont calculées seulement pour les périodes où une régression linéaire était possible. En effet, les traitements limitants en N ont généralement une phase de croissance linéaire plus courte que les traitements non limitants. Les INN "moyens" sont établis en intégrant les INN instantanés sur la même période. Des contraintes azotées faibles (INN = 0,90) à fortes (INN = 0,60) provoquent des réductions de la vitesse de 10 % et 30 % respectivement. Une relation entre l'intensité de la contrainte en N et la vitesse d'installation de la surface foliaire sur cette période peut être établie. Les paramètres de l'équation sont du même ordre de grandeur que ceux obtenus précédemment (tableau 4.1).

Le fractionnement des apports d'azote avec 4 apports tardifs n'a pas d'effet significatif sur le rythme d'installation de la surface foliaire puisque le statut azoté moyen sur cette période n'est pas modifié par cette pratique.

4.1.4 VITESSE DE SENESCENCE DU COUVERT FOLIAIRE

Le tableau 4.2 présente les estimations de la vitesse de diminution de la surface foliaire au cours de la période 900 à 1550 °C.j. Nous utiliserons le terme de vitesse de sénescence (VS). Les dynamiques de décroissance de la surface foliaire apparaissent comme assez variables selon les années, du fait du rôle de certains facteurs : maladies, coup de chaleur, stress hydrique mal maîtrisé, ... L'année 1990 n'est pas prise en compte car le nombre d'observations est trop réduit. Pour linéariser les variations de la sénescence en fonction de INN, l'inverse de la vitesse de sénescence relative a été calculé [$1 / (VS_{\text{obs}} / VS_{\text{max}})$]. Malgré la plus forte variabilité, la sénescence est multipliée par 1,7 lorsque les INN sont compris entre 0,7 et 1. Pour des INN de 0,4 à 0,7, la sénescence est 2,5 fois plus rapide que sous alimentation N optimale. La relation linéaire décrivant la vitesse de sénescence de la surface foliaire en fonction de l'indice de nutrition a pu être établie sur la période 900 - 1550 °C.j :

$$[1 / VS] = 1,20 \text{ INN} - 0,21 \quad (4.3)$$

avec VS : vitesse de sénescence en (m² feuilles/m² sol)/°C.j ; INN : Indice de Nutrition Azotée ; R² = 0,87 et n = 6.

Des apports fractionnés de 42 kg N/ha tout au long du cycle cultural (traitement 240AT4) ne modifient pas la vitesse de sénescence par rapport à un apport en 2 fois (traitement 240N - tableau 4.2).

Sur des plantes carencées (INN de 0,81), un apport important de N à la floraison ou à floraison + 14 j (210 kg N/ha - traitements 240CAR1 et 240CAR2) diminue la vitesse de sénescence d'un facteur de 2 à 3 par rapport à celui qui ne reçoit pas d'engrais (traitement 30N). Ces apports tardifs permettent un "reverdissement" important des feuilles présentant une couleur vert-jaune. Ces observations montrent que des apports correctifs, suite à une carence, ralentissent fortement la sénescence foliaire et l'altération du système chlorophyllien, comme cela a été observé par Girardin et al. (1985b).

Tableau 4.1 : Vitesses d'installation de l'indice foliaire en fonction des traitements azotés (et de INN) lors de la phase d'installation linéaire (sommes de températures -ST6- de 400 à 900 °C.j.).
Les vitesses d'installation de la surface foliaire ont été déterminées par ajustement linéaire et correspondent à la pente de la droite de régression (tous les R² sont > à 0,95, n=3 à 4).

Années	Traitements	Période en ST6	Vitesse installation de l'indice foliaire (m ² feuilles/m ² sol) / °C.j ± écart-type	Vitesse d'installation relative (par rapport au traitement 230-240N)	INN moyen sur la période
1991	240N	613 - 862	0,0140 ± 5,2 10 ⁻⁴	1,0	1,125
	240AT4	"	0,0137 ± 5,1 10 ⁻⁴	0,978	1,029
	100N	"	0,0124 ± 6,8 10 ⁻⁴	0,886	0,944
	30N	"	0,0110 ± 6,0 10 ⁻⁴	0,786	0,652
1992	230N	499 - 836	0,0114 ± 5,6 10 ⁻⁴	1,0	1,151
	130N	499 - 732	0,0114 ± 10,6 10 ⁻⁴	1,004	0,968
	80N	"	0,0097 ± 9,2 10 ⁻⁴	0,852	0,885
	30N	"	0,0085 ± 3,5 10 ⁻⁴	0,746	0,653
1993	230N	429 - 871	0,0114 ± 1,9 10 ⁻⁴	1,0	1,009
	130N	"	0,0106 ± 5,3 10 ⁻⁴	0,925	0,889
	30N	"	0,0072 ± 2,3 10 ⁻⁴	0,632	0,575
Moyenne par classe INN					
			0,0124 ± 0,0013	0,996	0,95 à 1,2
			0,0109 ± 0,0014	0,888	0,85 à 0,95
			0,0089 ± 0,0019	0,721	0,55 à 0,66
Relation monomoléculaire entre vitesse d'installation relative de la surface foliaire (Y) et INN :					
$Y = 1,09 [1 - 2,11 \exp(-2,90 \text{ INN})]$ R ² = 0,912 n = 11					

Tableau 4.2 : Vitesses de sénescence (VS) en fonction des traitements azotés (et de INN) lors de la phase de la sénescence lente.

Les vitesses de sénescence foliaire ont été déterminées par ajustement linéaire et correspondent à la pente de la droite de régression (tous les R² sont > à 0,90, n=4 à 6). ST6 : sommes de température en base 6.

Années	Traitements	Période en ST6	Vitesse de sénescence foliaire (VS) (m ² feuilles/m ² sol) / °C.j ± écart-type	[1/VS] relatif (par rapport au traitement 230-240N)	INN moyen sur la période
1991	240N	1010 - 1653	-0,00121 ± 2,3 10 ⁻⁴	1,0	1,099
	240AT4	"	-0,00115 ± 3,0 10 ⁻⁴	1,05	1,098
	100N	"	-0,00360 ± 2,7 10 ⁻⁴	0,34#	0,807
	30N	"	-0,00399 ± 3,4 10 ⁻⁴	0,30	0,542
	240CAR1	"	-0,00204 ± 1,9 10 ⁻⁴	0,59	0,867
	240CAR2	1195 - 1653	-0,00120 ± 1,4 10 ⁻⁴	1,00	0,829
1992	230N	943 - 1589	-0,00133 ± 2,9 10 ⁻⁴	1,0	1,015
	130N	"	-0,00185 ± 2,1 10 ⁻⁴	0,72	0,784
	80N	"	-0,00243 ± 2,7 10 ⁻⁴	0,55	0,633
	30N	"	-0,00260 ± 2,0 10 ⁻⁴	0,52	0,476
1993	230N	979 - 1400	-0,00079 ± 2,3 10 ⁻⁴	1,0	1,077
	130N	"	-0,00064 ± 1,4 10 ⁻⁴	1,23#	0,803
	30N	"	-0,00249 ± 2,3 10 ⁻⁴	0,32	0,480
Moyenne par classe INN					
			-0,00112 ± 0,00023	1,01	> 1
			-0,00203 ± 0,00149	0,58	0,7 à 1
			-0,00288 ± 0,00075	0,39	0,4 à 0,7
Relation entre [1/VS] et INN (pour INN<1) :					
les valeurs repérées par # ne sont pas prises en compte.					
$[1/VS] = 1,20 \text{ INN} - 0,21$ R ² = 0,87 n = 6					

4.1.5 SURFACE DES FEUILLES

L'effet des traitements azotés sur la surface des feuilles en fonction de leur position sur la plante est représenté **figure 4.3**. A l'exception de l'année 1993 (problème de carence N non maîtrisée avant le stade 10 feuilles), les traitements n'ont pas modifié la surface jusqu'à la feuille n° 11. Les feuilles supérieures ont leur surface plus ou moins réduite selon l'intensité de la contrainte. La réduction est plus élevée, en valeur absolue, pour les feuilles 12 à 16, la feuille 13 étant la feuille de l'épi. En revanche, les surfaces des feuilles des étages supérieurs (n° 17 à 19) sont plus diminuées en valeurs relatives avec des réductions allant jusqu'à 50-60 %. Les modifications de la surface de chaque feuille sont fonction de l'intensité et de la date d'apparition de la contrainte azotée (**figure 4.3b**).

La connaissance du numéro d'ordre de la première feuille dont la surface est significativement réduite, ainsi que la quantification des pertes relatives de surface sur les feuilles supérieures, permet de calculer la chronologie et l'intensité de la contrainte azotée. Gay (1989) trouve des résultats similaires. Il observe toutefois des réductions de la surface dès la feuille n° 8, la différenciation du statut N de la culture commençant dès le semis dans ces expérimentations. Ces observations montrent qu'une contrainte azotée modifie très rapidement la mise en place de la surface foliaire, alors que des mesures de biomasse ne permettent pas encore de détecter une réduction de la croissance.

La longueur et la largeur des feuilles sont diminuées avec la même intensité, en valeurs relatives, par le stress azoté (résultats non présentés). Ceci permet donc d'utiliser le même coefficient k de transformation en surface foliaire avec ou sans déficience en azote.

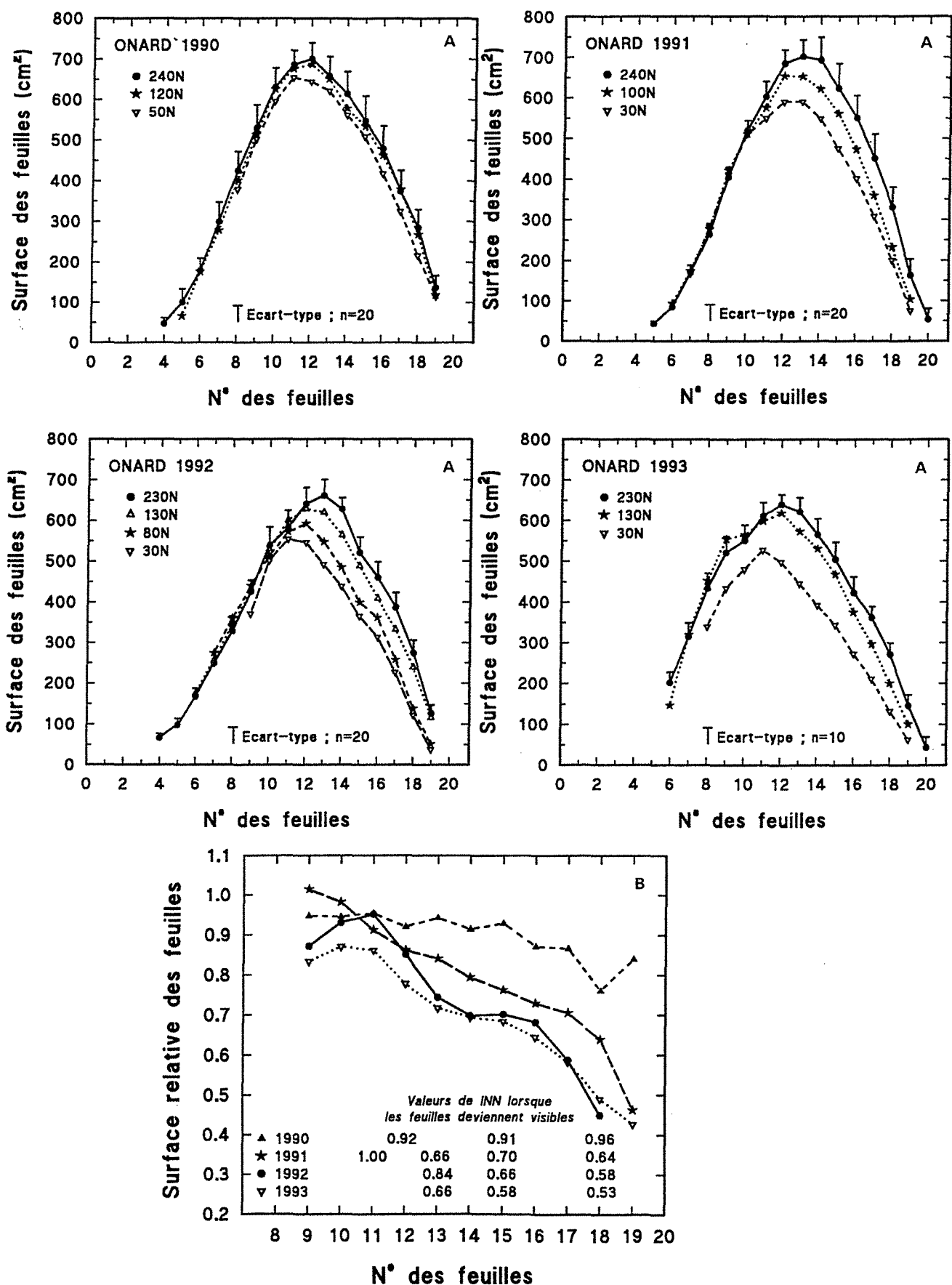


Figure 4.3 : Effets de la contrainte azotée sur les surfaces des feuilles.

4.3a : Surfaces des feuilles selon leur numéro d'insertion sur la tige : effets des traitements azotés à Onard 1990-1993 (l'écart-type du traitement 230/240N a été représenté pour donner un ordre de grandeur de la variabilité des mesures).

4.3b : Surfaces relatives des feuilles en fonction de leur position sur la tige : Influence de l'indice de nutrition azotée (INN) mesuré lors de l'émission des feuilles.

Synthèse : Installation du couvert foliaire

Une contrainte azotée qui s'installe avant la floraison réduit fortement l'indice foliaire (IF). Sur les traitements les plus déficients en N, les indices foliaires mesurés à la floraison sont réduits de près de 30 % par rapport à des traitements non limitants en N. Ils atteignent cependant des valeurs supérieures à 3 dans nos conditions expérimentales.

La diminution peut être décrite par une relation entre INN et la surface foliaire relative qui est valable du stade 15 feuilles à la floraison :

$$IF/IF_{max} = 1,03 [1 - (1,95 e^{-3,37 INN})]$$

La vitesse d'installation de la surface foliaire est reliée à INN par une équation similaire.

La réduction de la surface des feuilles, en fonction de leur numéro d'insertion sur la tige, est fortement dépendante du statut azoté de la plante au moment de leur émission. Le nombre de feuilles émises n'est pratiquement pas modifié car les traitements agissent après le stade initiation mâle.

Après la floraison, une relation linéaire entre INN et l'inverse de la vitesse de sénescence (VS) permet de quantifier l'effet de la contrainte sur la durée d'interception du rayonnement solaire par le couvert :

$$[1/VS] = 1,20 INN - 0,21$$

L'introduction de ces relations à un modèle de cinétique de surface foliaire devrait permettre de moduler cette évolution en fonction de la date d'apparition et de l'intensité de la contrainte azotée.

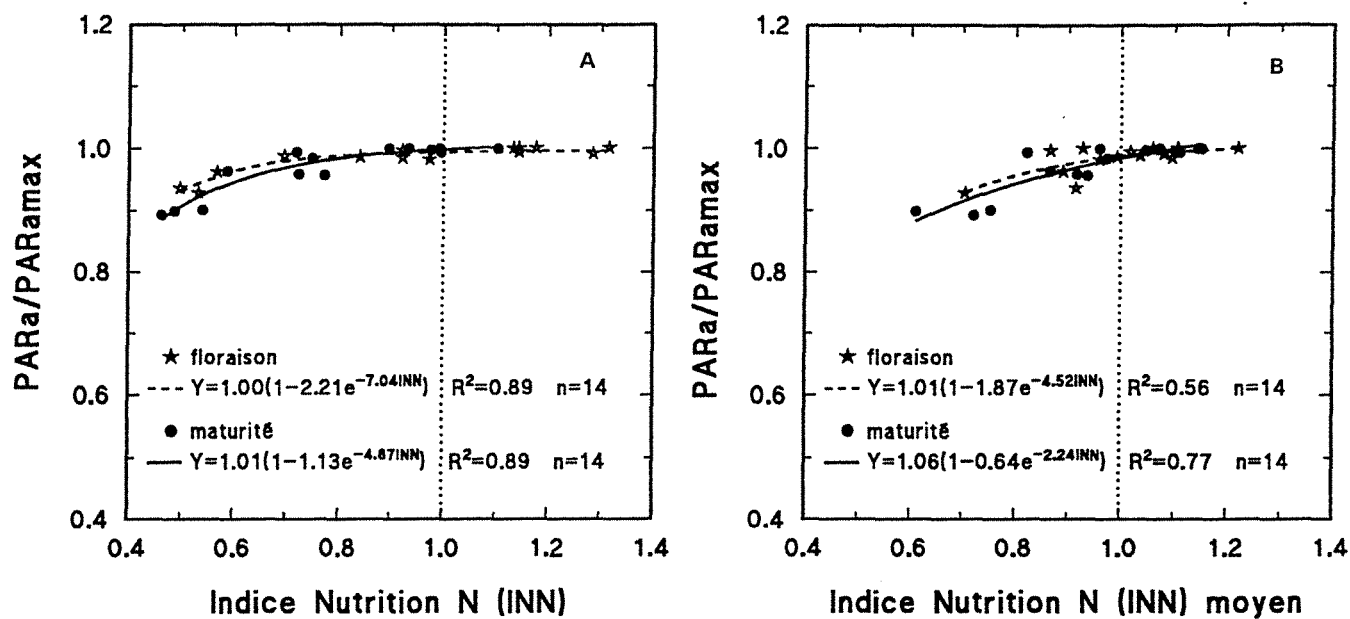


Figure 4.4 : Relations entre les valeurs relatives du rayonnement absorbé utile à la photosynthèse (PARa/PARmax) et :
 (4.4a) les INN mesurés aux stades floraison ou ensilage
 (4.4b) les INN moyens calculés par intégration sur les périodes levée-floraison ou levée-maturité.

4.2 ABSORPTION DU RAYONNEMENT SOLAIRE ET CONVERSION EN BIOMASSE

4.2.1 ABSORPTION DU RAYONNEMENT SOLAIRE UTILE A LA PHOTOSYNTHESE

Une analyse détaillée des PARa/PARamax (PARamax = rayonnement absorbé par le traitement 230-240N) calculés entre chaque date de mesure montre que les effets des traitements azotés sont très réduits puisque les valeurs sont comprises entre 0,95 et 1,00 (résultats non présentés). Dans certains cas (1992), des différences plus fortes s'observent entre les stades 10 feuilles et 15 feuilles, mais sans jamais descendre au-dessous de la valeur relative de 0,90.

Les relations entre les INN mesurés à la floraison ou à maturité et les valeurs relatives des PARa cumulés jusqu'à ces stades montrent l'absence d'effet des traitements azotés jusqu'à des INN de 0,70 (figure 4.4a). Cependant, cette représentation compare un indice "instantané" calculé pour un stade précis et une variable cumulée, ce qui peut entraîner un biais dans l'interprétation des résultats.

La figure 4.4b montre les relations observées entre un INN moyen (INN intégrant l'histoire nutritionnelle de la culture) calculé pour les périodes levée - floraison ou levée - maturité et le cumul du rayonnement absorbé par le couvert sur les mêmes périodes exprimé en valeur relative pour les 4 années de mesures. En prenant en compte qu'un écart de 0,10 point sur un INN moyen calculé sur un cycle ou un demi cycle végétatif représente un déficit d'alimentation azotée déjà important, on constate que les contraintes appliquées au maïs réduisent au maximum de 10 % la quantité de rayonnement absorbée par le couvert dans nos conditions expérimentales. Les relations calculées entre PARa/PARamax et INN moyen sur les périodes levée-floraison ou levée-maturité ont une forme similaire, même si elles ne sont pas très étroites (figure 4.4b).

Une des limites de notre travail est due à l'absence de mesure de l'absorption du rayonnement. La carence azotée peut modifier sensiblement les paramètres intervenant sur le bilan radiatif du couvert : angles d'inclinaison des feuilles, réflectance,... Les coefficients de la formule d'estimation du PARa seraient ainsi modifiés (diminution de Eamax). L'étude de sensibilité du modèle, présentée chapitre 3, montre qu'en réduisant Eamax de 0,95 à 0,90 ou 0,85, on diminue le PARa cumulé sur le cycle de 5,3 % et 10,5 % respectivement. D'après Bonhomme et Varlet-Grancher (commun. pers.), les modifications engendrées par la carence azotée ne remettraient pas fondamentalement en cause les estimations du PARa. L'utilisation de la formule doit conduire à une surestimation modérée de l'absorption du PAR de 5 à 10 % ? Toutefois, il apparaît nécessaire de vérifier ces hypothèses dans de futures études.

Malgré ces réserves, les résultats montrent le faible effet d'une déficience en azote sur le rayonnement absorbé par le couvert. La relation entre le rayonnement journalier absorbé et la surface foliaire étant non linéaire et asymptotique, la quantité d'énergie interceptée n'augmente pratiquement plus quand la surface foliaire dépasse la valeur de 3. Ainsi, les effets de la contrainte azotée sur le rayonnement absorbé vont être fonction du stade et/ou des valeurs maximales potentielles de surface foliaire permis par la variété :

- quand $IF < 3$, l'interception du rayonnement n'est pas à son maximum. Une carence va réduire la vitesse d'installation de la surface foliaire ce qui va limiter la quantité de PARa cumulée,

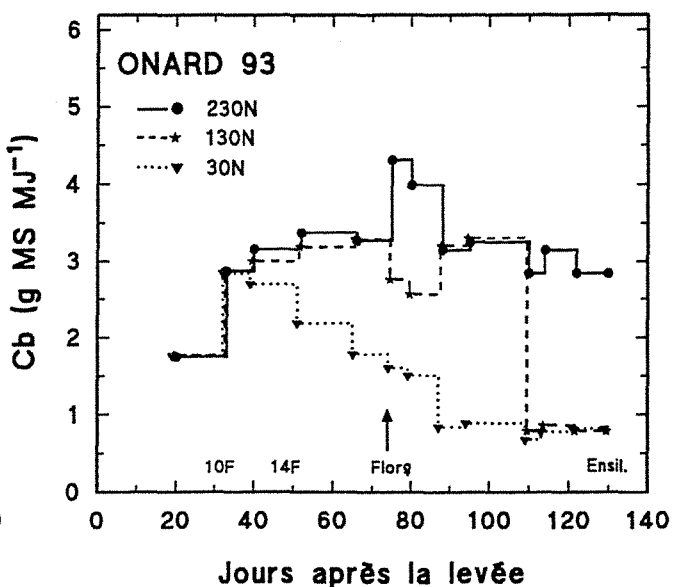
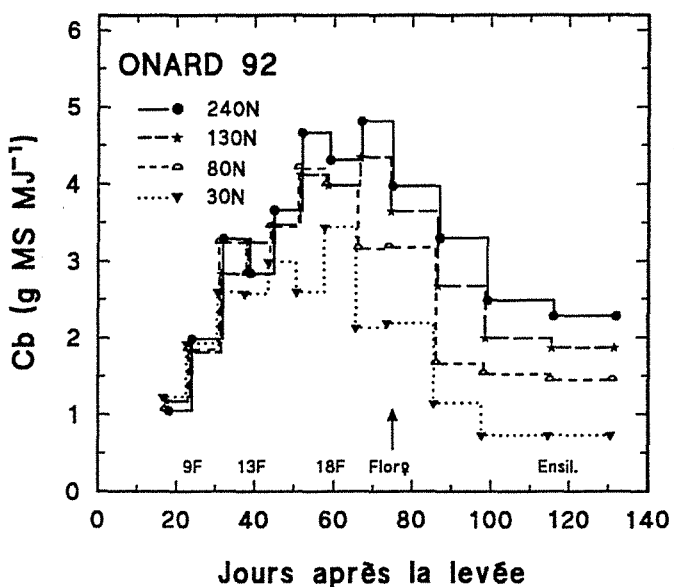
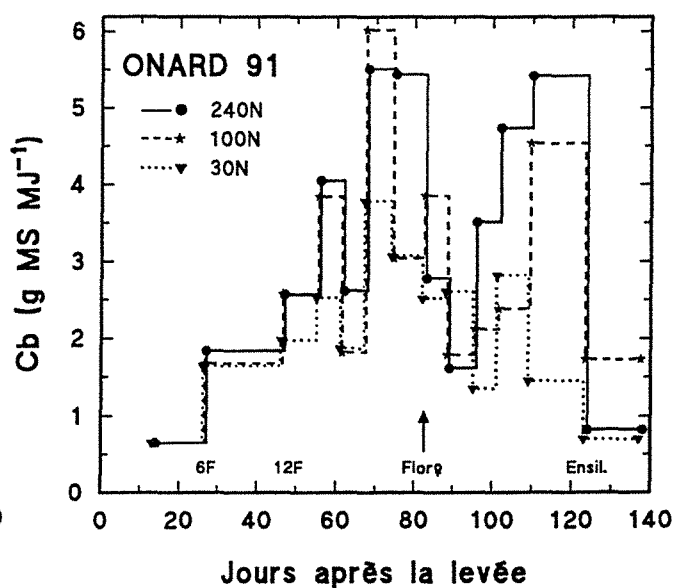
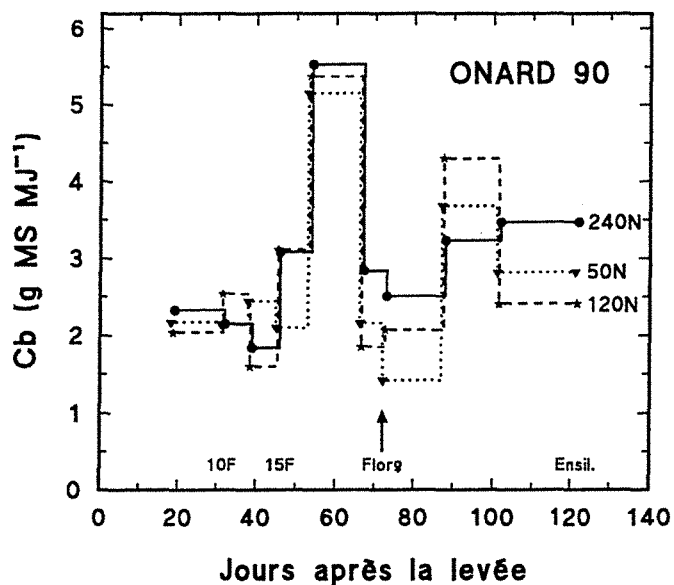


Figure 4.5 : Evolution des coefficients de conversion (Cb g MSA/MJ) du PARa en biomasse aérienne en fonction des traitements azotés à Onard de 1990-1993

Les Cb sont déterminés par différence entre 2 dates de mesures (pas d'interpolation linéaire)

- quand $IF > 3$, l'interception du rayonnement est pratiquement à son maximum. Une carence va réduire la surface foliaire. Mais si cette réduction ne permet pas d'obtenir un indice foliaire inférieur à 3, elle sera pratiquement sans conséquence sur la quantité de rayonnement absorbé par le couvert.

Un stress azoté dans les phases juvéniles va donc pouvoir réduire le rayonnement absorbé et le coefficient de conversion quand l'interception du rayonnement est incomplète. Par contre, quand l'interception du rayonnement est pratiquement maximale ($IF > 3$), la carence azotée ne jouera pratiquement que sur le coefficient de conversion. Des résultats similaires ont été obtenus sur fétuque (Bélangier et al, 1992), sur maïs et sorgho (Muchow et Davis, 1988).

Dans nos conditions expérimentales où la différenciation des traitements se fait à partir du stade 10 feuilles, les déficits en N réduisent de moins de 10 % l'interception du rayonnement sur l'ensemble du cycle malgré d'une part une diminution de IF pouvant atteindre 35 % à la floraison et d'autre part, une augmentation importante des vitesses de sénescence du couvert en post-floraison. Les différences de biomasse sont donc essentiellement imputables à une réduction des processus photosynthétiques et métaboliques.

Ces observations ne doivent cependant pas être généralisées. Dans les régions où on cultive des variétés précoces qui ont des $IF_{max} \approx 3$, une carence azotée risque d'avoir un fort impact sur la quantité de rayonnement absorbé. Dans ces conditions, il reste donc à vérifier si le stress N va induire une réduction plus élevée du rayonnement absorbé ou du coefficient de conversion.

4.2.2 CONVERSION DU RAYONNEMENT SOLAIRE EN BIOMASSE

a) Effet dose N

Nos mesures sur la biomasse racinaire n'étant pas suffisamment nombreuses, nous étudierons seulement l'impact de la nutrition azotée sur les coefficients de conversion en biomasse aérienne.

L'évolution des C_b calculés entre chaque date de mesure de la biomasse aérienne montre que les traitements limitants en azote diminuent progressivement les capacités de conversion du rayonnement solaire par le couvert (figure 4.5). La variabilité des mesures rend cependant difficile une modélisation de ces résultats.

La figure 4.6 présente l'accumulation de biomasse aérienne en fonction de la quantité cumulée de rayonnement absorbé par le couvert pour les différents traitements azotés (effet dose N) et les 4 années d'essais.

La détermination des coefficients de conversion du rayonnement en biomasse a été réalisée selon les principes décrits chapitre 2 : ajustements linéaires entre PAR_a et biomasse aérienne sur différentes périodes du cycle (levée-maturité, levée-floraison, floraison-maturité, levée-stade 15 feuilles et stade 15 feuilles-floraison), le coefficient de régression correspondant à C_b . Les valeurs des C_b sont présentées dans le tableau 4.3. Les paramètres statistiques (dl , R^2) ne sont pas reportés pour alléger le tableau. Dans tous les cas, les R^2 sont $> 0,95$ et les degrés de libertés sont identiques à ceux du tableau 2.7. On constate de très importantes différences entre les coefficients de conversion suivant les années, les périodes du cycle et les traitements azotés.

Les relations entre les coefficients de conversion relatifs (C_b/C_{bmax}) calculés pour les différentes périodes du cycle et les INN moyens obtenus sur les mêmes périodes, sont présentées figure 4.7. De la levée au stade 15 feuilles, la nutrition azotée est dans l'ensemble "optimale" et les C_b sont proches des

Tableau 4.3 : Valeurs du coefficient de conversion (Cb en g MS /MJ, ± écart-type) du rayonnement solaire utile à la photosynthèse absorbé par le couvert (PARa en MJ/m²) en biomasse aérienne (MSA en g/m²) en fonction des différents traitements azotés (effets doses N et modalités d'apport) pour différentes périodes du cycle cultural.

Les valeurs relatives (Cb/Cbmax) sont calculées en prenant comme Cbmax, le traitement N non limitant 230-240 N, avec la modalité d'apport classique.

Période Trait. N	Levée - Ensilage		Levée - Floraison		Floraison - Ensilage		Levée - Stade 15 feuilles		Stade 15 feuilles - Floraison	
	Cb g MS/MJ	Cb/ Cbmax	Cb g MS/MJ	Cb/ Cbmax	Cb g MS/MJ	Cb/ Cbmax	Cb g MS/MJ	Cb/ Cbmax	Cb g MS/MJ	Cb/ Cbmax
1990										
240N	3,35 ± 0,12	-	3,85 ± 0,32	-	3,08 ± 0,17	-	1,82 ± 0,05	-	4,46 ± 0,37	-
120N	3,16 ± 0,13	0,94	3,65 ± 0,31	0,95	2,97 ± 0,28	0,96	1,77 ± 0,09	0,97	4,16 ± 0,44	0,93
50N	2,88 ± 0,13	0,86	3,48 ± 0,28	0,90	2,66 ± 0,32	0,86	1,87 ± 0,11	1,03	3,91 ± 0,43	0,88
120CAR	-		3,48		2,94 ± 0,30	0,96	-		-	
240CAR	-		3,48		2,98 ± 0,32	0,97	-		-	
1991										
240N	3,65 ± 0,09	-	4,01 ± 0,29	-	3,29 ± 0,18	-	2,10 ± 0,12	-	4,52 ± 0,34	-
100N	3,12 ± 0,07	0,86	3,42 ± 0,22	0,85	2,73 ± 0,14	0,83	2,04 ± 0,14	0,97	3,72 ± 0,32	0,82
30N	2,41 ± 0,08	0,66	2,65 ± 0,15	0,66	1,94 ± 0,14	0,59	1,73 ± 0,07	0,82	2,90 ± 0,18	0,64
240AT4	3,65 ± 0,09	1,00	3,72 ± 0,28	0,93	3,39 ± 0,15	1,03	1,85 ± 0,10	0,88	4,28 ± 0,27	0,95
240CAR1	-		2,65		3,52 ± 0,18	1,07	-		-	
240CAR2	-		2,65		2,96 ± 0,15	0,90	-		-	
1992										
230N	3,64 ± 0,11	-	3,97 ± 0,15	-	2,98 ± 0,20	-	2,06 ± 0,19	-	4,41 ± 0,11	-
130N	3,24 ± 0,12	0,89	3,69 ± 0,12	0,93	2,50 ± 0,21	0,84	2,06 ± 0,19	1,00	4,02 ± 0,09	0,91
80N	2,76 ± 0,14	0,76	3,52 ± 0,10	0,89	1,88 ± 0,19	0,63	2,01 ± 0,19	0,98	3,74 ± 0,11	0,85
30N	1,99 ± 0,13	0,55	2,73 ± 0,05	0,69	1,17 ± 0,17	0,39	1,96 ± 0,13	0,95	2,77 ± 0,11	0,63
1993										
230N	3,38 ± 0,03	-	3,26 ± 0,03	-	3,33 ± 0,07	-	2,10 ± 0,20	-	3,33 ± 0,03	-
130N	2,83 ± 0,09	0,84	3,14 ± 0,04	0,96	2,53 ± 0,18	0,76	2,12 ± 0,20	1,01	3,23 ± 0,02	0,97
30N	1,50 ± 0,11	0,44	2,27 ± 0,09	0,70	0,99 ± 0,05	0,30	2,07 ± 0,18	0,99	2,04 ± 0,11	0,61
230CAR	-		2,27		2,14 ± 0,04	0,71	-		-	

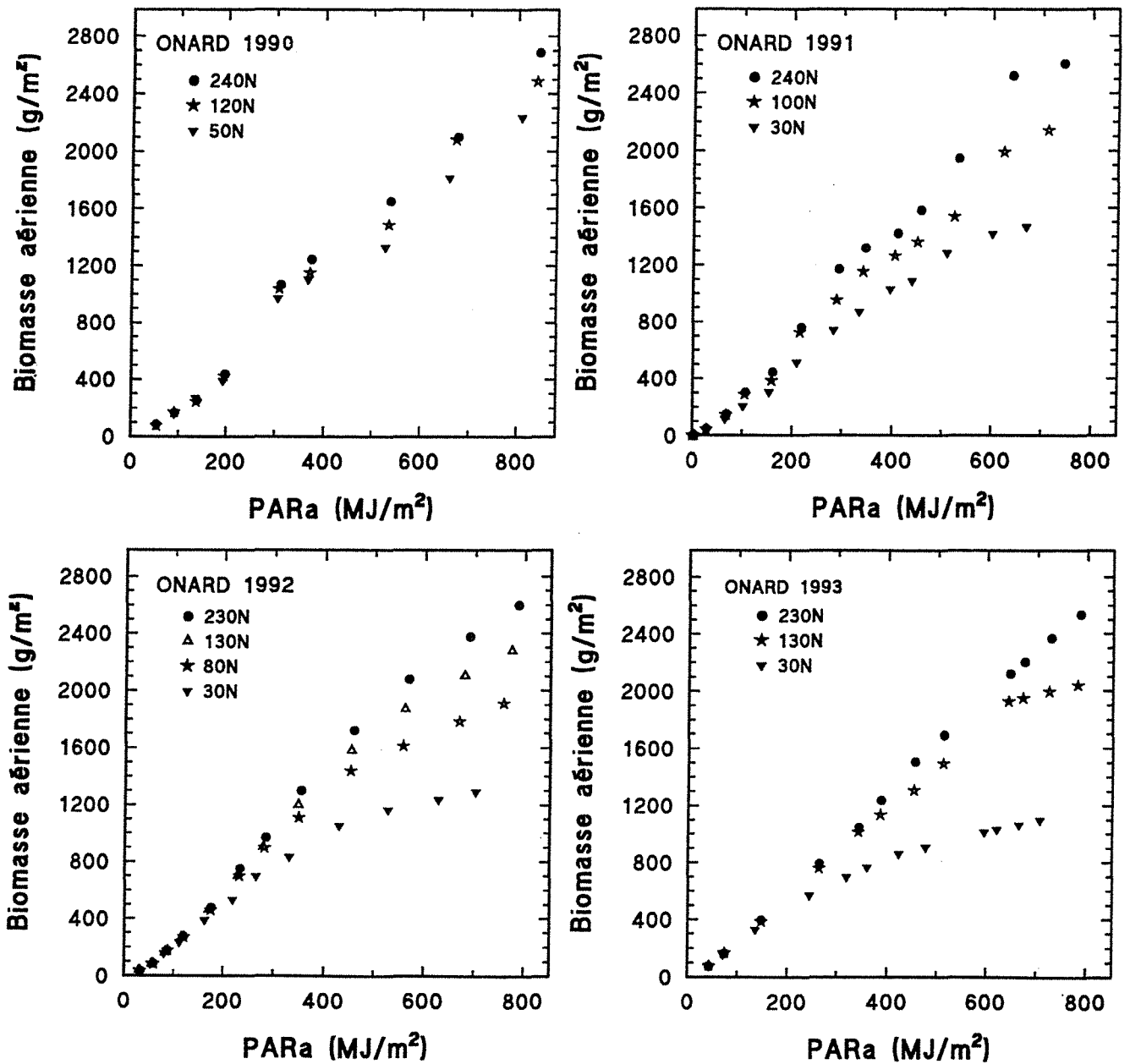


Figure 4.6 : Effets des traitements azotés sur l'accumulation de la biomasse aérienne (g MSA/m²) en fonction du PARa cumulé du semis au stade ensilage 35 % MS plante entière - Onard 1990 à 1993

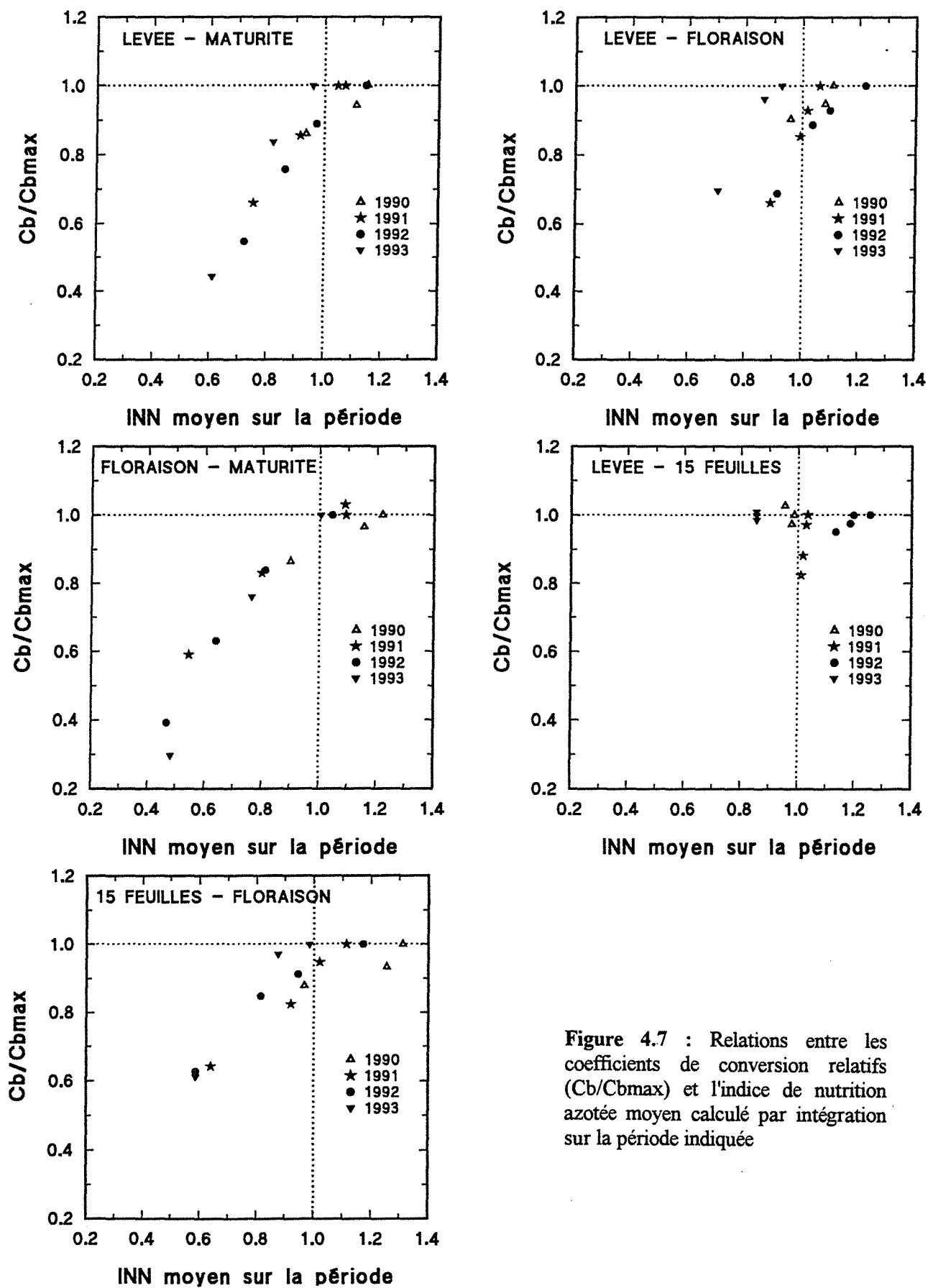


Figure 4.7 : Relations entre les coefficients de conversion relatifs (C_b/C_{bmax}) et l'indice de nutrition azotée moyen calculé par intégration sur la période indiquée

valeurs potentielles. Les déficits de nutrition s'installent sur certains traitements entre le stade 15 feuilles et la floraison femelle (déficit moyen de teneur en N pouvant atteindre 40 %) entraînant une diminution de même intensité du rapport Cb/Cbmax.

Pendant la phase de remplissage des grains, le nombre d'observations et l'intensité des déficits en azote augmentent. La diminution des Cb/Cbmax est pratiquement proportionnelle à celle des INN quand ils sont < 1.

Du fait de l'absence de déficit azoté en début du cycle, en prenant en compte les périodes levée-floraison et levée-maturité, les valeurs des INN moyens sont plus élevées. Toutefois, la forme des nuages de points est identique.

Les relations entre INN et Cb/Cbmax pourraient être décrites par un modèle de type quadratique plus plateau ou 2 droites : quand $INN \geq 1$, $Cb/Cbmax \cong 1$; quand $INN < 1$, la diminution de Cb/Cbmax pourrait être ajustée avec une droite ou une fonction quadratique. La détermination du seuil entre les 2 fonctions pose cependant un problème au niveau statistique (Wallach, comm. pers.). Nous utiliserons donc une fonction monotone de type exponentielle asymptotique pour décrire les nuages de points.

La figure 4.8 présente la relation décrivant l'évolution de Cb/Cbmax en fonction de INN pour deux périodes du cycle : stade 15 feuilles-floraison et floraison-ensilage. Une seule équation est utilisable pour les 2 périodes :

$$Cb/Cbmax = 1,05 (1 - 3,57 e^{-3,60 INN}) \quad (4.4)$$

avec $A = 1,047 \pm 0,035$; $b = 3,57 \pm 1,00$; $k = -3,595 \pm 0,567$; $R^2 = 0,943$; $n = 28$.

Cette relation sous-estime légèrement Cb quand $INN > 1$, mais montre bien que lorsque $INN < 1$ la baisse du rapport Cb/Cbmax est d'abord lente, puis s'accélère progressivement.

b) Effets des modalités d'apport

Après une carence azotée plus ou moins intense, l'apport d'azote tardif a un effet marqué sur Cb (tableau 4.3). En 1990, lors de l'apport d'engrais à la floraison, les INN sont de 0,83 et 0,92 sur 120CAR et 240CAR. L'apport de N permet d'obtenir des INN moyens au cours de la phase de remplissage des grains de 1,01 et 1,06 et des Cb/Cbmax de 0,96 à 0,97 pour cette même période. Le traitement correctif permet une augmentation de Cb d'environ 10 % par rapport au traitement n'ayant pas reçu de l'engrais (50N). L'effet dose N lors de cet apport correctif (70 ou 190 kg N/ha apportés à la floraison pour 120CAR et 240CAR) est réduit à cause du faible stress azoté présent au moment des apports correctifs.

En 1991, les apports de N à la floraison (240CAR1) ou 14 jours après la floraison (240CAR2) interviennent alors que la carence apparaît comme forte ($INN = 0,57$ ou $0,54$). Ces apports permettent une correction partielle des INN moyens calculés pour la période de remplissage des grains. Les INN moyens remontent à 0,86 et 0,75 sur ces traitements alors que INN moyen du traitement 30N reste égal à 0,55. Les rapports Cb/Cbmax sont de 1,07 et 0,90 pour 240CAR1 et 240CAR2 respectivement sur cette même période. En l'absence d'apport correctif, il atteint des valeurs de 0,59 pendant la période floraison-maturité.

En 1993, l'apport correctif sur des plantes très carencées ($INN = 0,53$ à la floraison) ne permet pas d'atteindre un statut azoté correct. L'INN moyen pour la période floraison-maturité est de 0,71, contre

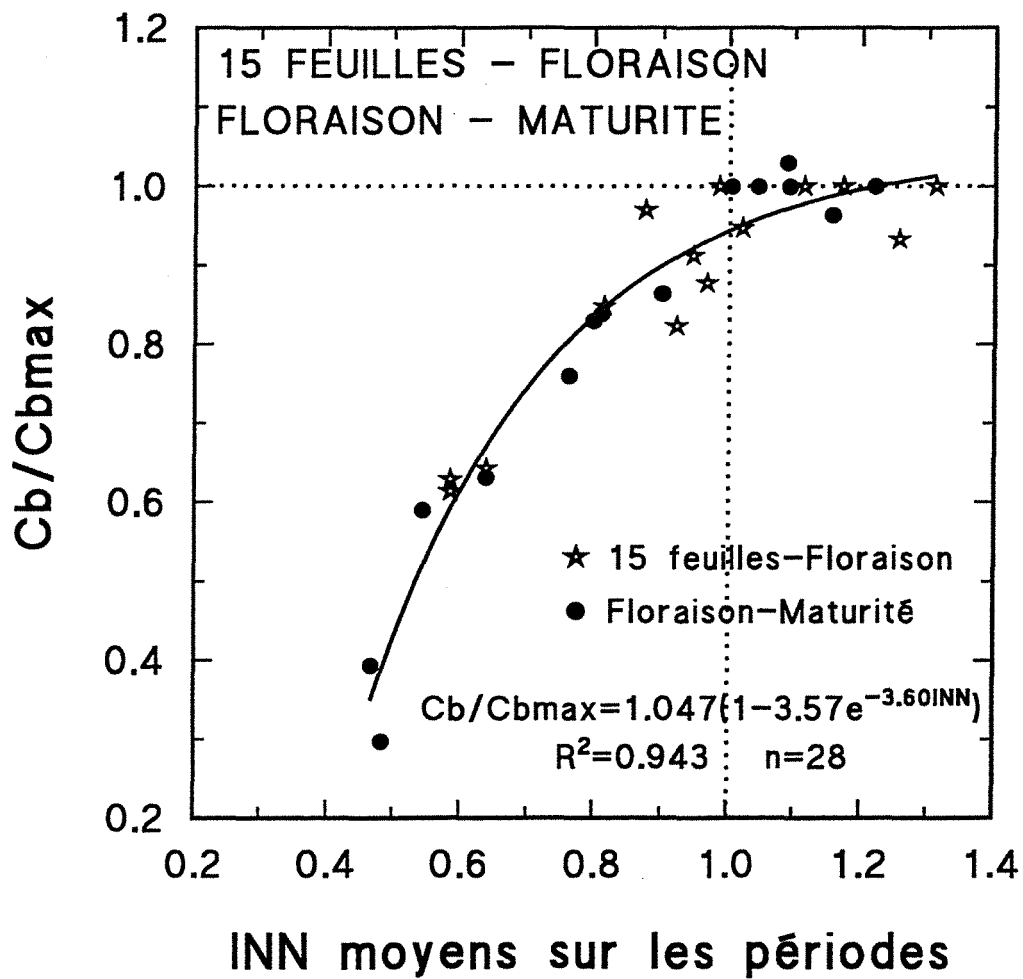


Figure 4.8 : Relations entre les coefficients de conversion relatifs (Cb/Cbmax) et l'indice de nutrition azotée moyen calculé par intégration sur 2 périodes du cycle : stade 15 feuilles à floraison - stade floraison à maturité.

0,48 en l'absence d'apport correctif. Le C_b/C_{bmax} est de 0,64 sur cette période, alors qu'il est de 0,30 sur le traitement 30N.

Ces observations montrent clairement la forte aptitude du maïs à "récupérer" un potentiel élevé de production de matière sèche suite à un apport tardif d'azote ayant pour but de corriger une carence. La récupération, en terme de coefficient de conversion, est pratiquement totale lorsque l'apport correctif intervient sur un déficit modéré à fort. Il faut toutefois que la correction intervienne avant la fin de la période de latence des grains et qu'elle permette d'obtenir un INN moyen au cours de la période de remplissage des grains supérieur à 0,80.

Cette très forte aptitude à retrouver un coefficient de conversion maximal, suite à une carence en N, est à rapprocher des observations faites par Girardin et al (1985a,b). En conditions contrôlées, ces auteurs montrent qu'un retour à des conditions non limitantes en N ne restaure pas complètement la concentration en chlorophylle. En revanche, ils observent une activité photosynthétique supérieure à celle mesurée sur des plantes non stressées et une très forte augmentation de l'efficacité du système chlorophyllien.

Synthèse : Absorption du rayonnement solaire et conversion en biomasse

L'absorption du rayonnement solaire utile à la photosynthèse est faiblement influencée par les niveaux de nutrition azotée. Une réduction maximum de 10 % des PAR_a/PAR_{amax} cumulés sur le cycle est observée pour des INN moyens de 0,70 déterminés par intégration sur la même période. Dans nos conditions expérimentales, des indices foliaires supérieurs à 3,0 à la floraison sur les traitements carencés explique ce résultat.

Des modifications des propriétés d'absorption du couvert tel que l'albédo sous l'effet de la contrainte azotée ne sont pas intégrées au modèle d'estimation de l'absorption du rayonnement. Ceci conduit sans doute à une légère sous-estimation des effets de la carence azotée sur l'absorption du PAR.

Les effets de la contrainte azotée sur les coefficients de conversion du rayonnement solaire utile à la photosynthèse (C_b) deviennent très importants dès le stade 15 feuilles. Sur certaines périodes du cycle, des INN de 0,50 provoquent des réductions des C_b d'environ 60 %. L'évolution des C_b/C_{bmax} en fonction des INN moyens calculés sur les périodes stade 15 feuilles-floraison et floraison-ensilage est décrite par la relation :

$$C_b/C_{bmax} = 1,05 (1 - 3,57 e^{-3,60 INN})$$

Cette très forte sensibilité de la conversion du rayonnement en biomasse est due au rôle prépondérant de l'azote sur l'ensemble des activités liées à la photosynthèse.

Des apports d'azote réalisés à la floraison pour corriger une carence permettent d'augmenter d'un facteur 2 les C_b par rapport au traitement non corrigé. Cette forte aptitude à "récupérer" un potentiel élevé de transformation du PAR_a en biomasse est attribuée à une augmentation de l'efficacité du système chlorophyllien observée par certains auteurs après des apports correctifs.

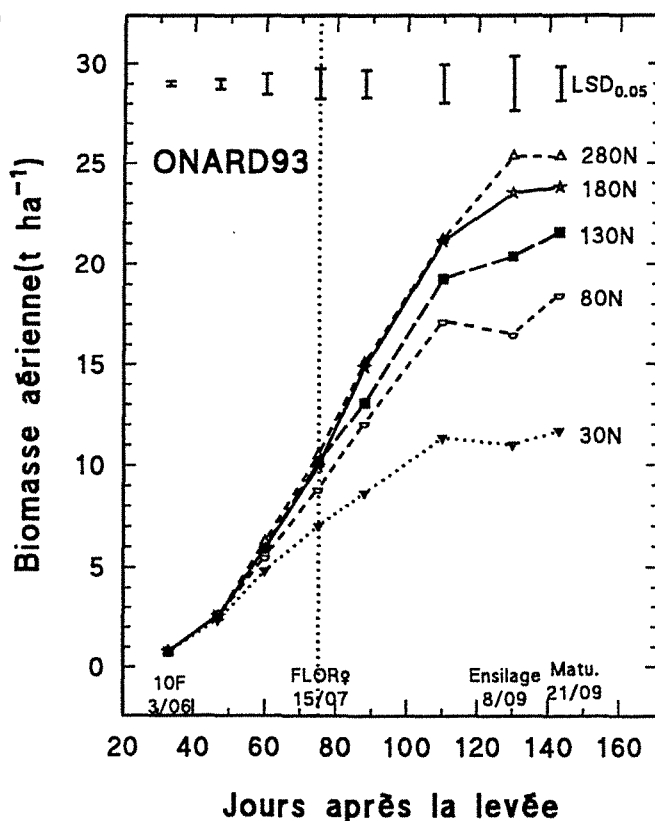
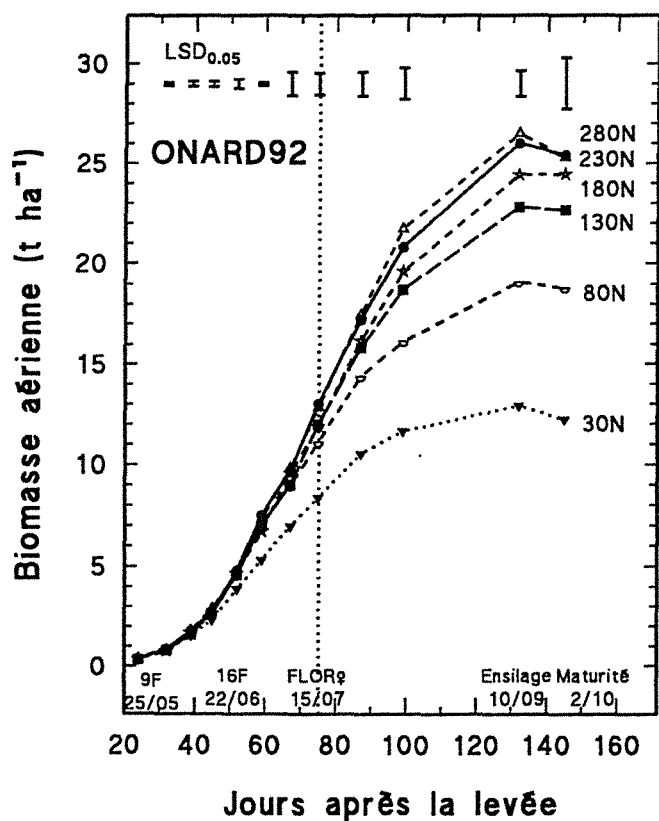
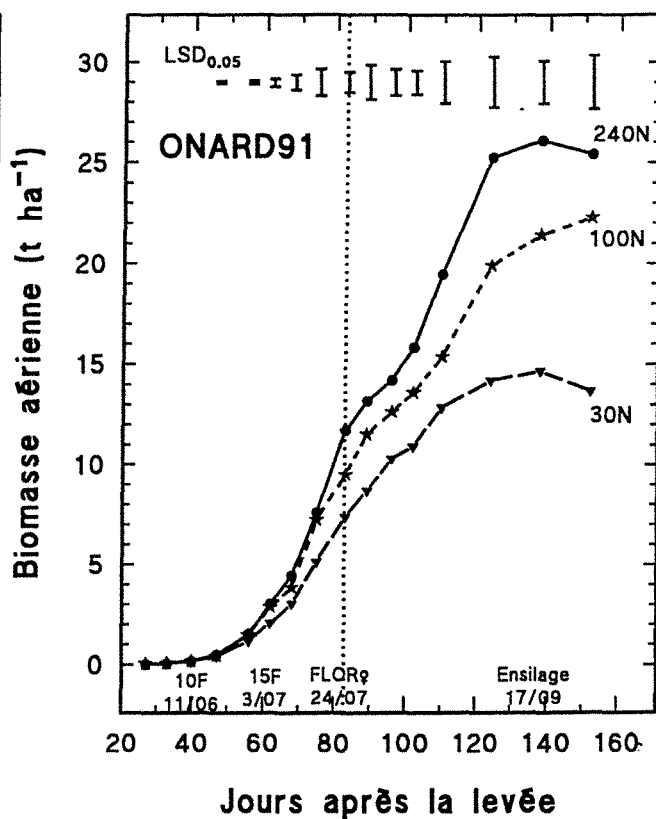
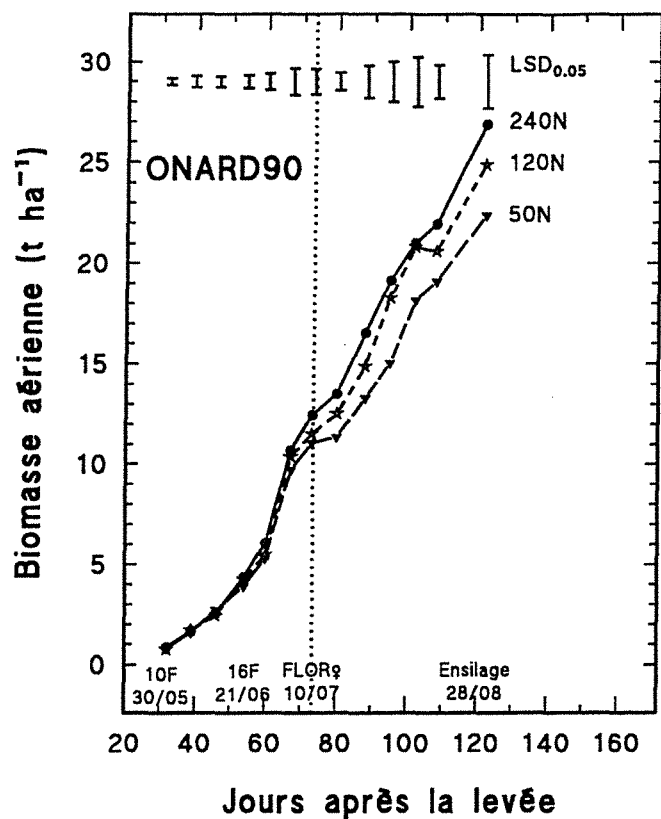


Figure 4.9 : Cinétiques d'accumulation de matière sèche par les parties aériennes (MSA) en fonction des traitements azotés à Onard de 1990 à 1993.

4.3 CINÉTIQUES DE PRODUCTION DE BIOMASSE

4.3.1 PRODUCTION DE BIOMASSE AÉRIENNE ET QUANTITÉ DE MATIÈRE SÈCHE ÉPI

a) Effets des doses N

Les cinétiques d'accumulation de matière sèche par les parties aériennes (MSA) en fonction des traitements azotés sont présentées **figure 4.9** pour les 4 années. L'effet dose N a permis de créer des gradients importants de production de matière sèche, à l'exception de l'année 1990. Les différences entre les traitements 180 N, 230N et 280N en 1992 et 1993 sont très réduites, le traitement 180 kg N/ha se différenciant des 2 autres seulement vers la fin du cycle. En terme d'accumulation de biomasse aérienne, la dose optimale d'azote se situe donc vers 180-230 kg N/ha sur ce site expérimental.

Les relations entre MSA/MSAmax et INN ont été analysées à différents stades culturaux. Cette étude montre, aux erreurs expérimentales près, que la production de biomasse aérienne est limitée à tous les stades lorsque $INN < 1$. La teneur en azote utilisée comme référence dans le rapport Nobs/Ncrit correspond bien à une teneur critique pour la production de biomasse. Toutefois, la diminution du rapport MSA/MSAmax semble moins rapide lors des premiers stades analysés. Ceci pourrait indiquer que l'impact sur la croissance d'un INN donné n'est pas tout à fait identique au cours du cycle de la plante. Cependant, l'absence de traitement N très limitant dès les premiers stades ne permet pas de valider complètement cette observation.

A partir du stade 17-18 feuilles, l'allure générale des courbes étant identique, nous avons regroupé les valeurs observées aux stades 17-18 feuilles, floraison, floraison +20 j. et ensilage (**figure 4.10**). Une relation décrit l'évolution de MSA/MSAmax en fonction de INN :

$$MSA/MSA_{max} = 1,04 (1 - 2,05 e^{-3,30 INN}) \quad (4.5)$$

avec $A = 1,037 \pm 0,024$; $b = 2,045 \pm 0,478$; $k = -3,297 \pm 0,503$; $R^2 = 0,887$; $n = 65$.

La fonction mathématique utilisée, ainsi que le regroupement de toutes les dates pour effectuer l'ajustement ont tendance à sous-estimer la valeur relative de MSA (0,96) pour $INN = 1,0$.

Les effets de la contrainte azotée sur la croissance des épis sont présentés **figure 4.11**. Une seule relation permet d'expliquer l'évolution du rapport MSEPI/MSEPI_{max} en fonction des INN à deux stades du remplissage des grains : Floraison + 20 jours et floraison + 55 jours.

$$MSEPI/MSEPI_{max} = 1,13 (1 - 2,60 e^{-3,00 INN}) \quad (4.6)$$

avec $A = 1,132 \pm 0,066$; $b = 2,59 \pm 0,75$; $k = -2,989 \pm 0,639$; $R^2 = 0,919$; $n = 33$.

Le remplissage de l'épi semble réagir de la même manière à INN que la biomasse aérienne.

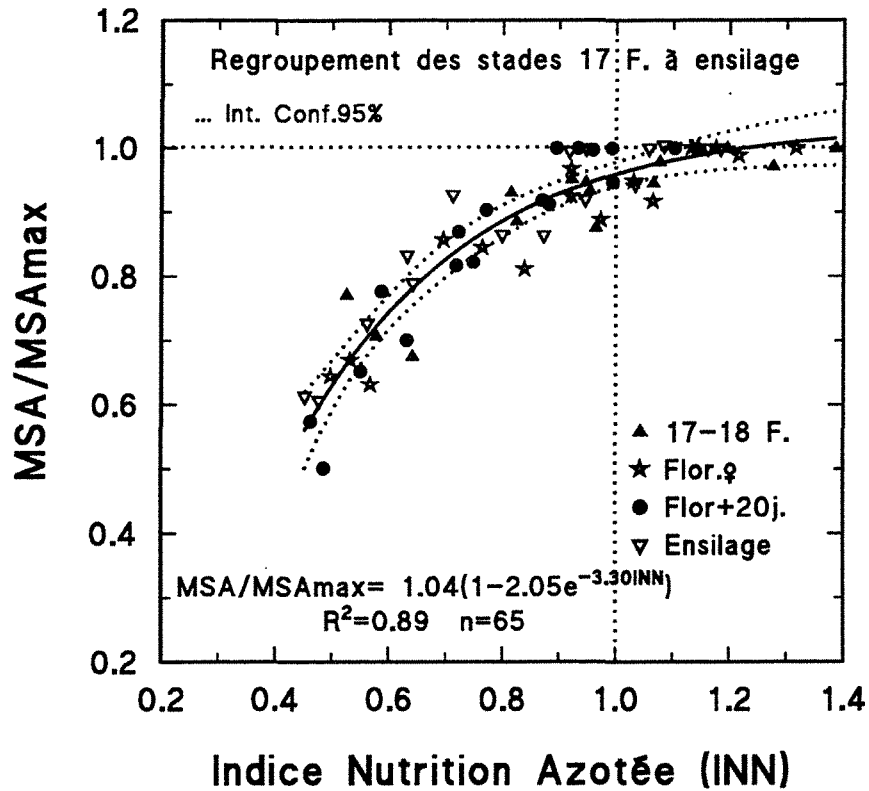


Figure 4.10 : Relation entre la biomasse aérienne relative (MSA/MSAmax) et l'indice de nutrition azotée. Regroupement des données obtenues du stade 17 feuilles au stade ensilage.

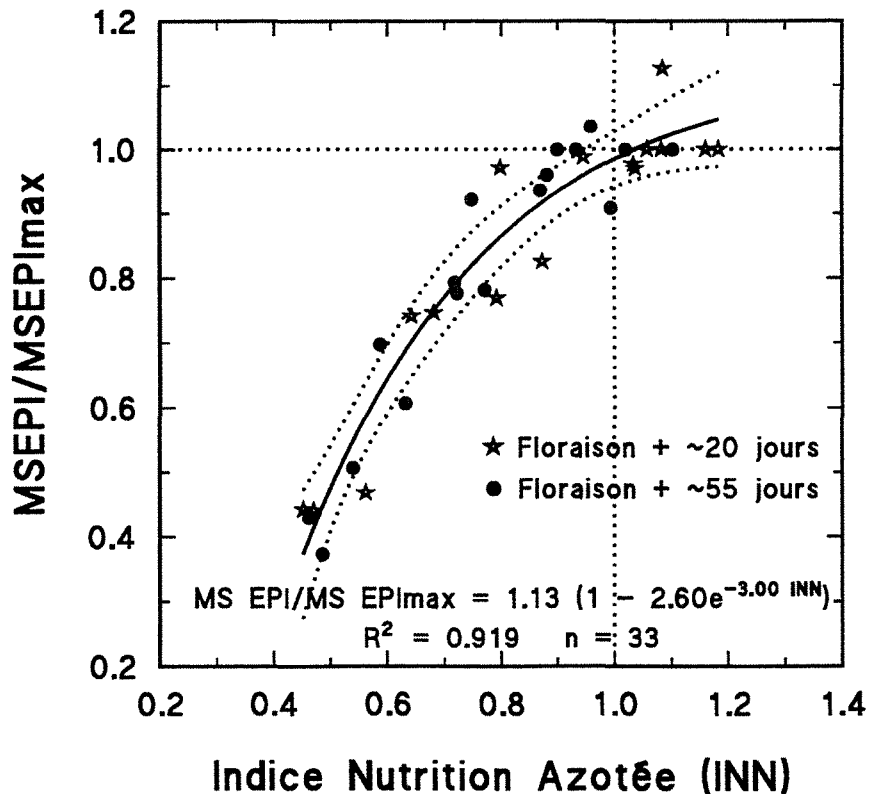


Figure 4.11 : Relation entre la quantité de matière sèche épi relative (MSépi/MSépimax) et l'indice de nutrition azotée. Regroupement des données obtenues au stade floraison +20 jours et au stade floraison + 55 jours..

b) Effets des modalités d'apport

Les effets des modalités d'apport de l'azote sur la production de biomasse aérienne et d'épi aux stades floraison et ensilage sont présentés **tableau 4.4**

- *Fractionnement des apports*

Le fractionnement des apports provoque une diminution significative de la production au stade floraison sur les traitements 240AT4 (1991) et 230AT2 (1992) par rapport aux traitements équivalents non fractionnés. A ce stade, l'apport réel de N est inférieur de 74 et 50 kg N/ha respectivement par rapport aux traitements non fractionnés ce qui s'est traduit par des INN temporairement inférieurs à 1. Au stade ensilage, le fractionnement donne des productions de biomasse aérienne et d'épi statistiquement non différentes de celles observées sur les traitements à doses N équivalentes.

- *Apports après une carence*

A la floraison, les niveaux de carence observés sur les traitements n'ayant reçu que 30 à 50 kg N/ha au semis sont très différents selon les années : les rapports MSA/MSA_{max} à la floraison sont de 0,84-0,89 en 1990 (INN de 0,90 en moyenne), 0,63 en 1991 (INN = 0,57) et 0,67 en 1993 (INN = 0,53). L'apport d'azote à la floraison, en quantités non limitantes, permet un gain de production de biomasse au stade ensilage par rapport au témoin de 1,05 et 1,73 t MSA/ha en 1990 (+ 4,7 % pour 120CAR et + 7,7 % pour 240CAR), 7,34 et 5,36 t/ha en 1991 (+50 % pour 240CAR1 et +37 % pour 240CAR2) et 5,08 t MSA/ha en 1993 (+ 46 %).

L'effet sur la production épi est plus élevé : +7,6 % et +11,8 % sur 120CAR et 240CAR en 1990, +83 % et +65 % en 1991 (240CAR1 et 240CAR2 respectivement) et +76 % en 1993. Cependant, les niveaux de production épi sont inférieurs à ceux obtenus avec la même dose totale de N apportée au stade 8-10 feuilles : -7,5 % et -12,6 % pour 120CAR et 240CAR en 1990, -7,1% et -16,7 % en 1991 et -34 % en 1993. Les INN mesurés au stade ensilage 0,97 et 1,07 en 1990, 0,91 et 0,88 en 1991 et 0,75 en 1993 indiquent que l'apport correctif d'azote n'a pas permis un retour à une alimentation azotée optimale à l'exception de 1990.

Les gains de production en MSA et MSépi dépendent du déficit de nutrition des plantes au moment de l'apport correctif si on ne considère que les apports réalisés au stade floraison. Malgré le faible nombre de données, des relations linéaires permettent de déterminer les gains de production (en % du témoin ne recevant pas l'apport correctif) en fonction du déficit de nutrition (1 - INN) à la floraison :

$$\text{gains MSA (en \%)} = 104 (1 - \text{INN}) \quad \text{avec } 104 \pm 7,7 \text{ et } R^2 = 0,98 \quad (4.7)$$

$$\text{gains MSépi (en \%)} = 172 (1 - \text{INN}) \quad \text{avec } 172 \pm 13 \text{ et } R^2 = 0,97 \quad (4.8)$$

L'apport correctif d'azote permet une augmentation de la production de MSA proportionnelle au déficit de nutrition. Le gain de production de MSépi est par contre multiplié par 1,7. Les dates d'apport tardives ne permettent pas une augmentation significative des parties végétatives. La récupération se fait essentiellement au niveau de l'épi. On observe une très forte augmentation du rapport épi / parties végétatives, donc de l'indice de récolte. Ces relations ne sont peut-être pas extrapolables à des déficits de nutrition beaucoup plus importants car ceux-ci pourraient conduire à la disparition des plantes.

Les apports correctifs intervenant sur des plantes très carencées permettent les "récupérations" de production les plus élevées par rapport au témoin non corrigé. Mais ce sont aussi sur ces traitements que la "récupération" est la moins complète par rapport au traitement ayant reçu la même dose d'azote en début du cycle.

Tableau 4.4 : Effets des modalités d'apport sur la production de matière sèche aérienne aux stades floraison femelle et ensilage 35% MS. Comparaison avec la modalité d'apport "classique".

LSD_{0,05} : Plus petite différence significative au seuil de 5 % (calculs réalisés lorsque l'analyse de variance indique un F traitement significatif).

Stades	Stade Floraison Femelle			Stade Ensilage 35 % MS					
	Traitement	Quantité N apportée avant la floraison (kg N/ha)	Biomasse aérienne (t/ha)	MSA/MSA max	Quantité N apportée après la floraison (kg N/ha)	Biomasse aérienne (t/ha)	MSA/MSA max	Biomasse EPI (t/ha)	MSEPI/MSEPI max
1990									
50N	50	11,04	0,89		22,36	0,83	12,15	0,78	
120N	50 + 70 stade 10F	11,50	0,92		24,84	0,93	14,13	0,91	
120CAR	50	10,38	0,84	+ 70 Flor	23,41	0,87	13,07	0,84	
240N	50 + 190 stade 10F	12,45	1,00		26,85	1,00	15,54	1,00	
240CAR	50	10,72	0,86	+ 190 Flor	24,09	0,90	13,58	0,87	
	LSD_{0,05}	1,26			2,70		1,76		
1991									
30N	30	7,40	0,63		14,66	0,56	6,87	0,51	
100N	30 + 70 stade 10F	9,51	0,81		21,41	0,82	10,53	0,78	
240N	30 + 210 stade 10F	11,72	1,00		26,08	1,00	13,56	1,00	
240AT4	30 + 126 (3 * 42)	10,65	0,91	+ 84 (2 * 42)	25,60	0,98	13,58	1,00	
240CAR1	30	7,40	0,63	+ 210 Flor	22,00	0,84	12,60	0,93	
240CAR2	30	7,40	0,63	+ 210 Flor 14j.	20,02	0,77	11,30	0,83	
	LSD_{0,05}	1,02			2,12		1,33		
1992									
30N	30	8,35	0,64		12,90	0,50	6,09	0,43	
130N	30 + 100 stade 9F	11,98	0,92		22,79	0,88	13,04	0,92	
180N	30 + 150 stade 9F	11,87	0,92		24,40	0,94	13,58	0,96	
180AT2	30 + 100 + 25 (16F)	11,38	0,88	+ 25 Flor	23,75	0,91	12,97	0,92	
230N	30 + 200 stade 10F	13,00	1,00		26,00	1,00	14,20	1,00	
230AT2	30 + 100 + 50 (16F)	11,76	0,91	+ 50 Flor	25,73	0,99	14,04	0,99	
	LSD_{0,05}	1,08			1,28		0,83		
1993									
30	30	7,00	0,67		10,99	0,43	4,98	0,37	
130N	30 + 100 stade 8F	10,13	0,97		20,39	0,80	10,59	0,79	
180N	30 + 150 stade 8F	9,93	0,95		23,51	0,93	12,50	0,94	
180AT1	30 + 100 stade 8F	10,13	0,97	+ 50 Flor	22,71	0,90	12,09	0,91	
230N #	30 + 200 stade 8F	10,47	1,00		25,35	1,00	13,36	1,00	
230AT1	30 + 150 stade 8F	9,93	0,95	+ 50 Flor	24,36	0,96	12,96	0,97	
230CAR	30	7,00	0,67	+ 200 Flor	16,07	0,63	8,78	0,66	
	LSD_{0,05}	1,50			2,70		1,54		

: Suite aux erreurs sur le traitement 230N, les valeurs proviennent du traitement 280N en faisant l'hypothèse que l'azote était non limitant à partir de 230 kg N/ha.

4.3.2 VITESSES DE CROISSANCE (CGR)

Les vitesses de croissance journalière en matière sèche aérienne et épi selon les différents traitements azotés sont présentées dans le **tableau 4.5** (CGR : Crop Growth Rate). Ces vitesses ont été calculées par ajustement à une droite lors des phases d'accumulation linéaire de matière sèche (périodes : stade 15 feuilles-floraison et floraison-ensilage). La nutrition azotée influence très fortement les vitesses de croissance puisque dans certains cas on observe des différences d'un facteur ≈ 3 entre N limitant et non limitant.

La **figure 4.12** présente la relation entre CGR/CGR_{max} de la biomasse aérienne et les INN moyens calculés par intégration sur les mêmes périodes du cycle. Ces deux variables sont reliées par la relation :

$$CGR/CGR_{max} = 1,07 (1 - 2,96 e^{-3,26 INN}) \quad (4.9)$$

avec $A = 1,069 \pm 0,046$; $b = 2,961 \pm 0,93$; $k = -3,258 \pm 0,635$; $R^2 = 0,896$; $n = 36$.

Une relation du même type peut être établie entre les vitesses de croissance de l'épi et un INN moyen sur la période de remplissage des grains (**figure 4.13**) :

$$CGR\ EPI/CGR_{max}\ EPI = 1,13 (1 - 2,27 e^{-2,60 INN}) \quad (4.10)$$

avec $A = 1,138 \pm 0,098$; $b = 2,265 \pm 0,776$; $k = -2,594 \pm 0,750$; $R^2 = 0,938$; $n = 18$.

Malgré des coefficients d'ajustement légèrement différents, les 2 courbes reliant INN aux vitesses de croissance de MSA ou de MSépi se superposent pratiquement. La contrainte azotée intervient d'une manière similaire sur les vitesses de croissance de ces différents compartiments de la plante.

4.3.3 BIOMASSE RACINAIRE

Le nombre de mesures de biomasse racinaire n'est pas suffisant pour pouvoir établir des relations générales en fonction des niveaux de nutrition azotée. L'**annexe 2.1** permet cependant de mettre en évidence les modifications importantes de la fertilisation sur la biomasse racinaire.

En 1990, au stade floraison, la production de biomasse racinaire (MSR) est diminuée de 22 % sur le traitement 50N pour un INN compris entre 0,87 à 0,97. Le rapport MSR/MSA est légèrement plus faible sur le traitement 50N ($17,0 \pm 3,4$ %) que sur le traitement 240N ($20,3 \pm 1,9$ %).

En 1991, le traitement 30N provoque une diminution de production de MSR, comparé au traitement 240N, d'environ 20 à 25 % que ce soit au stade 16 feuilles, au stade floraison -7 jours ou maturité. Les INN mesurés à ces mêmes stades sur 30N sont de 0,61, 0,64 et 0,54. Les rapports MSR/MSA sont plus élevés sur le traitement 30N ($37,4 \pm 1,4$ % au stade 16 feuilles, $34,4 \pm 1,8$ % stade floraison -7 jours et $13,6 \pm 1,4$ % à maturité) que sur le traitement 240N ($32,9 \pm 4,5$ %, $25,6 \pm 4,3$ % et $10,1 \pm 0,4$ %). Sur le traitement carencé, on observe donc des rapports MSR/MSA qui sont de 15 % (16 feuilles) à 35 % (floraison et maturité) supérieurs à ceux des traitements 240N.

Une nutrition azotée limitante a donc réduit la quantité de matière sèche racinaire d'environ 20 à 25 %. Mais suivant les années, le rapport MSR/MSA augmente ou diminue lorsqu'on le compare au traitement N non limitant. En faisant abstraction des possibilités d'erreurs expérimentales liées à la difficulté de ce

Tableau 4.5 : Vitesses de croissance journalière de la biomasse aérienne (CGR en kg/ha/j) pour les périodes stade 14-15 feuilles-floraison femelle et floraison-ensilage 35 % MS et vitesses de croissance de la biomasse épi (CGR EPI en kg/ha/j) en fonction des différents traitements azotés (effets doses N et modalités d'apport). Les vitesses de croissances sont déterminées par ajustements linéaires ($R^2 > 0,95$ et dl de 1 à 5). Les valeurs relatives (CGR/CGRmax) sont calculées en prenant comme CGRmax, le traitement N non limitant 230-240 N (280N en 1993), avec la modalité d'apport classique.

Période	Vitesse de croissance biomasse aérienne				Vitesse de croissance épi	
	Stade 15 Feuilles - Floraison		Floraison - ensilage		Floraison - ensilage	
Trait. N	CGR kg/ha/j	CGR/ CGRmax	CGR kg/ha/j	CGR/ CGRmax	CGR EPI kg/ha/j	CGR EPI/ CGR EPImax
1990						
240N	348 ± 46	-	299 ± 12	-	346 ± 6	-
120N	361 ± 51	0,93	285 ± 21	0,95	318 ± 19	0,92
50N	334 ± 50	0,86	250 ± 17	0,84	278 ± 15	0,80
240CAR	-		287 ± 19	0,96	304 ± 7	0,88
120CAR	-		283 ± 16	0,95	301 ± 12	0,87
1991						
240N	377 ± 38	-	330 ± 31	-	324 ± 41	-
100N	308 ± 29	0,82	240 ± 17	0,73	247 ± 26	0,76
30N	234 ± 20	0,62	168 ± 13	0,51	156 ± 11	0,48
240AT4	356 ± 33	0,94	328 ± 26	0,99	320 ± 37	0,99
240CAR1	-		285 ± 21	0,86	296 ± 14	0,91
240CAR2	-		223 ± 13	0,68	266 ± 16	0,82
1992						
280N	333 ± 10	0,98	371 ± 9	1,14	241 ± 22	1,02
230N	340 ± 13	-	325 ± 14	-	237 ± 7	-
180N	312 ± 7	0,92	321 ± 20	0,99	229 ± 15	0,97
130N	307 ± 10	0,90	280 ± 23	0,86	218 ± 17	0,92
80N	282 ± 8	0,83	209 ± 37	0,64	158 ± 7	0,67
30N	202 ± 5	0,59	137 ± 25	0,42	103 ± 7	0,44
230AT2	305 ± 9	0,90	353 ± 29	1,09	235 ± 15	0,99
180AT2	290 ± 11	0,85	323 ± 23	0,99	215 ± 17	0,91
1993						
280N	283 ± 1	-	304 ± 20	-	287 ± 28	-
180N	264 ± 3	0,93	316 ± 24	1,04	268 ± 40	0,93
130N	270 ± 8	0,95	363 ± 15	0,87	229 ± 43	0,80
80N	225 ± 2	0,79	238 ± 5	0,78	171 ± 55	0,60
30N	165 ± 12	0,58	124 ± 1	0,41	105 ± 23	0,37
230CAR	-		206 ± 6	0,68	191 ± 38	0,67
230AT1	-		312 ± 26	1,03	294 ± 35	1,02
180AT1	-		274 ± 11	0,90	262 ± 33	0,91

type de mesures et à la taille des échantillons, ces différences de comportement peuvent être dues à l'intensité du stress azoté.

- Pour une déficience modérée et intervenant tardivement ($INN \approx 0,90$ avant floraison), le système racinaire est en fin de croissance active alors que la demande en assimilats et en N est très élevée pour la mise en place des tiges et des épis. La plante privilégie la croissance aérienne au détriment de la croissance racinaire.
- Lors d'une carence beaucoup plus sévère apparaissant plus tôt dans le cycle, $INN \approx 0,60$, on peut supposer que la plante attribue prioritairement les assimilats et l'azote au système racinaire qui est dans sa phase de croissance active. Le rapport MSR/MSA reste élevé. Par la suite, la plante doit gérer la pénurie d'azote alors que de nouveaux puits sont en développement (épis). La plante alloue en priorité les assimilats et l'azote aux organes en croissance. Le système racinaire peut même devenir, sans doute très faiblement, une source d'assimilats et d'azote pour les parties aériennes. Les valeurs de MSR/MSA tendent à devenir similaires avec ou sans apport d'azote.

Mackay et Barber (1986) et Anderson (1987) observent aussi une diminution de la biomasse et de la longueur racinaire en l'absence de fertilisation azotée. Le stress azoté modifie la morphologie du système racinaire, en diminuant le nombre de ramifications (Eghball et al, 1993). L'effet de la nutrition azotée sur le rapport MSR/MSA est assez controversé (Wilson, 1988), du fait sans doute des interactions importantes entre les facteurs intervenant sur la croissance racinaire, la nutrition minérale (Sattelmacher et al, 1993) et les inter-relations entre C et N au sein de la plante qui sont fortement influencées par la disponibilité en rayonnement (Aguirrezabal et al, 1993). Ces paramètres peuvent être à l'origine des différences de comportement entre 1990 et 1991. Les observations de Smolders et Merckx (1992) sur l'épinard (*Spinacia oleracea* L.) réalisées en conditions contrôlées et avec une nutrition sub-optimale en N sont similaires à nos résultats. Dans un premier temps, le rapport MSR/MSA reste d'autant plus élevé que le stress est important, puis il diminue au cours du temps pour atteindre des niveaux comparables à ceux des traitements non limitants en N.

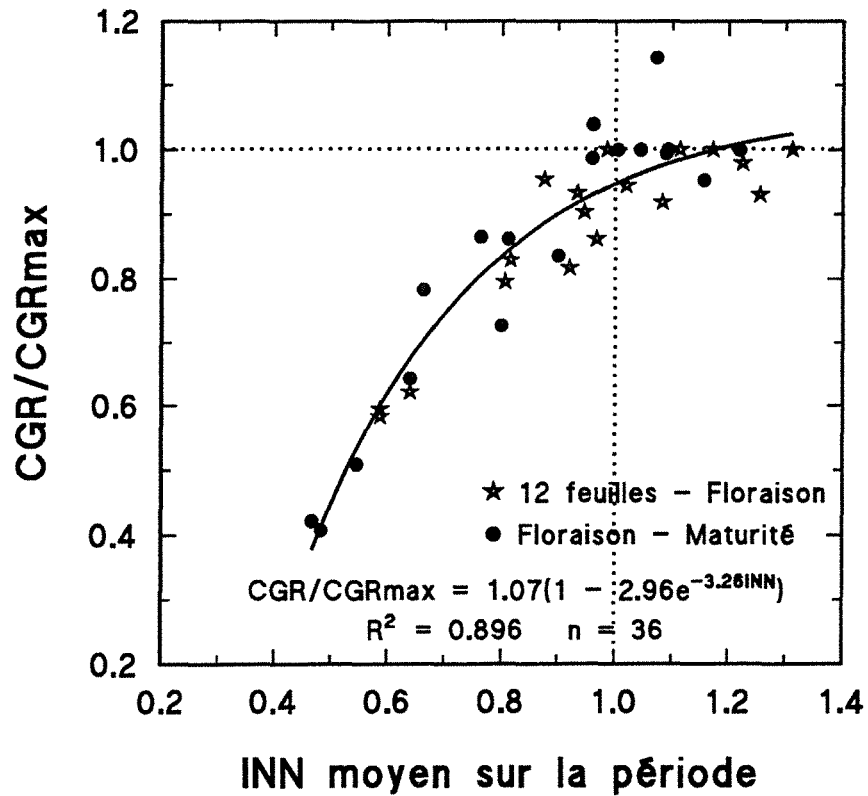


Figure 4.12 : Relation entre la vitesse de croissance journalière des parties aériennes totales (CGR/CGRmax) et l'indice de nutrition azotée moyen calculé par intégration sur les périodes 12 feuilles à floraison et floraison à maturité.

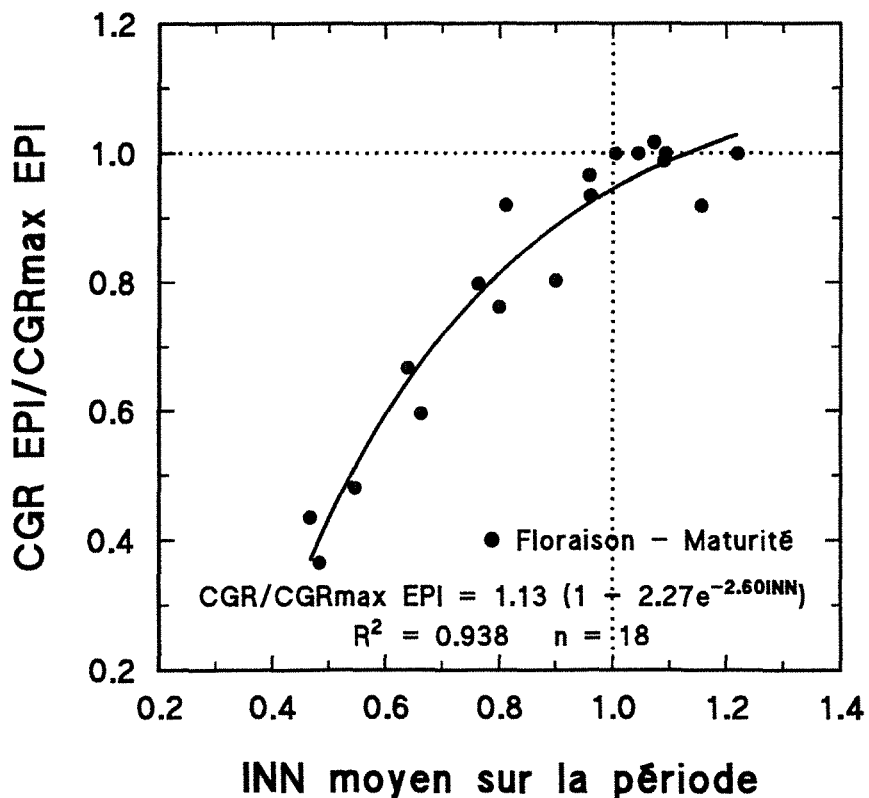


Figure 4.13 : Relation entre la vitesse de croissance journalière de l'épi (CGR épi/CGRmax épi) et l'indice de nutrition azotée moyen calculé par intégration sur la période floraison à maturité.

Synthèse : Cinétiques de production de biomasse

La dose optimale d'azote permettant d'obtenir la production de matière sèche aérienne (MSA) maximale se situe vers 180-230 kg N/ha dans nos conditions expérimentales.

Les relations entre INN et MSA/MSA_{max} à différents stades de la culture confirment qu'un INN = 1 correspond au statut azoté minimal permettant la croissance instantanée maximale. La diminution du rapport MSA/MSA_{max} est reliée à INN par une équation valable pour tous les stades :

$$\text{MSA/MSA}_{\text{max}} = 1,04 (1 - 2,05 e^{-3,30 \text{ INN}})$$

Une relation similaire décrit l'évolution du rapport MSépi/MSépi_{max} en fonction des INN à différents stades de remplissage des épis.

Les vitesses de croissance journalière des parties aériennes ou des épis diminuent très rapidement quand l'intensité de la contrainte azotée augmente. Elles sont les premiers indicateurs de la croissance réagissant au déficit azoté.

Une carence azotée diminue les quantités de biomasse racinaire de 20 à 25 % par rapport au traitement non limitant. Quand INN < 0,60, les rapports MSR/MSA diminuent moins rapidement puisqu'ils sont de 15 à 35 % supérieurs à ceux observés sur le traitement 240N. Pour des déficiences modérées, MSR/MSA n'est pas sensiblement modifié. Ces différences sont attribuées aux relations sources-puits entre le carbone du système aérien et racinaire, suivant les différentes phases du cycle végétal.

Le fractionnement des apports d'azote ne modifie pas significativement les niveaux de production de biomasse aérienne à partir du moment où l'indice de nutrition azotée est voisin de 1,0.

Des apports d'azote réalisés à la floraison pour corriger des carences azotées permettent des augmentations importantes de production par rapport au traitement qui ne bénéficie pas de l'apport correctif. Ces gains de production, exprimés en % du témoin, sont proportionnels au déficit de nutrition (1 - INN) mesuré à la floraison :

$$\begin{aligned} \text{gains de MSA (\%)} &= 104 (1 - \text{INN}) \\ \text{gains de MSépi (\%)} &= 172 (1 - \text{INN}) \end{aligned}$$

L'apport correctif ne permet pas de "récupérer" un niveau de rendement en épi identique à celui du traitement non limitant en N. Les déficits de production en épi se situent entre 7 et 17 %, sauf en 1993 où ils atteignent près de 35 %.

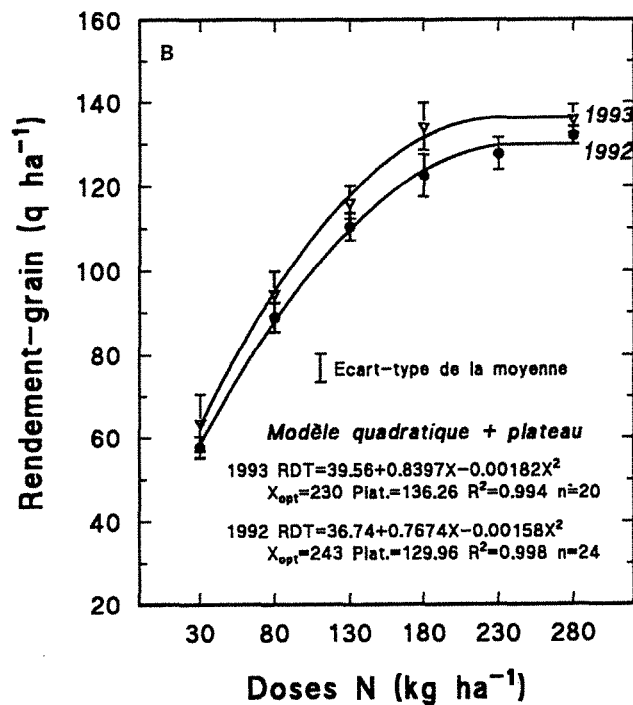
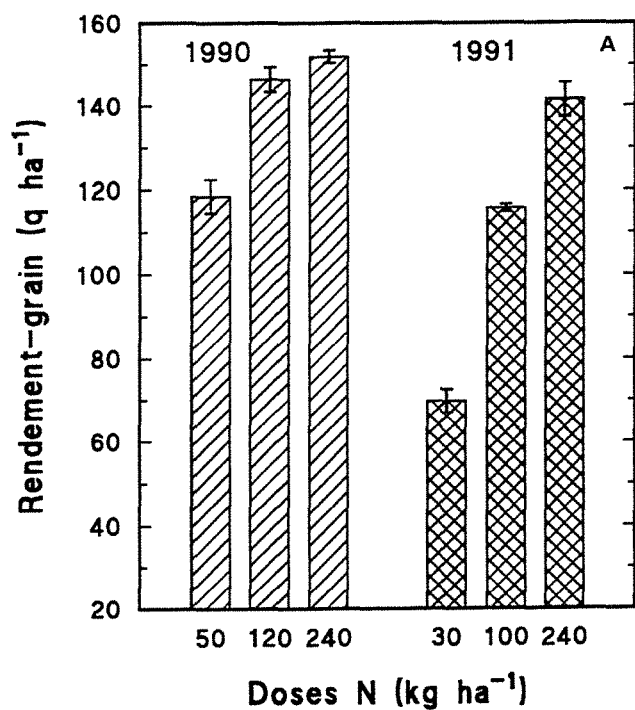


Figure 4.14 : Effets des doses d'azote sur le rendement-grains du maïs.

4.14a : Onard 1990 et 1991 (moyenne ± écart-type de la moyenne)

4.14b : Onard 1992 et 1993. Ajustement avec un modèle quadratique + plateau)

4.4 COMPOSANTES DU RENDEMENT

Le rendement en grains (RDT) du maïs peut être séparé en 2 composantes principales : le nombre de grains/m² (GR/m²) et le poids moyen des grains (PMG).

La composante GR/m² synthétise les mécanismes liés à la mise en place du nombre d'organes reproducteurs qui se réalise par ramifications successives : nombre de plantes, nombre d'épis par plante et nombre de grains par épi. Ce dernier se décompose en nombre de rangs par épi et de grains par rang (Fleury, 1990). La composante GR/m² résulte des activités liées à la morphogénèse qui est fortement influencée par la température, la photopériode, ... La mise en place de ces organes reproducteurs se fait parallèlement à ceux de l'appareil végétatif. L'élaboration des organes végétatifs et reproducteurs va se traduire par une fonction demande du peuplement. Lorsque la fonction offre est inférieure à la demande, des mécanismes de régulation vont intervenir, d'une part sur les processus liés à la croissance végétative, et d'autre part sur la composante en cours d'élaboration (avortement d'ovules par exemple). Chez le maïs, le nombre de GR/m² est déterminé au stade limite d'avortement des grains (SLAG) c'est à dire 250 °C.j (environ 15 à 20 jours) après la floraison.

La composante poids d'un grain résulte de la compétition entre le nombre de grains et l'offre en assimilats. Les mécanismes intervenant sur l'offre en assimilats nécessaires à la satisfaction des besoins de croissance des grains vont être déterminants : rayonnement, eau, azote, température, ...

La décomposition du rendement permet potentiellement une datation des facteurs limitants. Comme le niveau des composantes du rendement dépend en partie de la croissance pendant leur phase de formation, les composantes peuvent donc être utilisées comme des indicateurs de fonctionnement du peuplement (Meynard et David, 1992).

L'effet de la fertilisation azotée sur les composantes du rendement du maïs a déjà été décrit (Plénet et al, 1990b). Nous limiterons notre étude aux relations entre l'indice de nutrition azotée et les composantes. Nous essayerons aussi de dégager des valeurs seuils pouvant être utilisées soit pour des diagnostics, soit comme des objectifs à atteindre dans la conduite des cultures de maïs.

4.4.1 EFFETS DES QUANTITES D'AZOTE SUR LES COMPOSANTES

Les résultats des composantes du rendement et les analyses statistiques correspondantes sont présentés en **annexe 4.1**. Le terme "dose N optimale" correspond à la quantité d'engrais à apporter pour obtenir le revenu maximum. L'optimum économique est peu différent du rendement maximum du fait du ratio entre le prix des engrais et le prix du maïs. La détermination de la dose optimale pose souvent un problème car la variabilité biologique intrinsèque au peuplement végétal ($\approx 3-5$ q/ha, CV = 3 %) rend difficilement détectable par des tests statistiques, les écarts de rendement entre les traitements au voisinage de la dose optimale.

4.4.1.1. rendement-grain

Les effets doses d'azote sur le rendement sont présentés **figures 4.14**. En 1990 et 1991, l'absence de courbe de réponse ne permet pas de déterminer précisément la dose optimale. Des essais doses N implantés à proximité indiquent que les optimums se situent entre 120-180 kg N/ha en 1990 et 180-240 kg N/ha en 1991. L'analyse statistique des résultats et la modélisation de la courbe de réponse par une

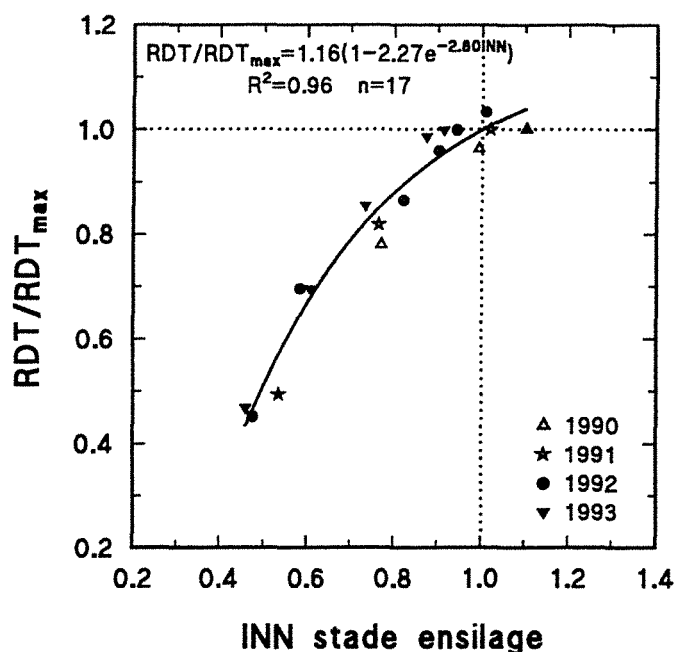


Figure 4.15 : Relation entre l'indice de nutrition azotée (INN) mesuré au stade ensilage et le rendement relatif (RDT/RDT_{max}) => analyse *a posteriori*

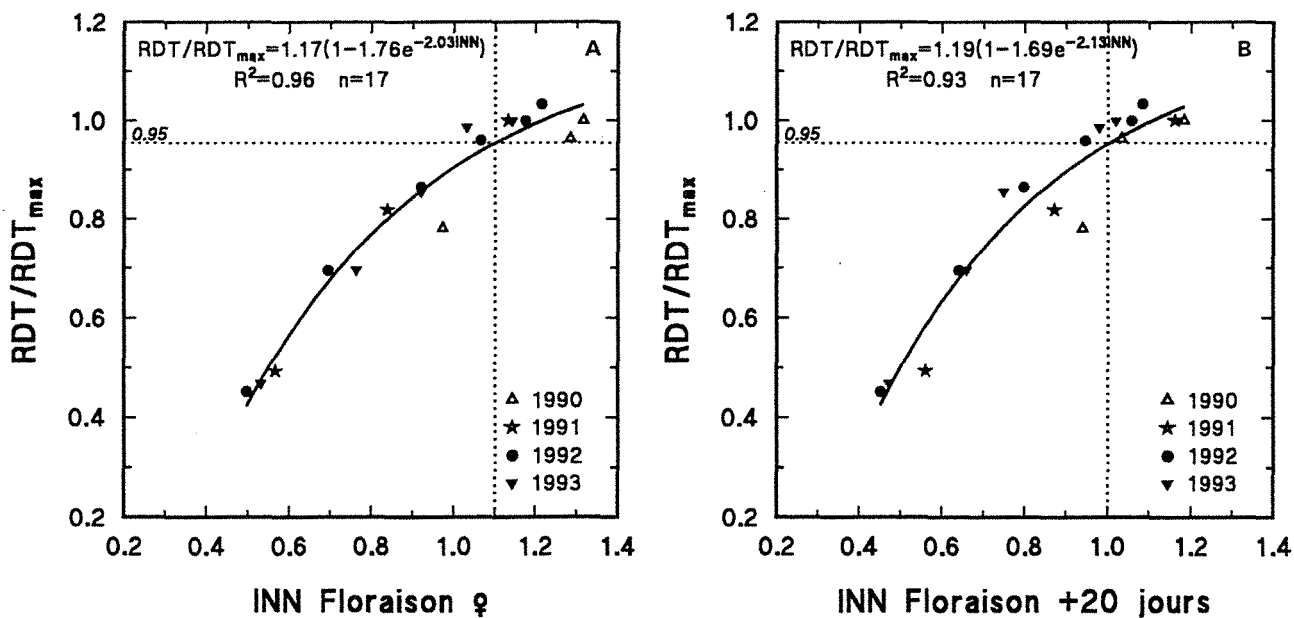


Figure 4.16 : Relations entre le rendement relatif (RDT/RDT_{max}) et l'indice de nutrition azotée (INN) mesuré :
 4.16a : au stade floraison femelle
 4.16b : au stade floraison + 20 jours
 Détermination d'un INN "seuil" pour chaque stade permettant d'obtenir 0,95 RDT_{max}
 => analyse *a priori* (pronostic).

fonction quadratique + plateau (Cerrato et Blackmer, 1990) indiquent que la dose optimale est voisine de 230-240 kg N/ha en 1992 et se situe entre 180 et 230 kg N/ha en 1993. Ces observations confirment que les traitements utilisés comme la référence "N non limitant" sont effectivement les traitements optimaux pour le rendement.

Les niveaux moyens de rendement de ces 4 années (moyenne = $140 \pm 8,7$ q/ha) sont représentatifs des niveaux de rendement obtenus sur ce site sur une dizaine d'années (variété Volga ; essais fertilisation azotée réalisés de 1986 à 1994 ; moyenne = $139,8 \pm 8,1$ q/ha).

La figure 4.15 présente les relations entre l'indice de nutrition et le rendement grain relatif (RDT/RDTmax). Au stade ensilage, cette relation permet d'établir un constat *a posteriori*. A ce stade, INN est le reflet final de l'histoire nutritionnelle du traitement azoté, comme le rendement-grains est la résultante de l'ensemble du fonctionnement de la culture. Cette relation met en évidence la forte sensibilité du rendement à la nutrition azotée.

$$\text{RDT/RDTmax} = 1,16 (1 - 2,27 e^{-2,80 \text{ INN}}) \quad (4.11)$$

avec $A = 1,159 \pm 0,094$; $b = 2,27 \pm 0,77$; $k = -2,80 \pm 0,78$; $R^2 = 0,956$; $n = 17$.

L'indice de nutrition azotée peut être utilisé *a priori* pour établir un pronostic. On détermine la valeur de INN à différentes étapes clefs de l'élaboration du rendement pour que le rendement soit optimal, en retenant un seuil limite de perte de rendement en grains de 0,95. Ce seuil correspond approximativement à la limite de différenciation entre un RDTmax et un RDT statistiquement inférieur. La figure 4.16 présente les relations établies entre RDT/RDTmax et les INN mesurés au stade floraison et au stade floraison +20 jours (SLAG). Au stade floraison, les INN doivent être supérieurs à 1 pour que le rendement ne soit pas limité par l'azote. Une valeur INN = 1,10 peut être sélectionnée (point d'intersection entre 0,95 RDT relatif et la courbe). Au stade Floraison +20 jours, la valeur seuil de INN est égale à 1,0. A ce stade, on constate donc une bonne concordance entre un INN critique pour la croissance instantanée et pour le remplissage des grains. La plante ayant accumulé pratiquement la quantité maximale d'azote, la demande des grains sera essentiellement assurée par la remobilisation de N contenu dans les organes végétatifs.

4.4.1.2. Composantes du rendement

La figure 4.17 montre les courbes de réponse à l'azote des composantes nombre de grains/m² (GR/m²) et poids de 1000 grains (PMG) pour les 4 années. Les valeurs maximales sont obtenues pour les doses d'azote qui s'avèrent optimales pour le rendement en grain. Elles doivent être interprétées par rapport aux valeurs potentielles des composantes du rendement retenues pour la variété Volga (Lorgeou, 1990) :

- densité de culture de 90000 plantes/ha - GR/m² de 5650 - PMG de 300 g - RDT de 170 q/ha
- densité de culture de 75000 plantes/ha - GR/m² de 5000 - PMG de 330 g - RDT de 165 q/ha.

a) Nombre de grains /m²

Le nombre de grains/m² maximal obtenu sur le site Onard est en moyenne de 4700 ± 200 , exception faite de l'année 1992. La valeur de 4700 grains/m² est proche de la valeur potentielle de 5000 grains.

Les valeurs du nombre de rangs/épi sont de 15,4 en 1990, 15,0 en 1991, 14,7 en 1992 et 15,1 en 1993 (écart-types résiduels $\cong 0,30-0,40$). Si on ne tient pas compte de 1992, la valeur moyenne de 15,2 correspond pratiquement au nombre de rangs potentiel de la variété. Les plus faibles valeurs observées en 1992 pourraient s'expliquer par la température de l'air au cours de la période initiation de l'épi-début de la différenciation des ovules (Bertrand et al, 1989). L'analyse des données climatiques montre que sur la période comprise entre 250 et 500 °C.j, l'année 1992 se distingue par une température moyenne inférieure d'au moins 2,5 °C par rapport à celle des autres années sur la première décade de juin (ST6

allant de 430 à 500 °C.j). Nos observations ne sont cependant pas suffisamment nombreuses pour valider complètement cette hypothèse. En 1993, la carence azotée passagère observée avant le stade 10 feuilles semble avoir diminué GR/m² (comparaison entre 230SEM et autres traitements), mais la différence de 0,4 rang n'est pas significative pour $\alpha = 5 \%$.

Nous retiendrons comme nombre de rangs/épi potentiel pour la variété Volga dans la région, des valeurs voisines de 15,2 à 15,5. Les valeurs moyennes du nombre de grains/rang se situent vers 35-36 grains/rang. Ainsi, dans notre situation expérimentale, pour des objectifs de rendement de 140-145 q/ha, le nombre de grains/m² potentiel à rechercher est de 4700-4800 grains/m².

La réduction des doses d'azote provoque une diminution du nombre de grains/m². Cette diminution est surtout liée à la réduction du nombre de grains/rang. Le nombre d'épis par plante et le nombre de rangs/épi ne sont pratiquement pas affectés, sauf dans le cas des traitements 30N (-12 % et -15 % en 1991 et 1993 sur le nombre de rangs/épi). Des comptages du nombre d'ovules réalisés à la floraison en 1991 ne mettent pas en évidence des différences significatives sur le nombre de rangées d'ovules entre 30N (14,7 ± 0,7), 100N (15,1 ± 0,2) et 240N (15,2 ± 0,5). La carence azotée apparaît donc trop tardivement pour modifier le nombre de rangées d'ovules. La régulation va donc essentiellement porter sur la composante nombre de grains/rang. Toutefois, dans le cas de très fortes carences, l'avortement de certains rangs traduit une régulation extrême entre la demande et l'offre en azote, adaptation se réalisant pour l'essentiel dans les 20 jours qui suivent la floraison. Les observations visuelles montrent un avortement préférentiel des rangs de la face inférieure de l'épi (partie de l'épi orientée vers le sol) qui sont les moins bien alimentés (Girardin et Mannino, 1994).

La **figure 4.18** montre les relations entre GR/m² / GR/m²_{max} et l'indice de nutrition azotée. Les stades sélectionnés couvrent la période de mise en place et de régulation de la composante nombre de grains/rang (17-18 feuilles, floraison et SLAG), ainsi qu'au stade ensilage. Au stade 17-18 feuilles et à la floraison, ces relations traduisent l'effet d'une carence sur la composante qui va se déterminer dans les 30 ou 15 jours qui suivent. Pour atteindre les valeurs maximales de GR/m², INN doit être supérieur à 1,0. En retenant un seuil limite de perte de grains/m² de 0,95, on détermine la valeur de INN grâce aux relations présentées dans la figure 4.5. Ainsi au stade 17-18 feuilles (floraison -220°C.j : début allongement des soies), INN doit être égal à 1,10 pour que le nombre de grains/m² ne soit pas limité par la nutrition azotée. Au stade floraison, la relation entre GR/m²/GR/m²_{max} et INN est :

$$\text{GR/m}^2/\text{GR/m}^2_{\text{max}} = 1,08 (1 - 1,61 e^{-2,62 \text{ INN}}) \quad (4.12)$$

$A = 1,08 \pm 0,047$; $b = 1,61 \pm 0,48$; $k = 2,62 \pm 0,64$; $R^2 = 0,95$; $n = 17$.

A ce stade, qui se situe approximativement au milieu de la période d'élaboration de cette composante, INN doit être égal à 1,0-1,05. Des INN inférieurs à 0,90 au stade SLAG (floraison + 20 jours) impliquent une diminution de GR/m² liée à une nutrition azotée insuffisante qui risque de se traduire par une perte de rendement en grains. Au stade ensilage, INN permet de calculer *a posteriori* l'impact d'une carence azotée sur GR/m².

b) Poids moyen des grains

Les poids de 1000 grains sont en moyenne de 323 ± 22 g pour les 4 années sur les traitements non limitants en azote. Ces valeurs correspondent pratiquement aux valeurs potentielles indiquées par l'AGPM (référence Sud-Ouest : 330-340 g pour une densité de culture de 85000 plantes/ha).

Les relations entre INN et PMG/PMG_{max} aux stades floraison, floraison + 20 jours et ensilage sont présentées **figure 4.19**. La pente des courbes est beaucoup moins prononcée que dans le cas des relations INN et GR/m². La variabilité est aussi légèrement plus importante. Les relations sont pratiquement linéaires, mais nous avons conservé le modèle exponentiel asymptotique pour établir les

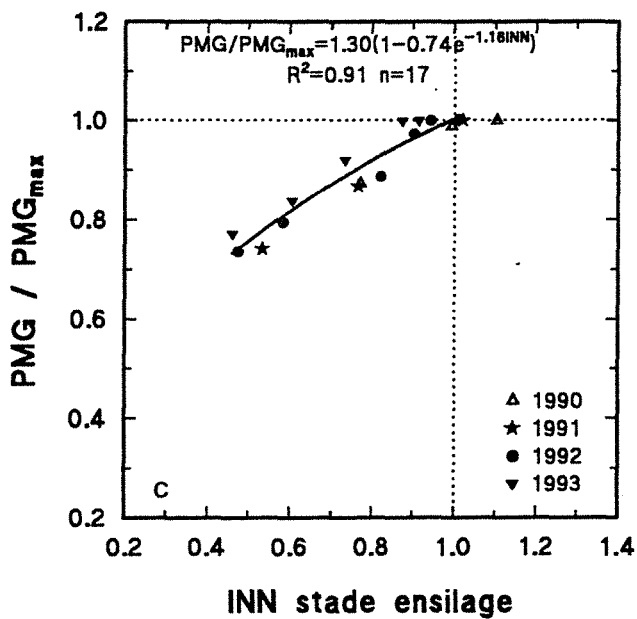
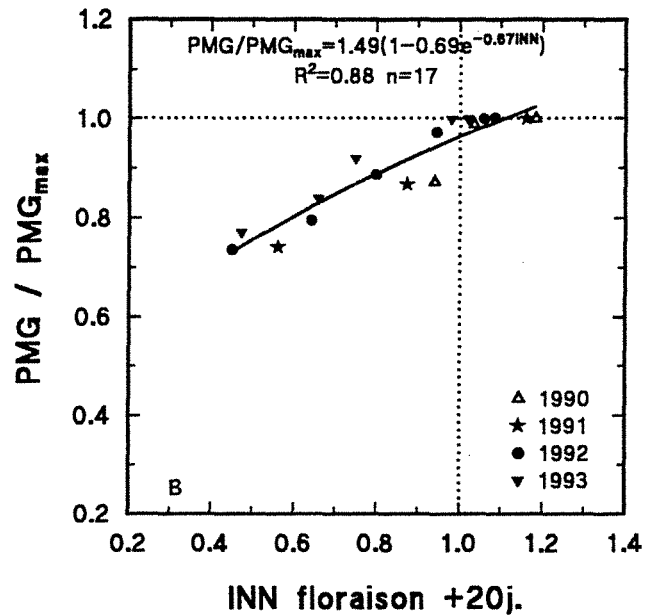
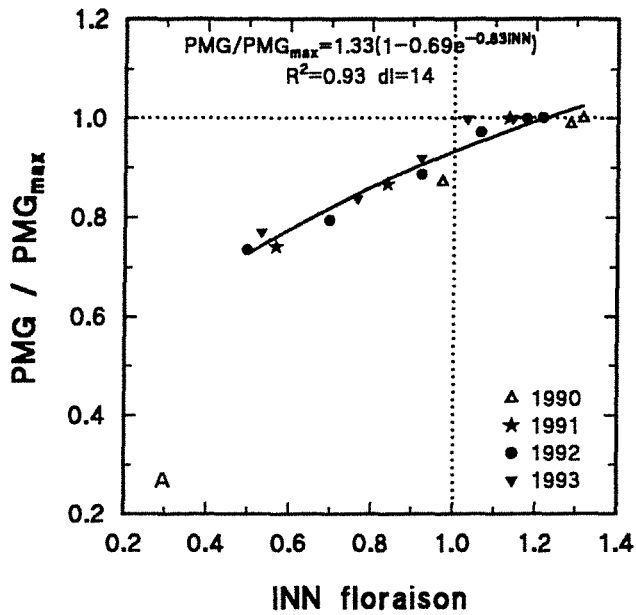


Figure 4.19 : Relations entre le poids de 1000 grains relatif (PMG/PMG_{max}) et l'indice de nutrition azotée (INN) mesuré à :
4.19a - stade floraison
4.19b - Stade floraison + 20 jours
4.19c - stade ensilage

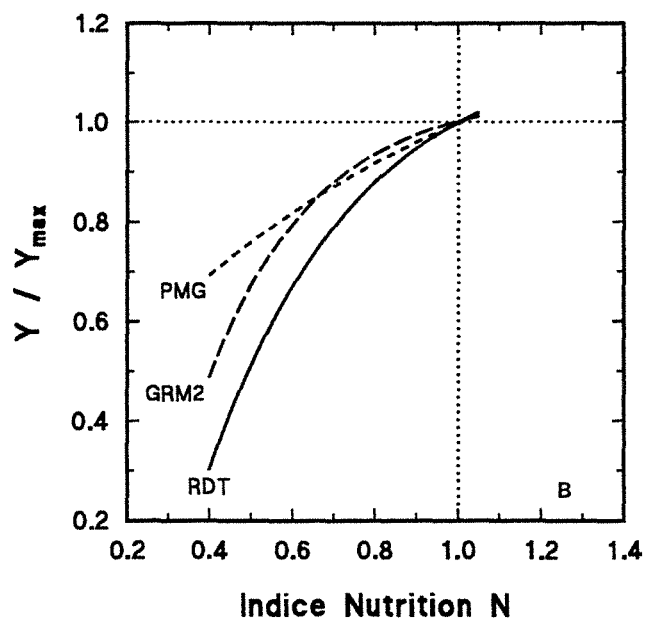
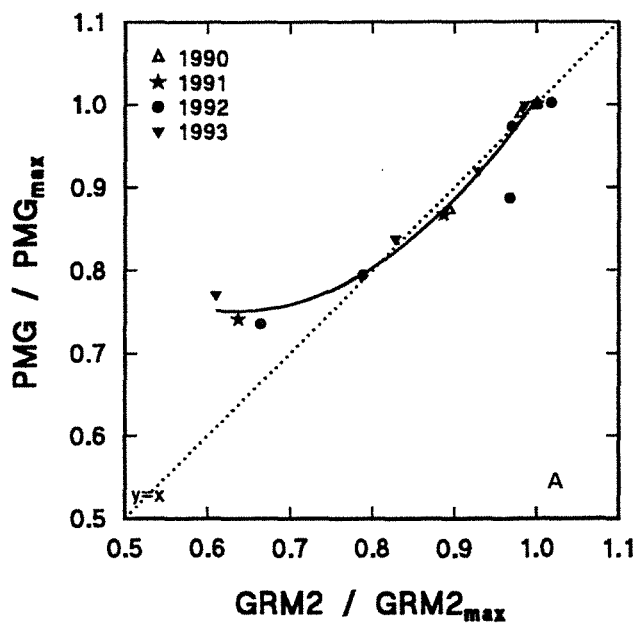


Figure 4.20a : Relation entre le poids de 1000 grains relatif (PMG/PMG_{max}) et le nombre de grains/m² relatif (GRM2/GRM2_{max}) sous contrainte azotée.

Figure 4.20b : Comparaison de la réaction à la contrainte azotée des composantes du rendement : poids de 1000 grains relatif (PMG/PMG_{max}), nombre de grains/m² relatif (GRM2/GRM2_{max}) et rendement relatif (RDT/RDT_{max}).

ajustements. Au stade floraison et en retenant un seuil limite de réduction des PMG_{max} de 0,95, un INN égal à 1,10 permet de pronostiquer l'absence du facteur limitant azote au cours de la période floraison-ensilage sur le poids moyen des grains. A la floraison + 20 jours, il faut des INN ≥ 1,0. Une analyse *a posteriori* du PMG en utilisant les valeurs des INN au stade ensilage montre que l'azote a probablement été un facteur limitant du remplissage des grains lorsque INN est inférieur à 0,90-0,95 :

$$\text{PMG/PMG}_{\text{max}} = 1,30 (1 - 0,74 e^{-1,16 \text{ INN}}) \quad (4.13)$$

A = 1,30 ± 0,35 ; b = 0,74 ± 0,11 ; k = 1,16 ± 1,0 ; R² = 0,91 ; n = 17.

L'établissement de relations seuils entre INN et les deux composantes du rendement présente cependant des limites. Les 2 composantes ne sont pas indépendantes. La mise en place de GR/m² influe fortement sur la valeur de PMG_{max}. De nombreuses études montrent que PMG diminue quand GR/m² dépasse une valeur seuil qui correspond à l'entrée en compétition des 2 variables. La **figure 4.20a** illustre les relations entre les valeurs relatives des 2 composantes sous contrainte azotée. Lorsque la déficience induit une réduction de 20 % de GR/m², la diminution de PMG est de la même intensité, les points expérimentaux se situant sur la bissectrice. Des réductions plus importantes du nombre de grains/m² ne provoquent pas une diminution identique des PMG. Ainsi, un taux élevé d'avortement des grains en formation lors de la période précédant le stade floraison +20 jours est compensé partiellement par le poids des grains restants. La **figure 4.20b** illustre ces observations en comparant la réaction à la containte azotée (INN) du nombre de grains/m², du poids de 1000 grains et du rendement.

c) Détermination de valeurs caractéristiques

Pour les conditions pédo-climatiques de la région et les objectifs de rendement, il est nécessaire de préciser les valeurs du nombre de grains/m² qui correspondent à des seuils limites en dessous desquels les objectifs de rendement risquent de ne pas être atteints. La **figure 4.21** présente la relation linéaire entre le rendement et GR/m². Pour atteindre un objectif de 140 q/ha, il faut avoir au minimum 4500 grains/m². Au-dessous de cette valeur, la compensation par PMG risque d'être insuffisante pour atteindre l'objectif fixé. Cette valeur de 4500 grains/m² correspond approximativement à 0,95 fois les valeurs maximales de GR/m² obtenues dans la région. Dans ce cas, l'objectif de rendement est atteint avec un PMG minimum de 310 g, valeur généralement obtenue dans le secteur. Les années climatiques très favorables au remplissage des grains, des PMG de 330 à 340 g permettront d'accéder à des niveaux de rendement de l'ordre de 145 à 155 q/ha, comme en 1989 et 1990. Le nombre de 4500 grains/m² peut donc être utilisé comme un indicateur intermédiaire dans l'élaboration du rendement pour notre contexte expérimental. Des valeurs inférieures, comprises entre 4000 et 4500 grains/m², peuvent parfois être compensées par de forts PMG. Au-dessous de 4000 grains, le rendement sera diminué. Toutefois, les conditions climatiques et phytosanitaires jouent un rôle très important dans la période de remplissage des grains. Comme elles sont difficilement contrôlables, les possibilités de rattrapage de RDT par des PMG élevés sont risquées.

d) Relations entre le nombre de grains/m² et la croissance

D'après Tanaka et Yamaguchi (1972) et Navarro Garza (1984), le nombre de grains/plante est fonction de la production de biomasse aérienne à la floraison. La **figure 4.22** présente la relation entre MSA à la floraison et GR/m². Celle-ci apparaît assez variable. Toutefois, en calculant la courbe enveloppe selon la méthode proposée par Navarro Garza (1984), la valeur seuil de 4500 grains/m² n'est jamais atteinte en dessous de 1000 g MSA/m². Pour obtenir GR/m² max, il faut des valeurs ≥ 1170 g MSA/m². Une valeur moyenne de 1100 g MSA/m² sera retenue comme valeur indicatrice du fonctionnement de la culture à une période intermédiaire du cycle.

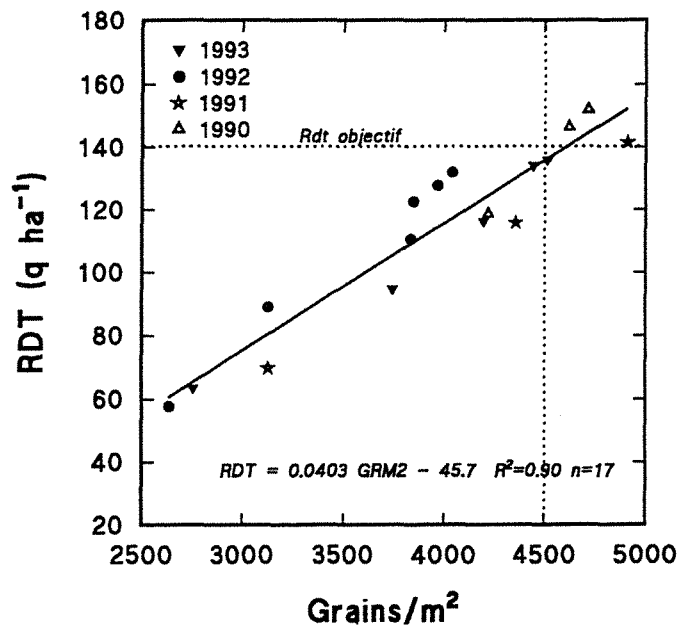


Figure 4.21 : Relation entre le rendement en grains (RDT) et le nombre de grains/m² (grains/m²). Détermination d'un nombre de grains/m² "seuil" pour obtenir un RDT objectif de 140 q/ha.

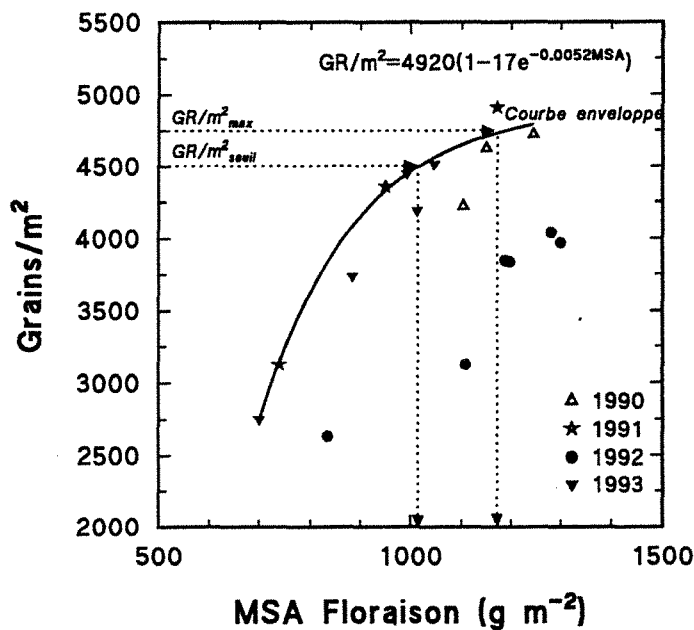


Figure 4.22 : Relation entre la production de matière sèche aérienne (MSA) mesurée au stade floraison et le nombre de grains/m² (grains/m²). Détermination des niveaux de MSA "objectifs" pour atteindre les nombres de grains/m² "potentiel" (GR/m²max) ou "seuil" (0,95 GR/m² max).

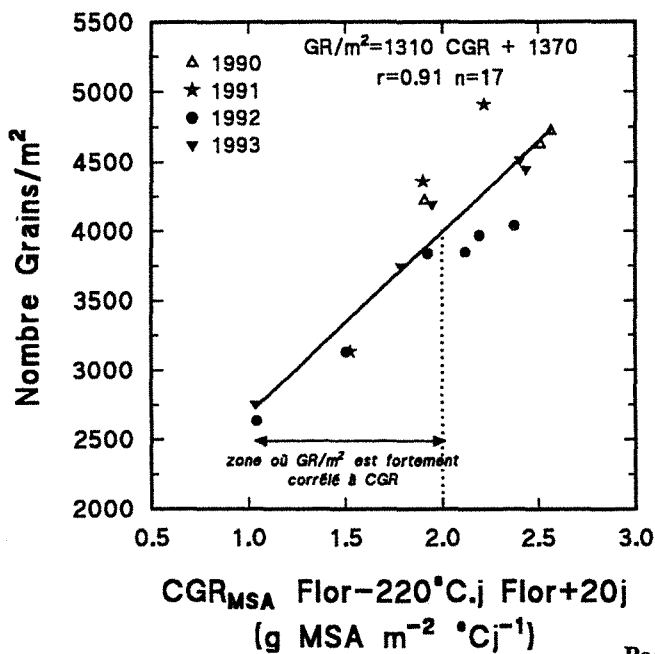


Figure 4.23 : Relation entre le nombre de grains/m² et la vitesse de croissance des parties aériennes du maïs (CGR_{MSA}) mesurée entre le stade début allongement des soies (floraison -220 °C.j) et le stade limite d'avortement des grains (floraison +20 jours).

Bertrand (1991) a montré que le niveau de croissance était peu corrélé avec le nombre de rangs, de fleurs ébauchées et de fleurs fécondables. Ces variables sont essentiellement déterminées par des conditions écologiques. Par contre, il observe une bonne liaison entre le nombre de grains/plante et la vitesse de croissance du stade début allongement des soies à la floraison. Nous avons testé différentes relations entre GR/m² et les vitesses de croissance (g/m²/°C.j) calculées sur différentes périodes : stade floraison -220°C.j au stade floraison ; floraison-floraison +250 °C.j ; floraison -220°C.j à la floraison +250°C.j. Des calculs ont aussi été réalisés avec les vitesses de croissance épi sur la période floraison-floraison +250°C.j. Les vitesses de croissance en biomasse aérienne ou en MSépi déterminées sur la période post floraison ne sont pas fortement corrélées à GR/m² (résultats non présentés). La meilleure relation est obtenue avec les vitesses de croissance calculées sur l'ensemble de la période floraison -220°C.j à floraison +250°C.j (**figure 4.23**). Toutefois, la variabilité est encore élevée, surtout pour des vitesses de croissance élevées. Le nombre de GR/m² est donc corrélé à la vitesse de croissance pour des valeurs inférieures à 2 g/m²/°C.j. Au-dessus, la vitesse de croissance n'est plus un élément déterminant de GR/m². Ces conclusions rejoignent celles de Fleury (1990). Le déterminisme du nombre de grains est essentiellement lié aux paramètres intervenant sur la morphogénèse. La croissance modifie cette composante en provoquant des avortements seulement lorsque l'offre en assimilats ne permet pas de satisfaire la demande des grains en développement.

4.4.2 EFFETS DU FRACTIONNEMENT DES APPORTS D'AZOTE SUR LES RENDEMENTS

En 1991, le fractionnement des apports procure un rendement inférieur de 4 q/ha au traitement 240N (**figure 4.24**). Cette différence n'est statistiquement pas significative (cf. contraste). Le fractionnement en 2 apports tardifs assure un gain de rendement très réduit en 1992 (180AT2, +3 q/ha ; 230AT2, +0,2 q/ha). En 1993, le fractionnement induit une perte de rendement de 5,3 q/ha sur le traitement 180AT1. Par contre, le traitement 230AT1 permet pratiquement d'atteindre le rendement maximum. Les différences observées sur les composantes GR/m² et PMG selon les 2 modalités d'apport sont trop réduites pour dégager une tendance.

Le fractionnement des apports ne semble donc pas avoir d'effet significatif sur le rendement et ses composantes. Lorsque les apports tardifs sont réalisés sur des plantes dont le statut nutritionnel est correct, les résultats sont similaires à ceux observés sur les traitements à modalité d'apport classique pour le même niveau de N (cf figure 3.12, chapitre 3). Les traitements 240AT4 en 1991 et 180AT1 en 1993 se distinguent par des INN faibles au moment des apports complémentaires. Sur ces deux traitements, on observe les réductions les plus sensibles, mais non significatives. L'effet du fractionnement est donc sans doute fonction du statut azoté des plantes lors de l'apport complémentaire.

Pour confirmer ces observations, nous avons effectué une synthèse des résultats de 16 essais réalisés entre 1986 et 1992 en France par l'AGPM, l'ITCF et l'INRA (Desvignes, Castillon, Girardin, Lubet et Plénet, résultats non publiés). Ces essais avaient pour objectif de comparer les rendements obtenus à une même dose d'azote selon 2 modalités d'apport : apport classique (faible dose au semis, apport principal au stade 8 feuilles) et apports fractionnés (avec 1, 2 ou 3 apports tardifs réalisés du stade 14 feuilles à la floraison selon les essais). Dans la plupart des essais, la comparaison était réalisée à plusieurs niveaux d'azote. En l'absence de l'interaction dose-modalité d'apport, nous avons comparé statistiquement par la technique des contrastes les 2 modalités d'apport, les doses N étant confondues. La **figure 4.25** présente les gains ou les pertes de rendement en % de la modalité d'apport classique, la comparaison étant réalisée à la même dose totale d'azote. A l'exception de l'essai Liv87 qui est peu précis, les écarts de rendement se situent entre - 4 et + 4 %. Une seule différence est significative. La moyenne des gains ou des pertes sur les 16 essais indiquent que les 2 modalités d'apport procurent des

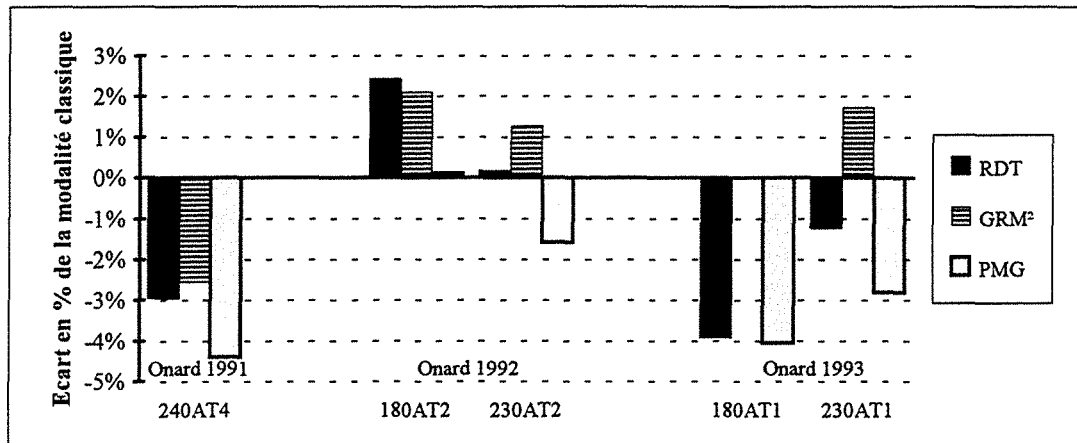


Figure 4.24: Effets du fractionnement des apports d'azote (apports tardifs : AT) sur les composantes du rendement en % de la modalité d'apport classique ayant reçu la même dose d'engrais - Onard 1991, 1992 et 1993.

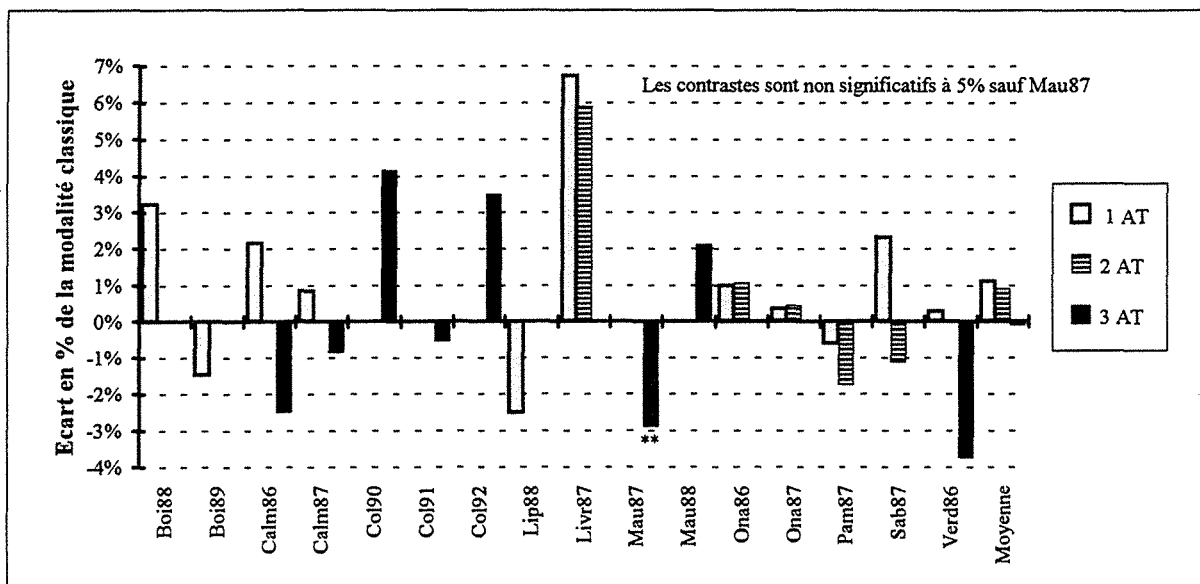


Figure 4.25 : Synthèse des essais réalisés en France sur le fractionnement des apports d'azote sur maïs. Ecarts de rendement entre les traitements fractionnés (AT avec 1 ou 2 ou 3 Apports Tardifs) et la modalité d'apport classique (généralement 1 apport au semis et 1 apport au stade 6-8 feuilles) ayant reçu la même dose d'engrais

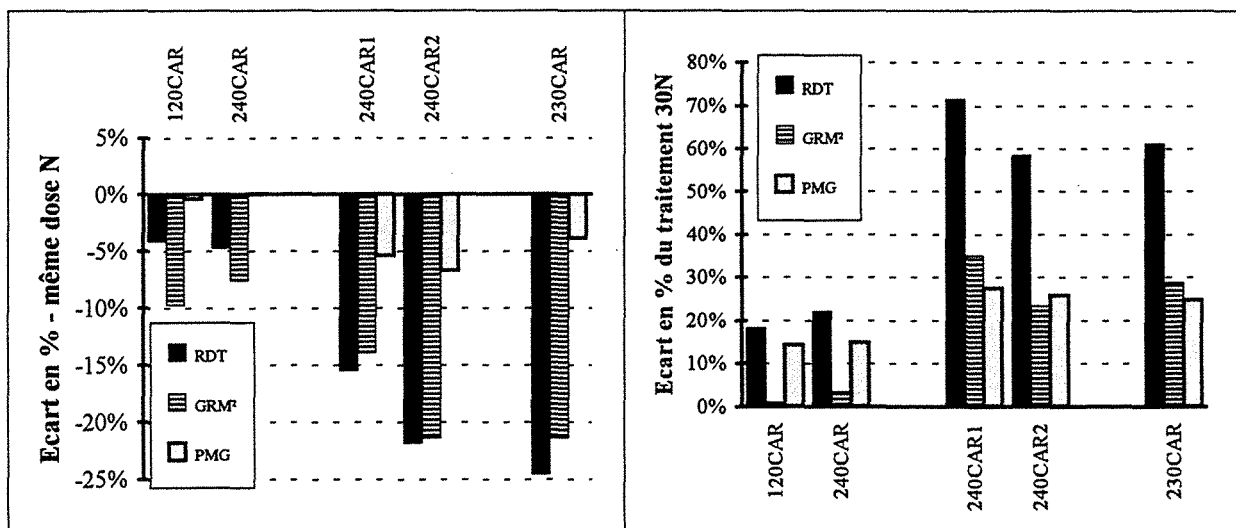


Figure 4.26 : Effets d'un apport correctif d'azote réalisé au stade floraison femelle sur les composantes du rendement. l'apport ayant été appliqué sur une culture plus ou moins carencée en azote - Onard 1990, 1991 et 1993. Ecarts exprimés en % de traitement ayant reçu la même dose d'azote avec la modalité classique (A) ou en % du traitement 30N-50N, traitement n'ayant pas reçu d'apport correctif (B)

rendements identiques. Nous pouvons donc conclure que le fractionnement des apports d'azote ne permet pas d'augmenter les rendements.

L'ensemble de ces observations permet globalement de faire le point sur une technique assez discutée. En effet, de nombreux résultats contradictoires sur les effets du fractionnement sont décrits dans la littérature que ce soit avec des apports au sol (Jung et al, 1972 ; Stanley et Rhoads, 1977 ; Anderson et al, 1982 ; Rhoads et Stanley, 1981 ; Esehie, 1987) ou l'irrigation fertilisante (Rehm et Wiese, 1975 ; Harder et al, 1982 ; Below et al, 1984 ; Gascho et al, 1984 ; Tomar et al, 1988 ; Cosserat, 1991). Toutefois, à part quelques exceptions, les écarts de rendement entre modalités sont souvent très réduits. Nos résultats n'excluent pas la possibilité d'observer dans certaines situations des résultats statistiquement différents (exemple Mau87). Ces différences peuvent s'expliquer soit par des pertes par lessivage d'azote en début du cycle conduisant à un effet positif des apports fractionnés, soit par des apports tardifs réalisés sur des plantes qui sont déjà en état de sub-carence (exemple de Onard 91 et 93) pouvant entraîner une diminution de rendement. D'autres paramètres peuvent aussi intervenir comme l'efficacité des engrais, les pertes par voie gazeuse, ... Ceci montre la difficulté de comparer et d'expliquer les effets de techniques de fertilisation lorsque le rendement est la seule variable mesurée.

Malgré ces réserves, il est possible de conclure que le fractionnement d'une quantité d'azote n'a pas d'effet significatif sur le rendement et ses composantes. L'intérêt du fractionnement devra donc être justifié ou discuté sur d'autres critères : diminution des risques de lessivage en début du cycle de la culture dans certains contextes pédo-climatiques, possibilité d'ajuster les apports en fonction de l'état de croissance des plantes au cours de la culture, risques d'augmentation des reliquats d'azote minéral dans le profil à maturité si l'apport tardif est mal valorisé, ...

4.4.3 EFFETS D'UN APPORT CORRECTIF D'AZOTE : POSSIBILITES DE "RECUPERATION" DU MAIS

L'interprétation des effets d'un apport d'azote pour corriger une carence nécessite de définir tout d'abord le statut nutritionnel de la culture au moment de l'épandage de l'engrais. A la floraison, les INN des traitements qui n'ont reçu que 30 à 50 kg N/ha au semis sont très différents selon les années : 0,83 pour 120CAR et 0,92 pour 240CAR en 1990, 0,57 pour 240CAR1 et 0,54 pour 240CAR2 en 1991 et 0,53 en 1993. La figure 4.26 présente les écarts relatifs de rendement, de GR/m² et de PMG mesurés entre ces traitements et les traitements ayant reçu la même dose totale d'azote mais avec la modalité d'apport classique. Les apports correctifs tardifs entraînent une diminution de rendement de 4 à 25 %. La perte de rendement est faible quand l'apport correctif est réalisé sur des plantes peu carencées comme en 1990. Les pertes sont élevées dans le cas contraire. Le poids de 1000 grains est faiblement diminué (de l'ordre de 5 %) même dans le cas des fortes carences. Le nombre de grains/m² est par contre fortement pénalisé.

Si les écarts de rendement sont exprimés en fonction des résultats obtenus par le traitement qui n'a pas reçu l'apport correctif, on constate que les rendements augmentent de 20 % à 60-70 % selon le niveau de carence de départ. Cette augmentation de rendement est due pour moitié à l'augmentation de GR/m² et de PMG (excepté en 1990).

Ces résultats montrent la capacité du maïs à "récupérer" suite à un apport d'azote effectué pour corriger une carence. L'apport correctif d'azote ayant été réalisé à la floraison, c'est à dire seulement 15 jours avant le stade limite théorique d'avortement des grains, le nombre de grains/m² n'est pas complètement sauvegardé dans le cas des très fortes carences (pertes d'environ 1000 GR/m²). L'apport permet cependant de préserver de l'avortement environ 1000 grains. En 1991, le traitement 240CAR2 a reçu l'apport correctif 13 jours après la floraison soit floraison +185 °Cj. Cela a permis de sauvegarder près

de 700 grains (+23 % par rapport à 30N). Les mesures réalisées 6 jours après l'apport (floraison +280°C.j) indiquent que l'INN est passé de 0,53 à 0,72. La préservation contre l'avortement des grains doit donc être raisonnée en terme de flux d'azote vers les grains plutôt qu'en fonction du statut azoté général des plantes. Il est possible aussi que le stade limite d'avortement des grains soit légèrement plus tardif sur des variétés du type Volga (proche de floraison +300°C.j - floraison +20-25 jours ?).

Ces résultats ne sont cependant pas extrapolables à toutes les situations. Bien que les apports correctifs aient été réalisés tardivement, les fortes récupérations du rendement observées sont dues, pour une grande part, à la vitesse d'absorption par les plantes de l'engrais apporté. Cette forte disponibilité de l'azote dans les jours qui suivent l'apport est conditionnée par l'état hydrique, le type de sol et aussi sans doute le niveau de la concentration en N de la solution du sol. Dans le cas des fortes carences, l'utilisation de doses correctives plus modérées, ajustées aux possibilités de croissance, n'aurait peut-être pas conduit aux mêmes résultats ?

Ces observations ne permettent cependant pas de déterminer avec exactitude les périodes de plus grande sensibilité des plantes à la carence azotée. Des travaux réalisés en conditions contrôlées apportent des éléments de réponse (Friedrich et al, 1979 ; Girardin et al, 1987). Les carences azotées passagères intervenant avant la floraison provoquent des diminutions de production beaucoup plus importantes que celles qui apparaissent en post floraison. Ces études sont toutefois basées sur des privations d'azote pendant une durée identique quels que soient les stades de la plante. L'intensité du stress est sans doute très différente, du fait de la faible capacité de la plante à "tamponner" une diminution de l'offre en N à des stades juvéniles. Des études complémentaires sont donc nécessaires dans ce domaine mais en concevant des protocoles qui permettent de comparer les effets d'un "stress" de même intensité, appliqué à différents stades de l'élaboration du rendement.

En conclusion, ces résultats montrent que des apports correctifs d'azote sont envisageables pour "récupérer" une grande partie du rendement. Lorsque la carence est réduite (INN \approx 0,85), la récupération est presque totale. Pour des INN \leq 0,60, les pertes de rendement sont de 15-25 % malgré l'apport correctif. L'efficacité de ces apports est cependant fonction des conditions qui vont influencer la disponibilité de l'azote dans le sol.

Synthèse : composantes du rendement

↳ Effets doses N

Dans notre contexte pédo-climatique, les niveaux de rendement sont de 140 ± 8 q/ha en moyenne. La dose optimale d'engrais nécessaire à l'obtention de ces rendements se situe entre 180 et 240 kg N/ha.

Une relation entre RDT/RDT_{max} et INN mesuré au stade ensilage permet de calculer les pertes de rendement en fonction de l'intensité du stress azoté :

$$RDT/RDT_{max} = 1,16 (1 - 2,27 e^{-2,80 INN})$$

Au stade floraison, pour pouvoir pronostiquer l'absence d'un effet azote sur le rendement-grain, il est nécessaire d'avoir des $INN \geq 1,10$.

Le nombre optimal de grains/m² (GR/m²) est voisin de 4700. Il est obtenu avec un nombre de rangs/épi de 15,2, un nombre de grains/rang de 35-36 et un nombre de plantes de 90 000 plantes/ha environ. Une valeur seuil de 4500 grains/m² est généralement nécessaire pour obtenir des niveaux de rendement de 140 q/ha. Ceci implique une production de 1100 g MSA/m² à la floraison.

La contrainte azotée affecte faiblement le nombre d'épis/ha et le nombre de rangs/épi. Le nombre de grains/m² relatif est relié à INN mesuré au stade floraison par la relation :

$$GR/m^2/GR/m^2_{max} = 1,08 (1 - 1,61 e^{-2,62 INN})$$

Un $INN = 1,05$ à la floraison permet de pronostiquer une nutrition azotée non limitante sur GR/m².

La régulation de GR/m² qui intervient surtout dans les 20 jours qui suivent la floraison, est corrélée à la vitesse de croissance calculée sur la période début allongement des soies-stade limite d'avortement des grains. Au-dessus de 2 g MSA/m²/°C.j, la vitesse de croissance n'est plus un élément déterminant de GR/m².

Les poids de 1000 grains (PMG) sont en moyenne de 323 ± 22 g à l'optimum. La relation entre PMG/PMG_{max} et INN mesuré au stade ensilage est :

$$PMG/PMG_{max} = 1,30 (1 - 0,74 e^{-1,16 INN})$$

Elle montre que lorsque la contrainte azotée est forte ($INN_{ensilage} < 0,65$), elle affecte moins cette composante que la composante GR/m².

↳ Effets modalités d'apport de l'azote

L'analyse des résultats des 4 essais de Onard, ainsi que ceux de 16 essais réalisés en France sur ce thème, permet de conclure que le *fractionnement des apports d'azote* n'a pas d'effet significatif sur le rendement et ses composantes. L'intérêt de cette technique se justifie en intégrant d'autres considérations agronomiques.

Des *apports correctifs d'azote* réalisés vers la floraison permettent de "récupérer" une grande partie du rendement. L'efficacité est fonction de l'intensité de la carence au moment de l'apport correctif : pour des $INN \approx 0,85$, la récupération est presque totale. Lorsque les $INN < 0,60$, les pertes de RDT sont de 15-25 %, mais les augmentations de production sont de 60-70 % par rapport au traitement n'ayant pas reçu l'apport correctif.

Tableau 4.6 : Quantités d'azote prélevées par les parties aériennes du maïs à Onard : témoins faiblement fertilisés (30 ou 50 kg N/ha) et dose proche de l'optimum du rendement-grains (230 ou 240 kg N/ha) à 3 stades de l'élaboration du rendement.

% du total : en % de la quantité N prélevée par les parties aériennes au stade ensilage 35 % MS.

Fournitures N par le sol : (Quantité prélevée par les parties aériennes du témoin + 10 % dans les racines) - 50 % de la dose N engrais apportée sur le témoin.

: en 1993, le traitement 230 N a été remplacé par le traitement 280 N.

Dose N kg N/ha	10 feuilles		Floraison femelle		Ensilage 35 % MS				Export. N par les Grains kg N/ha	Fourni- tures N par le sol kg N/ha		
	Parties aériennes		Parties aériennes		Parties Non Epis	Epis	Total Parties Aériennes					
	QNprél kg N/ha	% du total	QNprél kg N/ha.	% du total	QNprél kg N/ha	% du total	QNprél kg N/ha	% du total	QNprél kg N/ha			
1990 50 N	25,4	13,6 %	149,7	80,3 %	45,9	24,6 %	140,6	75,4 %	186,5	121,2	180,2	
240 N	28,6	9,6 %	218,9	73,7 %	81,3	27,4 %	215,8	72,6 %	297,1	176,9		
1991 30N	4,9	4,9 %	67,8	67,6 %	32,3	32,2 %	68,0	67,8 %	100,3	54,9	91,4	
240 N	4,9	1,9 %	181,2	69,1 %	95,3	36,3 %	167,1	63,7 %	262,4	159,6		
1992 30 N	13,0	16,4 %	63,8	80,6 %	24,9	31,4 %	54,3	68,6 %	79,2	49,4	71,4	
230 N	13,2	5,3 %	201,4	81,5 %	77,3	31,3 %	169,8	68,7 %	247,1	175,9		
1993 30 N	19,0	25,4 %	61,1	81,6 %	34,0	45,4 %	40,9	54,6 %	74,9	53,8	65,5	
230 N#	19,0	8,2 %	171,0	73,5 %	80,3	34,5 %	152,6	65,5 %	232,8	161,0		
Moy- enne	230- 240 N	16,4 ± 9,96	6,3 % ± 3,41	193,1 ± 21,3	74,5 % ± 5,2	83,6 ± 8,0	32,4 % ± 3,9	176,3 ± 27,4	67,6 % ± 3,9	259,9 ± 27,6	168,4 ± 9,3	

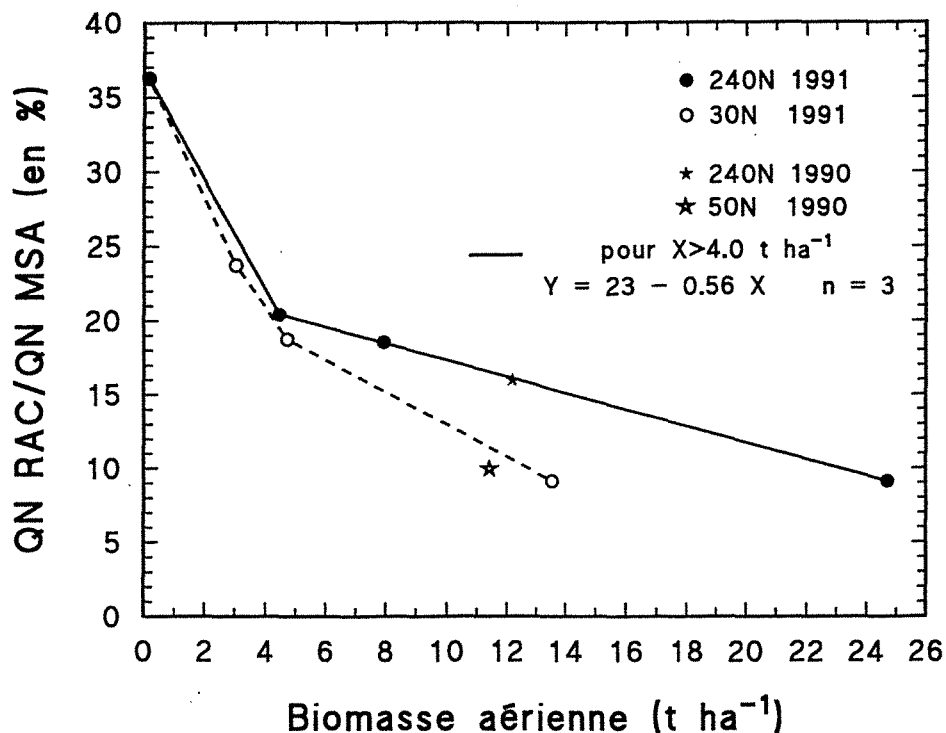


Figure 4.27 : Evolution du rapport entre les quantités d'azote prélevées par le système racinaire et les parties aériennes (QN_{RAC}/QN_{MSA}) en fonction de la biomasse aérienne pour 2 niveaux d'azote (30-50N et 230-240N) à Onard en 1990-91. Une régression linéaire est calculée sur les données > 4,0 t MSA.

4.5 CINÉTIQUES DE PRÉLEVEMENT D'AZOTE

4.5.1 EFFET DE LA FERTILISATION AZOTÉE SUR LES CINÉTIQUES DE PRÉLEVEMENT D'AZOTE

a) Cinétiques de prélèvement

Les cinétiques des *quantités d'azote prélevées* ($QN_{prél}$) par les parties aériennes du maïs montrent des différences très importantes selon les traitements (cf figure 3.2, chapitre 3), à l'exception de l'année 1990 où l'azote fourni par le sol a été très important. Le **tableau 4.6** résume pour 3 stades (10 feuilles, floraison femelle et ensilage 35 % MS) et 2 niveaux d'azote (30 à 50 kg N/ha et 230 à 240 kg N/ha), les quantités d'azote prélevées par les parties aériennes, ainsi que les pourcentages par rapport au prélèvement maximal. Pour une même dose d'engrais, les quantités mobilisées de N par les parties aériennes varient fortement suivant les années (de 75 à 187 kg N/ha sur les témoins et de 233 à 297 kg N/ha pour la dose 230-240N) en relation avec la disponibilité en azote total dans le milieu (engrais + fournitures N par le sol) et les potentialités de production permises par le climat. Pour les traitements 230-240 N, les périodes de prélèvement d'azote ont lieu en moyenne :

- semis au stade 10 feuilles visibles : 6 % du total mobilisé par les parties aériennes,
- stade 10 feuilles à la floraison femelle : 68 % du total, soit 75 % entre le semis et la floraison,
- Floraison à ensilage : environ 25 % du total. A ce stade, l'épi contient 68 % de l'azote (176 kg N/ha).

L'accumulation d'azote dans les parties aériennes est à son maximum en moyenne 115 ± 7 jours après la levée (1580 ± 85 °C.j) ou 40 jours après la floraison (600 °C.j). Mais plus de 95 % du total est prélevé au temps 100-110 JAL (entre 25-30 jours ou 450 °C.j après la floraison). La fin d'accumulation de N par les parties aériennes intervient donc dans les jours qui suivent l'arrêt d'accumulation d'assimilats dans les parties végétatives de la plante. A partir de cette période, l'azote accumulé dans l'épi ne provient apparemment que des remobilisations de N à partir des organes sources.

Les *quantités d'azote exportées par les grains* sont fortement influencées par les traitements. A titre indicatif, le **tableau 4.6** présente les exportations d'azote par les grains pour les niveaux de fertilisation de 30-50N et 230-240N. A l'optimum, les exportations moyennes sont de 170 kg N/ha soit 60 ± 5 % de la quantité totale d'azote prélevée par la culture (biomasse aérienne + racinaire). Ceci correspond à une exportation de 1060 kg de protéines/ha ($N \times 6,25$).

Pour suivre la dynamique des *quantités d'azote dans le système racinaire*, nous avons reporté **figure 4.27**, l'évolution du rapport QN_{MSR}/QN_{MSA} en fonction de la biomasse aérienne cumulée. Au stade juvénile, le ratio est de 36 %. En condition d'alimentation azotée non limitante, QN_{MSR}/QN_{MSA} diminue très rapidement lors de l'accumulation des 4 premières tonnes de MSA. De 4 t MSA/ha à 25 t MSA/ha, le rapport passe de 20 % à 9-10 % d'une manière linéaire :

$$MSA \in \{4 \text{ t/ha}, 25 \text{ t/ha}\} \quad \Delta (QN_{MSR}/QN_{MSA} \text{ en } \%) = -0,56 (\Delta \text{ MSA}) \quad (4.14)$$

A la floraison ($MSA \approx 12$ t/ha), le rapport $QN_{MSR}/QN_{MSA} \approx 16$ % ce qui représente en moyenne 28 à 30 kg N/ha accumulés dans le système racinaire.

Sous contrainte azotée, le rapport QN_{MSR}/QN_{MSA} diminue moins rapidement lorsque le déficit en N s'installe, mais à maturité, il est similaire à celui mesuré sur 240N. Le faible nombre d'observations ne permet pas de proposer une relation entre INN et QN_{MSR}/QN_{MSA} .

Tableau 4.7 : Vitesses de prélèvement journalier d'azote par la biomasse aérienne (QNprél en kg/ha/j) pour les périodes stade 14-15 feuilles à floraison femelle en fonction des différentes doses N. Les prélèvements journaliers sont déterminés par ajustements linéaires ($R^2 > 0,95$ et dl de 1 à 3). Les valeurs relatives ($QNprél\ j^{-1} / QNprélmax\ j^{-1}$) sont calculées en prenant le traitement N non limitant 230-240 N (280N en 1993) comme valeur maximale.

Trait.	Quantité Nprel par jour kg/ha/jour	QNprél j ⁻¹ /QNprélmax ⁻¹	INN
1990 : stade 15 F. à Flor. (46 à 73 JAL => 27 j.)			
240N	6,26 ± 0,72	-	1,31
120N	5,66 ± 0,74	0,90	1,26
50N	3,74 ± 0,53	0,60	0,97
1991 : stade 14 F. à Flor. (56 à 83 JAL => 27 j.)			
240N	5,03 ± 0,20	-	1,11
100N	2,99 ± 0,42	0,59	0,92
30N	1,63 ± 0,16	0,32	0,64
1992 : stade 15 F. à Flor. (45 à 75 JAL => 30 j.)			
280N	4,45 ± 0,36	1,02	1,22
230N	4,36 ± 0,37	-	1,17
180N	3,77 ± 0,44	0,86	1,08
130N	2,83 ± 0,44	0,65	0,95
80N	1,52 ± 0,26	0,35	0,82
30N	0,78 ± 0,20	0,18	0,59
1993 : stade 14 F. à Flor. (47 à 75 JAL => 28 j.)			
280N	4,15 ± 0,56	-	0,99
180N	3,43 ± 0,55	0,83	0,93
130N	2,88 ± 0,30	0,69	0,88
80N	1,78 ± 0,27	0,43	0,81
30N	0,92 ± 0,01	0,22	0,58

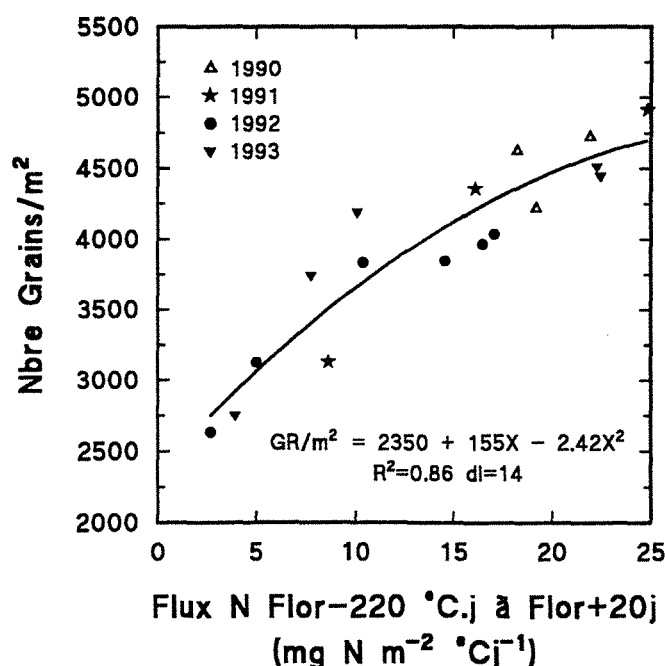


Figure 4.28 : Relation entre le nombre de grains/m² et les flux d'azote prélevés par les parties aériennes du maïs par degré-jour (Flux N_{MSA}) mesurés entre le stade début allongement des soies (floraison -220 °C.j) et le stade limite d'avortement des grains (floraison +20 jours).

Les doses d'azote modifient faiblement la *répartition des périodes de prélèvement* (tableau 4.7). En 1990, la proportion de QN_{prél} à la floraison par rapport au stade ensilage passe de 74 % sur 240N à 80 % sur le traitement 50N. Cette proportion évolue de 74 % (280N) à 82 % (30N) en 1993. Par contre, en 1991 et 1992, la proportion de N prélevée à la floraison ne change pas avec les doses N (69 % à 240N, 68 % à 30N en 1991 et 82 % à 230N, 81 % à 30N en 1992).

Les *apports fractionnés* ne changent pratiquement pas les proportions d'azote prélevées à la floraison par rapport à la modalité d'apport classique. En revanche, les *apports correctifs* modifient fortement les périodes de prélèvement : environ 50 % de l'azote est prélevé après la floraison en 1990 (120CAR et 240CAR), 69 et 66 % en 1991 (240CAR1 et 240CAR2) et 59 % en 1993 (230CAR). Ces chiffres mettent en évidence la forte aptitude du maïs à absorber de l'azote tardivement (après la floraison) lorsque du N est disponible au cours de cette période.

b) Vitesses de prélèvement

Les prélèvements journaliers maximaux mesurés au cours de ces 4 années d'essais se situent toujours dans la période comprise entre 7 à 20 jours avant la floraison. Ils sont en moyenne de 7 ± 2 kg N/ha/jour. Après la floraison, les prélèvements maximaux sont inférieurs à 4 kg N/ha/jour.

Pour comparer les effets des traitements, nous avons calculé les vitesses de prélèvements journaliers à partir d'ajustements linéaires effectués sur la période stade 14-15 feuilles-floraison femelle (tableau 4.7), période correspondant à l'accumulation maximale de l'azote. Au cours de cette phase de 30 jours, les faibles doses ont un effet très marqué sur les vitesses de prélèvement puisque des diminutions de 80 % sont mesurées alors que les INN moyens sont réduits au maximum de 40 %. Cette variable est donc la première indicatrice de l'installation d'une déficience.

Les flux moyens d'azote accumulés dans la biomasse aérienne, calculés sur la période floraison -220 °C.j et floraison + 20 jours, doivent être supérieurs de 17-18 mg N/m²/°C.j pour que le nombre de grains/m² soit voisin de 4500 grains (figure 4.28). Le nombre GR/m² est aussi fortement corrélé aux flux d'azote vers l'épi sur la période floraison-floraison + 20 jours, excepté l'année 1991.

4.5.2 DYNAMIQUE DU PRELEVEMENT DE L'AZOTE "ENGRAIS" : ETUDE AVEC 15N

Pour comprendre la dynamique du prélèvement de l'azote venant des engrais azotés, des apports d'engrais marqué (isotope 15N) ont été réalisés en 1991 sur le dispositif Onard. L'ensemble des résultats ne sera pas présenté dans le cadre de ce travail. Seulement 2 aspects importants seront développés :

- coefficient réel d'utilisation des engrais selon les niveaux de nutrition et les modalités d'apport,
- dynamique du prélèvement de l'azote en fonction des 2 sources disponibles : Nengrais (Neng) et Nsol.

a) Coefficients Réels d'Utilisation des engrais

Les coefficients réels d'utilisation (CRU) dans les parties aériennes passent par une valeur maximale au cours du cycle cultural (figure 4.29). Ce maximum est atteint d'autant plus tôt que la dose d'engrais apportée est faible (83 JAL soit à la floraison pour 30N, 102 JAL et 124 JAL pour 100N et 240N). La valeur maximale des CRU est différente selon les traitements. Sur le traitement 30N, le maximum est de $46,9 \pm 2,7$ %, alors qu'il atteint $79 \pm 6,7$ % sur 100N et $71,8 \pm 4,5$ % sur 240N. Les CRU des racines sont assez faibles : de 1 à 8 % sur le traitement 30N et de 4,5 à 8 % sur 240N (tableau 4.8). La prise en compte du système racinaire permet d'atteindre des valeurs maximales de CRU des engrais de $54,7 \pm 3,4$ % pour le premier apport (traitement 30N) et de 78 % pour l'apport au stade 10 feuilles.

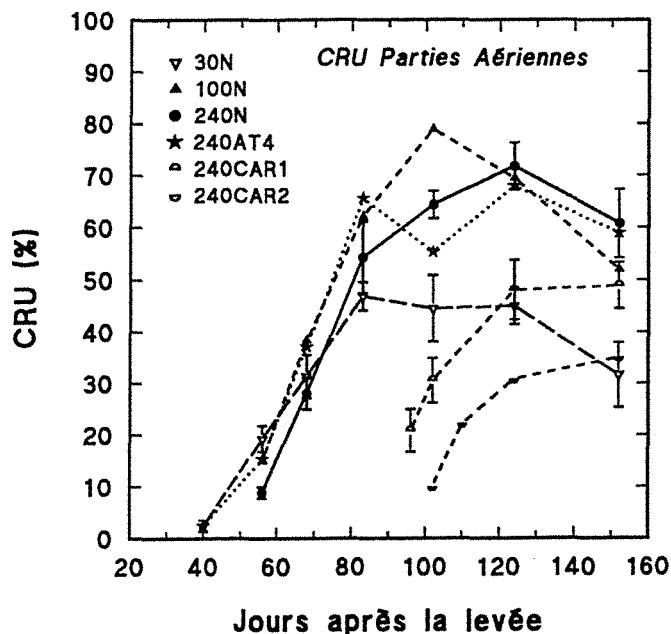


Figure 4.29 : Evolution des coefficients réels d'utilisation (CRU) des engrais (marqués avec du 15N) par les parties aériennes du maïs en fonction des traitements azotés - Onard 1991. Moyenne ± écart-type de l'échantillon, n=4.

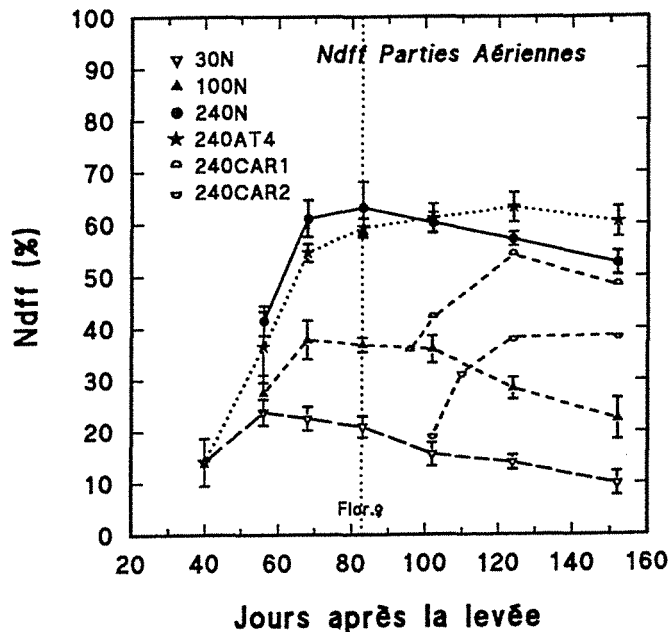


Figure 4.30 : Evolution de la proportion d'azote issue de l'engrais - Ndff (marqué avec du 15N) dans les parties aériennes du maïs en fonction des traitements azotés - Onard 1991. Moyenne ± écart-type de l'échantillon, n=4.

Tableau 4.8 : Evolution des CRU (en %), des quantités d'engrais prélevées (QNeng en kg/ha) et des Ndff (en %) par les parties aériennes (P.A.) et les racines sur les traitements 30 et 240 kg N/ha à Onard 1991. Les calculs sont réalisés par rapport à l'apport d'engrais marqué : 30 kg N/ha au semis sur le traitement 30N et 210 kg N au stade 10 feuilles sur le traitement 240N. Pour le traitement 240N, la colonne technique correspond à la valeur des variables calculées en intégrant le 1er apport (30 kg N/ha au semis, informations provenant du traitement 30N). moyennes ± écartype (n = 4). (\$) : A la date du 3 septembre, les valeurs "racines" ont été calculées par interpolation linéaire.

Dates Stades	Variables mesurées	Traitement 30 kg N/ha			Traitement 240 kg N/ha			
		P.A.	Racines	Total	P.A.	Racines	Total	Technique
11 juin 10 feuilles	CRU (%)	2,4 ± 1,1	0,9 ± 0,3	3,3 ± 1,5				
	QNeng (kg/ha)	0,71 ± 0,34	0,28 ± 0,10	0,99 ± 0,44				
	Ndff (%)	14,1 ± 4,6	15,5 ± 4,7	14,4 ± 4,6				
9 juillet 16 feuilles	CRU (%)	31,4 ± 4,2	6,1 ± 0,8	37,5 ± 4,8	28,1 ± 3,1	4,8 ± 0,7	32,8 ± 3,2	33,4
	QNeng (kg/ha)	9,4 ± 1,3	1,8 ± 0,24	11,2 ± 1,5	58,9 ± 6,4	10,0 ± 1,5	68,9 ± 6,8	80,1
	Ndff (%)	22,5 ± 2,3	18,5 ± 1,6	21,8 ± 2,2	61,1 ± 3,5	51,3 ± 3,1	59,4 ± 2,6	68,7
24 juillet Floraison	CRU (%)	46,9 ± 2,7	7,8 ± 0,9	54,7 ± 3,4	54,3 ± 6,8	7,8 ± 1,6	62,1 ± 7,9	61,2
	QNeng (kg/ha)	14,1 ± 0,8	2,4 ± 0,3	16,4 ± 1,0	114,1 ± 14,3	16,3 ± 3,3	130,4 ± 16,6	146,8
	Ndff (%)	20,9 ± 2,1	18,9 ± 1,5	20,6 ± 1,9	63,1 ± 5,0	54,1 ± 5,6	61,8 ± 4,7	69,5
3 sept. (\$) Ensilage	CRU (%)	45,0 ± 3,5	4,7	49,7	71,8 ± 4,5	5,9	77,7	74,2
	QNeng (kg/ha)	13,5 ± 1,0	1,40	14,9	150,8 ± 9,5	12,3	163,1	178,0
	Ndff (%)	14,0 ± 1,4	13,9	14,0	57,1 ± 1,3	50,0	56,5	61,6
1 octobre Maturité	CRU (%)	31,7 ± 6,3	2,4 ± 0,5	34,1 ± 6,7	60,8 ± 6,6	4,6 ± 0,4	65,4 ± 6,5	61,5
	QNeng (kg/ha)	9,5 ± 1,9	0,72 ± 0,16	10,2 ± 2,0	127,7 ± 13,8	9,6 ± 0,9	137,3 ± 13,7	147,5
	Ndff (%)	9,9 ± 2,3	8,6 ± 1,1	9,7 ± 2,2	52,6 ± 2,2	45,9 ± 3,1	52,0 ± 2,2	55,9

Si on considère que les CRU mesurés sur le traitement 30N sont extrapolables au 1er apport du traitement 240N, le CRU "technique" lié aux 2 apports (30 kg au semis + 210 kg au stade 10 feuilles) est de 74 %. Ces valeurs traduisent une excellente utilisation des engrais, plutôt supérieure aux valeurs moyennes de la littérature (entre 50 et 60%).

La différence importante de CRU entre 30N et les autres traitements est sans doute due à l'effet date d'apport. Les CRU augmentent en effet lorsque les apports d'engrais sont réalisés le plus près possible de la période d'absorption intense du maïs (Russelle et al, 1981 ; Desvignes, 1983 ; Russelle et al, 1983 ; Plénet et al, 1990a) comme sur la plupart des cultures (Machet et al, 1987 ; Dilz, 1988). La faible différence entre 100N et 240N (apport 15N au stade 10 feuilles) est attribuable à un effet dose d'azote. Des auteurs ont montré que les CRU pouvaient diminuer avec l'augmentation de la dose d'engrais (Legg et al, 1979 ; Russelle et al, 1981 ; Meisinger et al, 1985), les diminutions étant surtout importantes aux doses très élevées (Machet et al, 1987).

Les abaissements de la quantité totale d'azote mobilisée par les plantes et des CRU en fin de cycle ont été signalés sur de nombreuses cultures (Wetselaar et Farquhar, 1980 ; Guiraud, 1984 ; Machet et al, 1987 ; Recous, 1988 ; Martinez, 1989). Des diminutions de 10 à 20 % des CRU ont été observées sur maïs par Ta et Weiland (1992) et Francis et al. (1993). Deux hypothèses principales sont avancées pour expliquer cette diminution :

- phénomènes d'exsudation de l'azote des racines vers le sol (Recous, 1988)
- pertes gazeuses d'ammoniac et/ou d'amines, liées à un début de sénescence (Wetselaar et Farquhar, 1980 ; Harper et al, 1987). Ces mécanismes complexes (les flux de NH_3 sont fonction du gradient entre les cavités sous-stomacales et l'air ambiant : les plantes pourraient absorber ou émettre de NH_3) restent encore à démontrer sur les plantes en C4 par des mesures de micro-météorologie. La sénescence accélérée, observée sur les traitements faiblement fertilisés, qui pourrait entraîner un début de perte par voie gazeuse plus précoce, expliquerait les différences entre les dates d'obtention des valeurs maximales de CRU selon les traitements (Parton et al, 1988).

En revanche, les diminutions des CRU ne seraient pas imputables à une translocation vers les racines puisque les quantités de 15N dans les racines ont aussi diminué, et à la perte par décomposition des feuilles basales car ce phénomène est assez peu important dans nos conditions.

Comme la date d'obtention des valeurs maximales des CRU semble fonction de la dose d'engrais, toute comparaison des CRU mesurés sur différents sites à une seule date (généralement le stade ensilage ou la maturité) est délicate. Le biais introduit par ce type de comparaison peut être non négligeable puisque, dans notre situation, la prise en compte seulement des CRU mesurés au stade maturité conduit à sous-estimer les CRU maximaux de 32 % sur 30N, 34 % sur 100N et 15 % sur 240N. Une mesure à la fin du stade de mobilisation maximale de l'azote par les plantes (proche du stade ensilage) réduit l'erreur et semble préférable lorsqu'une seule mesure de CRU est prévue.

Le fractionnement des apports ne modifie pas très fortement l'évolution des CRU. Ils sont un peu supérieurs sur le traitement 240AT4 à ceux mesurés sur 240N jusqu'à la floraison. Les apports au stade floraison et au stade floraison+14 jours ne semblent pas avoir un CRU très élevé, ce qui conduit à un CRU maximal du même niveau que celui constaté sur 240N (CRU 240AT4 = 67,9 % - CRU "technique" 240N = 68,5 %). Ce résultat est contradictoire avec des mesures réalisées en 1988 qui montraient que le fractionnement augmentait le CRU (Plénet et al, 1990a). On peut toutefois souligner que dans l'expérimentation de 1988, le dernier apport était réalisé au stade sortie de la panicule avec un CRU de 78 %. Des apports tardifs réalisés à la floraison ou en post-floraison sur des plantes dont le niveau de nutrition azotée est proche de l'optimum n'ont peut-être pas la même efficacité que ceux réalisés entre le stade 12 feuilles et la floraison mâle. Ce point devrait être confirmé par des expériences complémentaires.

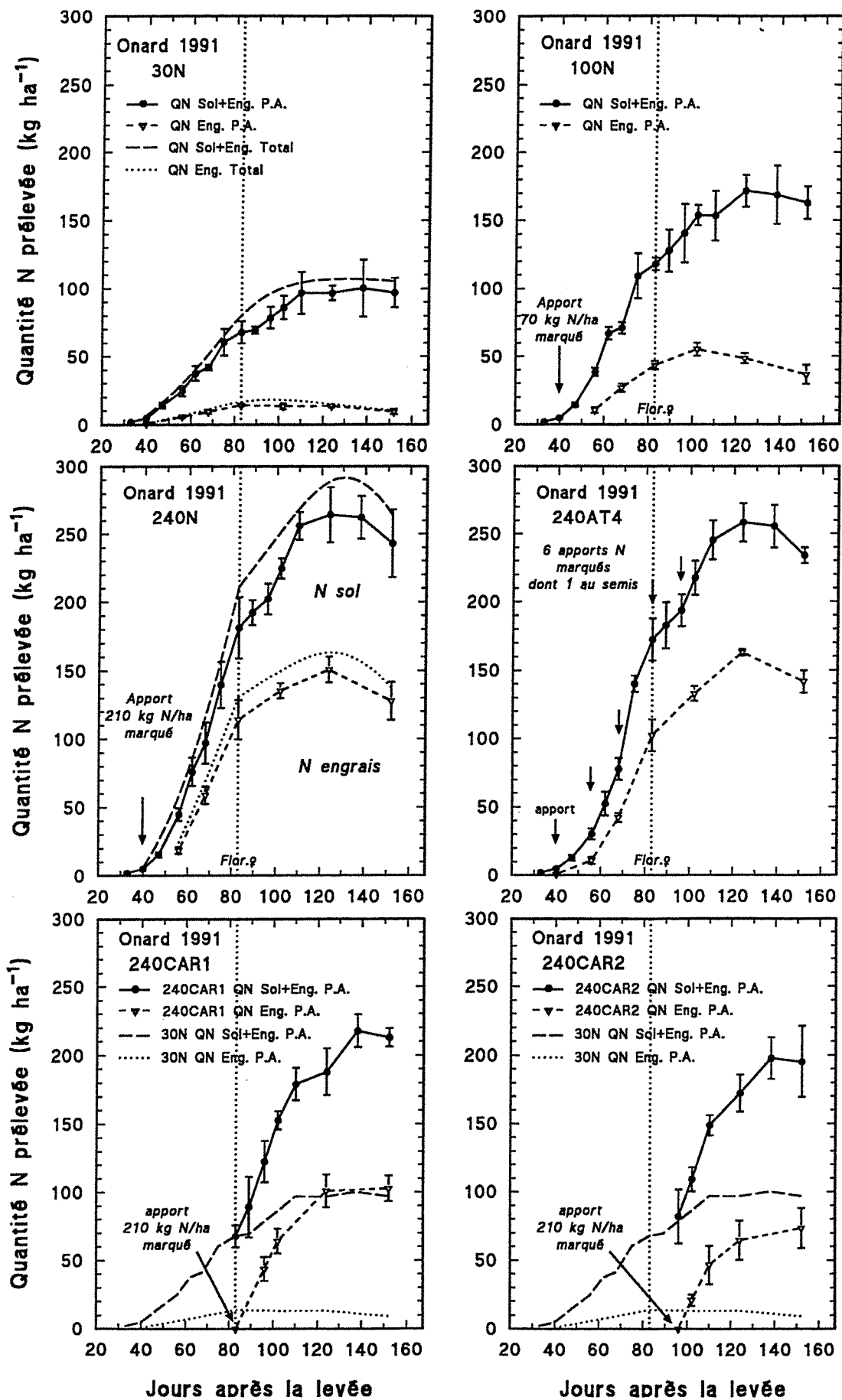


Figure 4.31 : Cinétiques de prélèvement d'azote par les parties aériennes (PA) et par la plante entière (Total : racines + parties aériennes) en provenance de l'engrais (QNengrais) et du sol (QNsol) sur les différents traitements azotés de l'essai Onard 1991.

Les apports tardifs (210 kg N marqué) réalisés après une forte carence azotée peuvent être assez bien valorisés (figure 4.29). L'apport à la floraison permet d'obtenir un CRU parties aériennes de 50 %. Le report au stade floraison + 14 jours donne un CRU de 35 %. Une dose mieux adaptée aux possibilités de récupération de la croissance en post-floraison aurait sans doute permis d'obtenir des CRU plus élevés.

b) Proportion d'azote dans la plante issue de l'engrais (Ndff)

La figure 4.30 présente l'évolution de la proportion d'azote dans la plante issue de l'engrais (Ndff) dans les parties aériennes. Pour les traitements doses N, les Ndff maximaux sont atteints entre le stade 16 feuilles et la floraison. Après cette phase, les Ndff diminuent progressivement jusqu'à maturité. Les Ndff mesurés dans les racines sont généralement légèrement plus faibles que ceux observés dans les parties aériennes (tableau 4.9). Pour le traitement 240N, le Ndff "technique" (plante entière et ensemble des apports) est de l'ordre de 70 % ce qui est assez élevé.

Le fractionnement retarde la date d'obtention de la valeur maximale des Ndff (figure 4.30). Les apports tardifs après une carence permettent d'obtenir des Ndff de 55 % sur 240CAR1 (proches de la valeur mesurée sur 240N au stade ensilage) et de 42 % sur 240CAR2.

c) Cinétiques de prélèvement de l'azote engrais

Les cinétiques de prélèvement d'azote par les parties aériennes (P.A.) et les parties aériennes + racines (sur les traitements 30N et 240N) en provenance de l'engrais (QNeng.) et du sol + engrais (QNsol+eng) sur tous les traitements sont présentées figure 4.31. Elles mettent en évidence que l'absorption de l'azote par la plante se fait en majorité à partir de l'engrais dans la période levée à floraison. Par exemple sur le traitement 240N, au stade 16 feuilles et à la floraison, près de 70% de l'azote total prélevé provient de l'engrais. Au stade ensilage et maturité, Neng représente seulement 62 et 56 % de l'azote prélevé.

L'apport d'engrais provoque une forte augmentation de la concentration du sol dans un horizon à très forte densité racinaire. Dans un premier temps la demande en N de la plante va être essentiellement satisfaite à partir de ce compartiment, au détriment de l'azote endogène du sol qui est réparti de manière plus homogène dans le profil. Au cours du temps, la concentration en Neng de la solution du sol dans l'horizon supérieur va s'appauvrir du fait du prélèvement des plantes, des migrations dans les horizons inférieurs, de l'immobilisation par la biomasse microbienne (Recous, 1988) et de la dilution provoquée par la minéralisation de l'azote organique. Les prélèvements d'azote non marqué vont donc augmenter en fin de cycle. Les différences de dynamique de l'azote issu de ces 2 compartiments peuvent expliquer des écarts d'estimation des CAU et des CRU (Machet, 1987).

Les quantités de N issus de l'azote endogène du sol (Ndfs : "Nitrogen derived from soil") sont assez peu influencées par les traitements : 83, 110, 100 et 95 kg N/ha (± 5 à 10 kg N/ha) sur 30N, 100N, 240N et 240AT4 si on prend en compte seulement les parties aériennes au stade ensilage. Avec les racines, les Ndfs sont de 92 et 111 kg N/ha sur 30N et 240N au stade ensilage et de 64 kg N/ha au stade floraison pour les 2 traitements. Cette faible influence de la dose d'engrais sur les fournitures en N du sol a été soulignée par Machet et al (1987).

Nous observons cependant que les Ndfs ont tendance à être supérieurs lorsque la plante n'est pas affectée par une très forte carence. Les observations sur les traitements 240CAR1 et 240CAR2 confirment cette tendance. L'arrêt précoce du fonctionnement de la plante, observé sur le traitement 30N, ne permet peut-être pas une bonne utilisation de l'azote endogène présent dans le profil. Il reste encore 32 ± 7 kg N minéral/ha dans le profil 0-90 cm à la floraison, sans que l'on puisse attribuer cette mauvaise utilisation à une insuffisance de profondeur d'enracinement : les racines prospectent l'horizon 60-90 cm, même sur 30N. L'effet d'une sur-minéralisation liée aux apports d'engrais ne peut pas être

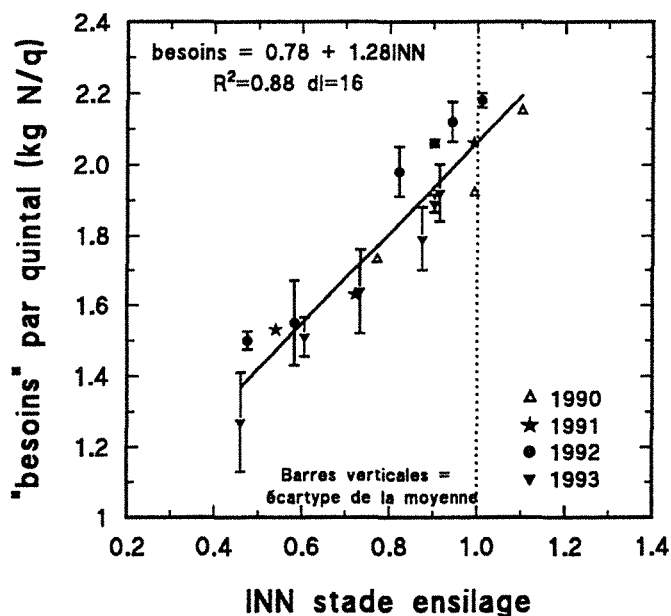
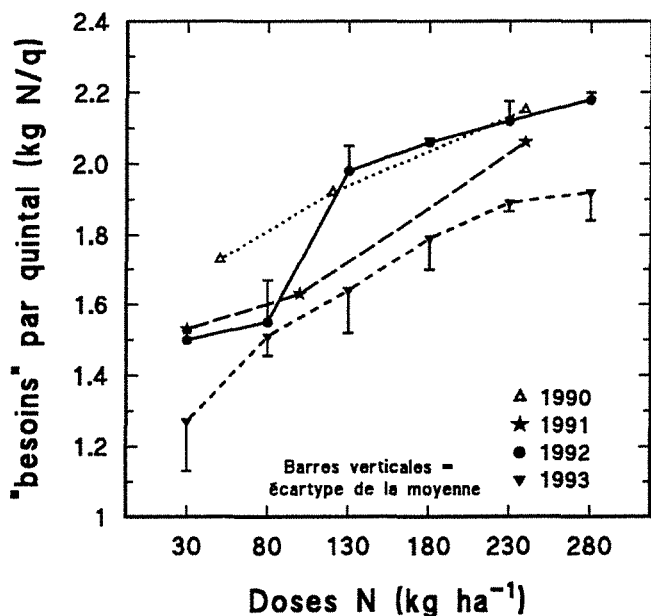


Figure 4.32 : Evolution des quantités d'azote nécessaires pour produire 1 quintal de grains ("besoins N/quintal") en fonction des doses d'azote.

Figure 4.33 : Relation entre INN au stade ensilage et les "besoins N/quintal".

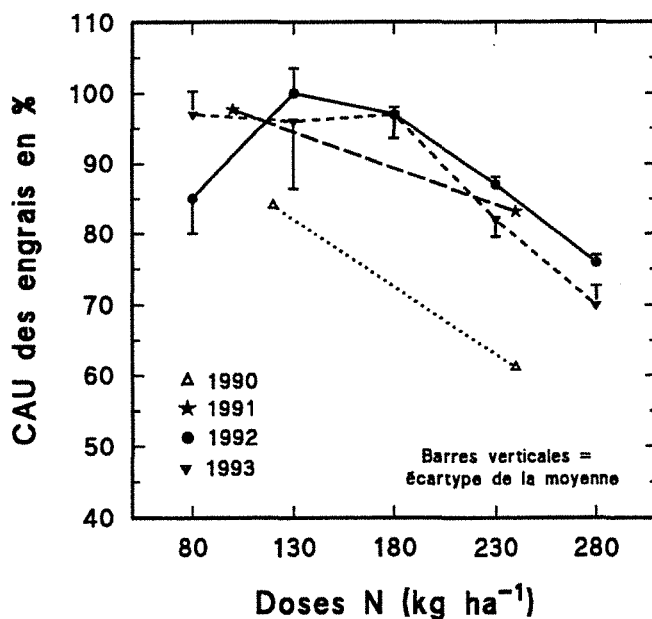


Figure 4.34 : Evolution des coefficients apparents d'utilisation (CAU) des engrais en fonction des doses d'azote - Onard 1990-1993.

complètement exclu, même si ce phénomène est très discuté (Jenkinson et al, 1985 ; Hart et al, 1986). Ce résultat nous conduit à prescrire l'utilisation de témoin 0 N très légèrement fertilisé (30 à 50 kg N engrais/ha au maximum) pour estimer les fournitures en N du sol dans les conditions pédo-climatiques où la disponibilité en N endogène est très faible.

4.5.3 CARACTERISATION DES PARAMETRES DU BILAN PREVISIONNEL DE LA FERTILISATION

A partir de l'ensemble des résultats des 4 années d'expérimentation, il est possible de dégager des références régionales pour calculer la fertilisation azotée des cultures de maïs.

a) Quantité d'azote nécessaire pour produire une unité de production

La quantité d'azote nécessaire pour produire un quintal de grains ("besoin par quintal" : b) correspond au rapport des quantités de N prélevées par la biomasse aérienne + racinaire et le rendement-grains. La figure 4.32 montre l'évolution des "besoins par quintal" en fonction des doses d'azote. Pour la dose optimale d'azote, les besoins moyens sont égaux à $2,06 \pm 0,10$ kg N/quintal. Ces valeurs confirment les préconisations actuelles pour les variétés tardives à potentiel de rendement élevé (2,0 à 2,1 - Desvignes, 1992). A l'optimum, les besoins par tonne de MSA produite sont de $11,1 \pm 0,9$ kg N/tonne de MSA.

Lorsque la dose d'engrais est réduite, les besoins diminuent progressivement. La figure 4.33 montre que cette diminution est proportionnelle à l'indice de nutrition. La contrainte azotée se traduit donc par une amélioration de l'efficacité pour l'azote. Elle s'accompagne cependant d'une réduction des teneurs en protéines dans les grains (diminution de 20 % en moyenne entre 30N et 230N), ce qui peut correspondre à une baisse qualitative de la production.

b) Coefficient Apparent d'Utilisation (CAU) des engrais

La figure 4.34 présente les CAU calculés pour chaque dose d'azote. Les erreurs sur les calculs de CAU sont assez importantes du fait du caractère synthétique de ce paramètre. On peut cependant dégager des tendances. Les valeurs des CAU sont à leur maximum pour les doses d'engrais juste inférieures ou égales à la dose optimale pour le rendement-grain. Les CAU se situent alors entre 90 et 100 %, excepté pour l'année 1990. Pour les doses d'engrais de 230-240 kg N/ha, la valeur moyenne de CAU est de 87 % (sans 1990). Lorsque la fertilisation azotée est supérieure à l'optimum, les CAU sont sensiblement plus faibles ce qui pourrait expliquer en partie les valeurs plus faibles pour 1990. Des observations similaires ont été reportées sur d'autres cultures (Machet et al, 1987).

Les valeurs des CAU sont légèrement supérieures à celles des CRU en 1991. Ce phénomène est assez général (Machet et al, 1987). Les CAU mesurés à Onard reflètent un bon comportement du système sol-plante, dû à l'absence de facteurs limitants importants autres que l'azote. Dans ce contexte et pour une fertilisation azotée "optimale", on pourrait préconiser une valeur moyenne de CAU de 85 %.

c) Fournitures d'azote par le sol

Ce terme est appréhendé normalement par la mesure de la quantité d'azote prélevée par une culture non fertilisée. Nous avons opté pour des témoins légèrement fertilisés de manière à ne pas trop pénaliser leur capacité d'interception de l'azote du sol. Les fournitures d'azote par le sol sont calculées en retranchant à la quantité totale d'azote prélevée, 50% de la dose d'engrais apportée sur les témoins (CRU = 50 %, ce qui est vérifié en 1991). Le risque d'erreur est faible si la dose apportée au semis est réduite.

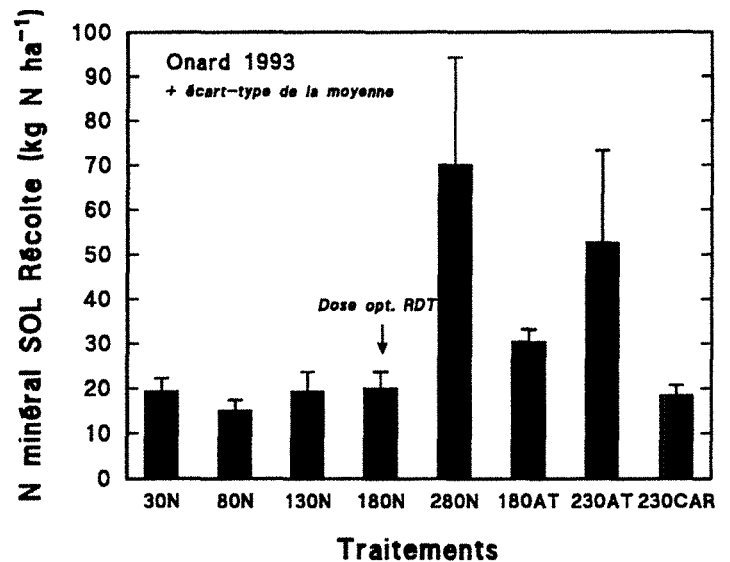
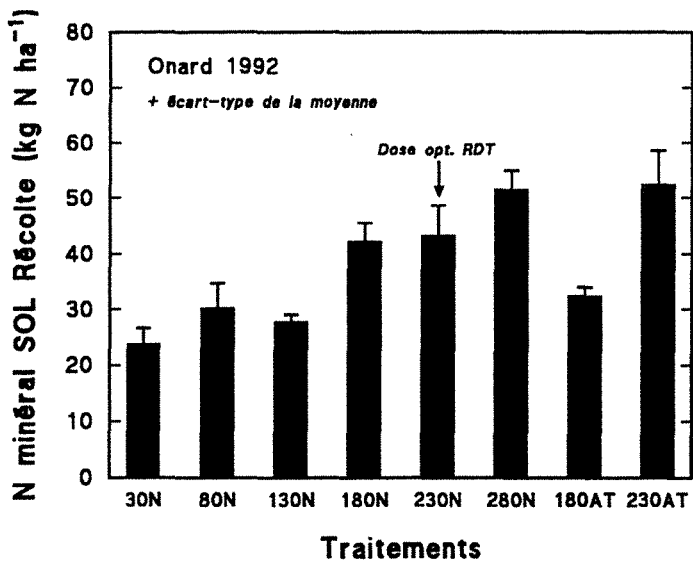
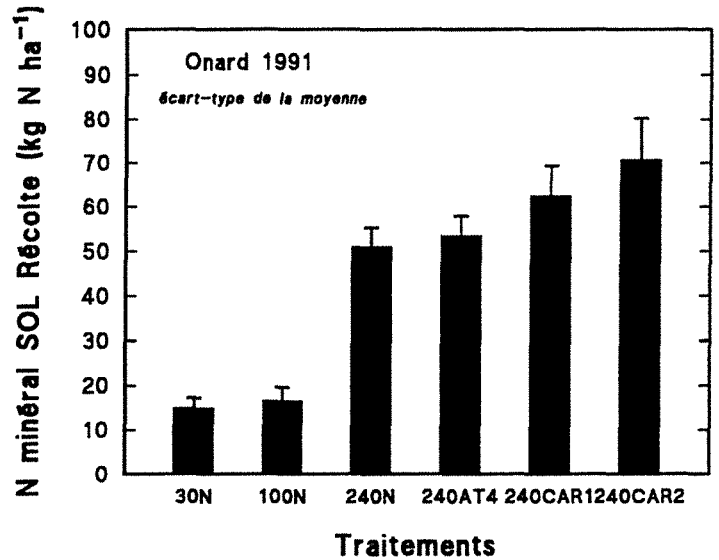
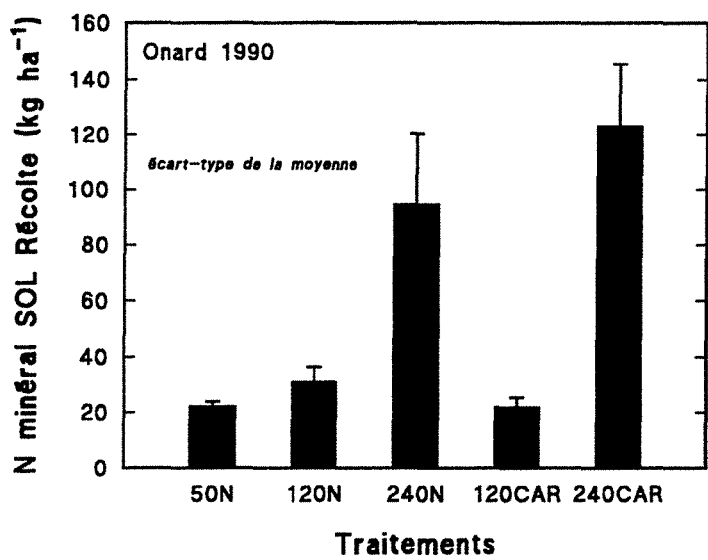


Figure 4.35 : Quantités d'azote minéral (kg N-NH₄ + N-NO₃) dans le sol (profil 0 - 0,90 m) à la récolte du maïs sur les différents traitements azotés - Onard 1990 à 1993.

Les fournitures d'azote par le sol (FS) sont de 180, 91, 71 et 66 kg N/ha en 1990, 1991, 1992 et 1993 respectivement. Les niveaux de FS sont assez peu influencés par les quantités d'azote minéral présent dans le profil au moment du semis : 72, 33, 27 et 53 kg N/ha en 1990, 1991, 1992 et 1993. La forte valeur de 1990 s'explique par la présence d'une culture intermédiaire de trèfle incarnat en 1989 et les températures élevées. En ne prenant pas en compte l'année 1990, les FS se situent autour de 76 kg N/ha. Si on intègre les résultats de 1994 (FS = 91 kg N/ha), les fournitures d'azote par le sol sont en moyenne de 80 kg N/ha pour des monocultures de maïs cultivées sur les sols sableux du Marsan. Ces valeurs peuvent être comparées aux 53 kg N/ha qui correspondent aux quantités d'azote provenant de la minéralisation de l'humus estimées par les équations présentes dans le logiciel AZOBIL. En considérant que 50 % des reliquats d'azote minéral présent dans le profil le jour du semis sont utilisés par la culture, les ordres de grandeurs entre les mesures de FS et les estimations données par AZOBIL sont similaires.

d) Azote minéral dans le sol à la récolte du maïs

Les quantités d'azote minéral qui restent dans le sol à la récolte (0 à 0,90 m) sont présentées **figure 4.35**. Les reliquats de Nminéral sont assez faibles (20 à 40 kg N/ha soit 1,5 à 3 mg N/kg de terre en moyenne sur le profil) quand la dose d'engrais est inférieure ou égale à la dose optimale vis-à-vis du rendement-grain. Au-dessus de l'optimum, ils augmentent fortement. Ces observations sont similaires à celles de nombreux auteurs. A noter cependant que les fortes pluviométries observées en septembre 1993 ont occasionné un début de lessivage avant nos mesures. De même, les plus fortes valeurs mesurées sur 240N en 1990 confirment que l'optimum se situait entre 120 et 180N comme nous l'avons déjà signalé. L'ensemble de cet azote minéral n'est pas forcément sujet au lessivage hivernal puisqu'une fraction peut être réorganisée par la biomasse microbienne. Ces mesures permettent toutefois d'appréhender les risques potentiels de pollution par les nitrates des eaux superficielles.

Le fractionnement des apports conduit globalement à des reliquats d'azote minéral du même ordre de grandeur que ceux mesurés sur la modalité classique. On observe des différences selon les modalités d'apport, mais les tendances ne sont pas toujours identiques. En tenant compte des résultats antérieurs (Plénet et al, 1990a), il nous paraît possible d'avancer l'hypothèse suivante. Pour des doses N optimales ou sub-optimales, le fractionnement conduit à des reliquats identiques à ceux mesurés sur les modalités d'apport classique. Quand la dose est supérieure à l'optimum, le fractionnement semble augmenter les reliquats, ce qui revient à remettre en question l'opportunité d'un des apports fractionnés. L'intérêt du fractionnement pour diminuer les risques de pollution est donc fonction de la maîtrise d'un outil de diagnostic du statut azoté de la culture permettant de décider de l'utilité d'un apport complémentaire.

Les apports correctifs conduisent à des reliquats d'azote minéral plus élevés (exceptée la valeur inexploitée de 1993) car les doses d'engrais ne sont pas adaptées au potentiel de croissance à venir.

synthèse : cinétiques de prélèvement d'azote

Pour une fertilisation proche de l'optimum, les quantités d'azote prélevées par les parties aériennes du maïs sont en moyenne de 260 ± 28 kg N/ha, dont 176 ± 27 kg N/ha dans les épis au stade ensilage. Les exportations d'azote par les grains sont ≈ 170 kg N/ha. A la floraison, la plante a absorbé 75 % du total mobilisé par les parties aériennes. Pratiquement 95 % du total est prélevé 25-30 jours après la floraison. Des prélèvements journaliers maximaux de 7 kg N/ha/jour en moyenne sont atteints dans les 3 semaines qui précèdent la floraison.

La contrainte azotée réduit de façon très marquée les *vitesse de prélèvement* calculées sur la période 15 feuilles-floraison femelle. Cette variable est la première indicatrice de l'installation d'une déficience.

En condition d'alimentation azotée non limitante, le *rapport entre les quantités d'azote accumulées dans le système racinaire et les parties aériennes* (QN_{MSR}/QN_{MSA}) évolue de 36 à 20 % lorsque la plante accumule ces 4 premières tonnes de MSA/ha. Ensuite la diminution du rapport de 20 % à 10 % au stade ensilage est proportionnelle à MSA :

$$MSA \in \{4 \text{ t/ha}, 25 \text{ t/ha}\} \quad \Delta (QN_{MSR}/QN_{MSA} \text{ en } \%) = -0,56 (\Delta \text{ MSA})$$

Une déficience azotée ralentit dans un premier temps la diminution du rapport QN_{MSR}/QN_{MSA} , mais au stade ensilage les valeurs sont similaires à celles observées sur le traitement 240N.

Les coefficients réels d'utilisation (CRU) des engrais sont de 55 % pour les apports réalisés au semis et de 78 % pour les apports au stade 10 feuilles lorsque l'on intègre le système racinaire. Les diminutions de 15 à 30 % des CRU en fin de cycle sont attribuées à des phénomènes d'exsudation racinaire et/ou à des pertes d'azote par voie gazeuse lors de la sénescence des plantes. Le fractionnement n'a pas modifié les CRU des engrais par rapport à la modalité classique dans l'expérience de 1991. La *proportion d'azote dans la plante issue de l'engrais (Ndff)* est de 70 % sur le traitement 240N. Les cinétiques de prélèvement des engrais azotés indiquent que dans la période 10 feuilles-floraison, environ 70 % de l'azote absorbé provient de l'engrais. La contribution de N endogène du sol augmente après la floraison.

Certains paramètres du bilan d'azote prévisionnel ont été précisés. Les "besoins" sont de 2,1 kg N pour produire un quintal de grains et de 11 kg N/t MSA. La contrainte azotée diminue les "besoins" par unité de production. A l'optimum, les coefficients apparents d'utilisation des engrais sont de 85 % dans ce contexte pédo-climatique. Les fournitures d'azote par les sols sableux du Marsan sont de 80 kg N/ha.

Lorsque la fertilisation est bien ajustée à la demande en azote du peuplement, les quantités d'azote minéral restant dans le sol à la récolte sont compris entre 20 et 40 kg N/ha. Le fractionnement conduit à des reliquats similaires à la modalité d'apport classique lorsque la dose totale d'engrais est \leq à la dose optimale pour le rendement. Un apport fractionné excédentaire augmente le reliquat de N dans le sol.

Tableau 4.9 : Répartition des assimilats (QMS en kg MS /ha et en %) et de l'azote (QN en kg N /ha et en %) dans les différents organes des parties aériennes du maïs à 2 stades : floraison femelle et maturité physiologique (humidité des grains < 32 %) selon 3 niveaux d'indice de nutrition azotée (INN).

Moyenne (\pm écart-type) des 3 années 1991 à 1993 - Onard.

Feuilles : limbes + gaines ; *Spathes* : spathes + pédoncules de l'épi + embryon épi à la floraison et P.A. : Parties Aériennes.

Indice Nutrition Azotée	Organes	FLORAISON				MATURITE			
		QMS		QN		QMS		QN	
		kg/ha	%	kg/ha	%	kg/ha	%	kg/ha	%
de 1,15 - à 1,00	Feuilles	4998 ± 712	44,2 $\pm 1,5$	109 ± 12	60,6 $\pm 1,2$	4305 ± 248	17,1 $\pm 0,9$	37 ± 4	15,3 $\pm 1,6$
	Tiges	5317 ± 645	47,1 $\pm 0,6$	48 ± 7	26,4 $\pm 2,6$	5251 ± 411	20,9 $\pm 1,5$	25 ± 2	10,4 $\pm 1,0$
	Panicules + Spathes	976 ± 241	8,6 $\pm 1,5$	24 ± 6	13,0 $\pm 1,9$	1110 ± 137	4,4 $\pm 0,6$	8 ± 2	3,4 $\pm 1,1$
	Rafles					1746 ± 57	6,9 $\pm 0,3$	6 ± 1	2,4 $\pm 0,4$
	Grains					12780 ± 361	50,7 $\pm 1,8$	166 ± 8	68,4 $\pm 1,8$
	<i>Total P.A.</i>		11292 ± 1497		180 ± 22		25191 ± 289		243 $\pm 6,5$
de 0,90 - à 0,75	Feuilles	4661 ± 626	45,4 $\pm 1,6$	86 ± 9	66,6 $\pm 2,5$	3952 ± 50	17,8 $\pm 0,7$	28 ± 3	15,7 $\pm 2,8$
	Tiges	4818 ± 790	46,8 $\pm 0,9$	27 ± 6	20,7 $\pm 1,9$	4820 ± 484	21,7 $\pm 2,8$	15 ± 1	8,7 $\pm 0,3$
	Panicules + Spathes	797 ± 148	7,8 $\pm 1,4$	17 ± 3	12,7 $\pm 0,8$	957 ± 216	4,3 $\pm 0,9$	7 ± 2	3,7 $\pm 1,0$
	Rafles					1519 ± 134	6,8 $\pm 0,4$	5 $\pm 0,5$	2,9 $\pm 0,4$
	Grains					10996 ± 811	49,4 $\pm 2,3$	122 ± 13	69,1 $\pm 2,6$
	<i>Total P.A.</i>		10276 ± 1479		130 ± 18		22244 ± 628		177 $\pm 12,9$
de 0,55 - à 0,50	Feuilles	3644 ± 344	48,2 $\pm 2,0$	40 ± 3	68,6 $\pm 4,5$	3185 ± 209	25,2 $\pm 2,1$	17 ± 4	19,9 $\pm 3,7$
	Tiges	3596 ± 602	47,2 $\pm 1,8$	12 ± 2	20,6 $\pm 1,6$	2862 ± 547	22,6 $\pm 4,5$	8 $\pm 0,5$	9,9 $\pm 0,5$
	Panicules + Spathes	352 ± 57	4,7 $\pm 0,3$	6 ± 2	10,8 $\pm 4,0$	514 ± 78	4,2 $\pm 0,4$	3 ± 1	4,1 $\pm 1,0$
	Rafles					781 ± 152	6,1 $\pm 1,0$	3 $\pm 0,5$	3,7 $\pm 0,6$
	Grains					5298 ± 469	41,8 $\pm 2,8$	53 ± 3	62,5 $\pm 2,0$
	<i>Total P.A.</i>		7592 ± 986		59 ± 3		12639 ± 451		85 $\pm 6,7$

4.6 REPARTITION ET REMOBILISATION DES ASSIMILATS ET DE L'AZOTE DANS LA PLANTE

4.6.1 EFFET DE LA FERTILISATION AZOTEE SUR LA REPARTITION DES ASSIMILATS ET DE L'AZOTE

L'objectif de cette étude est d'analyser les effets du niveau de nutrition azotée sur la répartition des assimilats et de l'azote au sein des différents compartiments de la plante. En 1991, 1992 et 1993 et pour 2 stades (floraison et maturité), les plantes ont été séparées en 6 compartiments : feuilles (limbes + gaines), tiges, panicules (à partir du dernier noeud de la tige), spathes (regroupant les spathes + pédoncule de l'épi + embryon de l'épi au stade floraison), rafle et grains. En 1993, les panicules et les spathes ont été regroupées. Pour alléger l'analyse des résultats, nous présenterons les moyennes calculées sur les 3 années et seulement 3 niveaux de nutrition azotée :

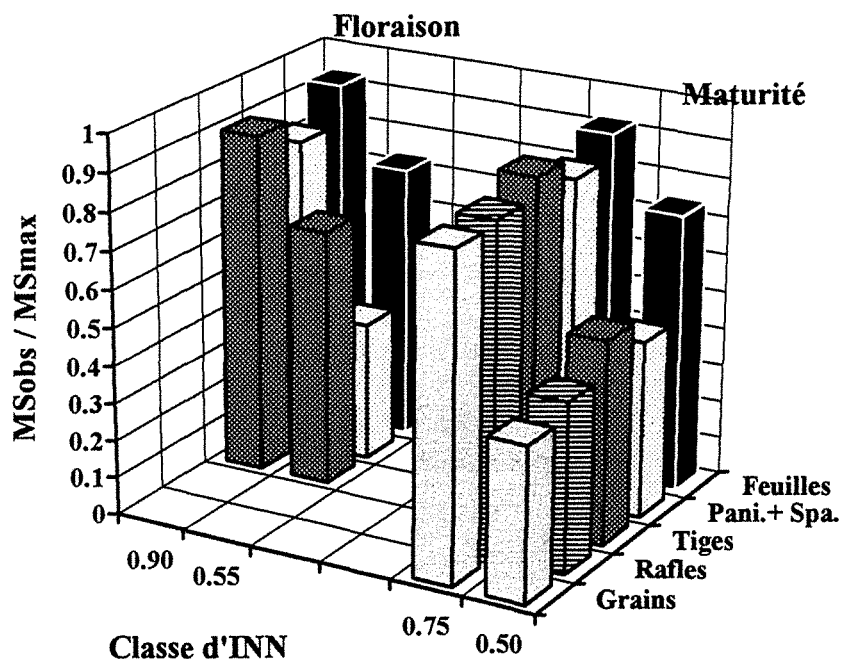
- non limitant : INN = 1,15 à la floraison et INN = 1,0 à maturité (traitements 240N, 230N et 280N en 1991, 92 et 93 respectivement),
- contrainte azotée modérée : INN = 0,90 à la floraison et INN = 0,75 à maturité (traitements 100N en 1991, 130N en 1992 et 130N). Elle s'exteriorise surtout en post-floraison.
- très forte contrainte azotée : INN = 0,55 et 0,50 à la floraison et à maturité (traitements 30N en 1991, 1992 et 1993).

Le **tableau 4.9** présente une synthèse des résultats. En l'absence de contrainte azotée, la tige est le compartiment végétatif le plus important en quantité de matière sèche (QMS) au stade floraison (47%) et à maturité (21%). Par contre, les quantités d'azote (QN) sont beaucoup plus élevées dans le compartiment feuilles, surtout à la floraison (60%). Les panicules représentent une partie peu importante de la plante (à titre indicatif 2,5 % des QMS et 3,4 % des QN à la floraison et 0,5 % des QMS et 0,4 % des QN à maturité) ce qui justifie notre regroupement avec un ensemble de petits organes spathes + pédoncules.

Les effets des contraintes azotées peuvent être appréhendés par les valeurs relatives (par rapport à N non limitant) des quantités totales de matière sèche et d'azote accumulées à la floraison et à maturité. La contrainte azotée modérée (INN = 0,90 à 0,75) réduit la croissance de 10 % et la quantité de N de 25-30 %. La forte déficience provoque une diminution de la croissance de 33 à 50 % suivant les stades et QN de 65 %. Les effets sur la répartition des assimilats et de l'azote peuvent donc être très différents.

L'intensité de la contrainte azotée modifie peu la *répartition de la quantité de matière sèche par organes* (**tableau 4.9** et **annexe 4.2**). Les différences s'observent seulement sur les traitements fortement déficitaires en azote. A la floraison, la diminution sensible du compartiment panicules + spathes (surtout les spathes) est en partie liée au retard phénologique de 2 à 3 jours occasionné par la carence (**figure 4.36**). A maturité, les fortes déficiences provoquent une augmentation de la part du compartiment feuilles qui passe de 17 % à 25 %, alors que les proportions des autres compartiments végétatifs ne sont pratiquement pas modifiées. La proportion de MS dans le compartiment grain passe à l'inverse de 51 % à 42 %. Les modifications dans la répartition des assimilats sont donc faibles alors que la diminution relative de la croissance peut atteindre 50 %. On note cependant une réduction sensible de l'indice de récolte sous forte contrainte azotée.

Quantité relative de matière sèche par organe (MSobs/MSmax)



Quantité relative d'azote par organe (QNobs/QNmax)

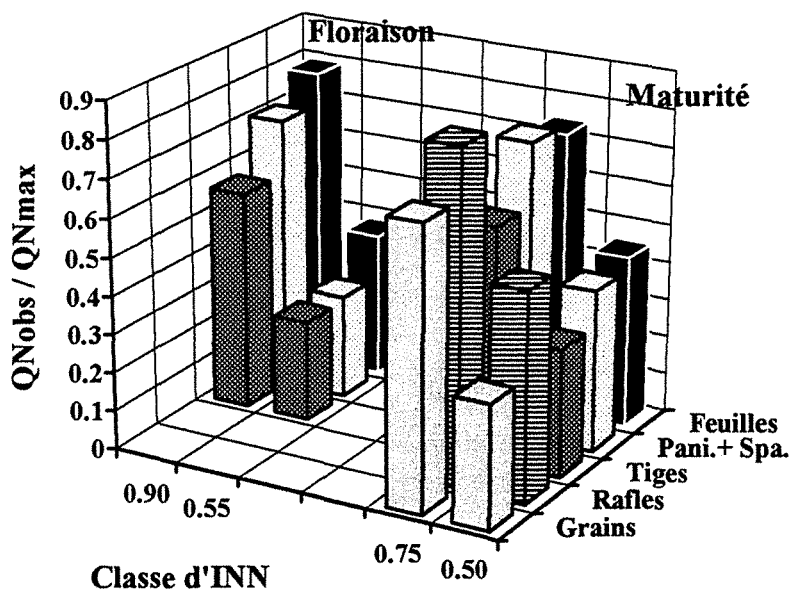


Figure 4.36 : Quantité relative de matière sèche par organe (MSobs/MSmax) et quantité relative d'azote par organe (QNobs/QNmax). MSmax et QNmax : valeurs mesurées sur les traitements INN > 1 (230-240 kg N/ha). MSobs et QNobs : valeurs mesurées pour une contrainte azotée modérée (INN = 0,90 à la floraison et INN = 0,75 à maturité) ou forte (INN = 0,50).

Répartition des quantités d'azote par organe. A la floraison, une contrainte azotée modérée ou forte augmente la part du compartiment feuilles et diminue corollairement la part des tiges. Ceci semble confirmer que la plante stocke de l'azote labile (acides aminés, nitrates,...) dans le compartiment tige seulement en condition d'alimentation azotée non limitante. Elle alloue prioritairement l'azote vers les fonctions métaboliques essentielles qui se déroulent dans les limbes (protéines foliaires participant aux processus photosynthétiques) dès la moindre réduction de l'offre en azote. Les QN relatifs des feuilles sont de 0,37 et 0,79 pour des INN de 0,55 et 0,90, alors qu'ils sont de 0,25 et de 0,56 pour les tiges (**figure 4.36**). A maturité, les forts déficits augmentent la proportion de N restant dans les feuilles (15 % à INN = 1 ; 20 % à INN = 0,50) et diminuent la part de N dans les grains (de 68 % à 63 %). La participation des autres compartiments dans l'accumulation de l'azote est pratiquement non modifiée.

Cette analyse montre que malgré les très fortes diminutions de quantités d'assimilats et d'azote accumulées par les différents traitements, leurs répartitions au sein des différents compartiments sont relativement réduites. Des résultats similaires ont été décrits par Ta et Weiland (1992).

4.6.2 EFFET DE LA FERTILISATION AZOTEE SUR LA REMOBILISATION DES ASSIMILATS ET DE L'AZOTE

a) Remobilisation des assimilats

L'étude de la remobilisation de la matière sèche est réalisée à partir de l'évolution des quantités de matière sèche dans les parties non épis (PNE) en post-floraison. En l'absence de marquage, ce sont donc des transferts apparents. Les erreurs relatives affectent ce type d'analyse car les différences entre 2 dates de mesures sont assez faibles. Les quantités de matière sèche accumulées dans les PNE après la floraison représentent en moyenne $2,0 \pm 1,1$ t/ha pour N non limitant, $1,5 \pm 0,7$ t/ha pour les traitements 100-130N et $0,8 \pm 1,2$ t/ha sur les traitements 30-50N. Exprimé en % par rapport à la MSA floraison, ceci correspond à un accroissement de 17 ± 11 %, 8 ± 8 % et 12 ± 16 %. D'après ces résultats, les plantes continueraient donc à accumuler de la matière sèche dans le compartiment PNE même sous très forte contrainte azotée.

Les quantités d'assimilats remobilisées des parties végétatives vers l'épi sont d'environ 2,1-2,7 t/ha. Les quantités de MS remobilisées vers l'épi représentent 22 ± 5 % à 230N, 20 ± 9 % à 130N et 26 ± 8 % à 30N des quantités de MSA accumulées à la floraison. La carence ne modifie pas sensiblement les taux de remobilisation de la MS. La proportion de carbone de l'épi issue de la remobilisation est en moyenne de 17 % lorsque la contrainte azotée est absente ou faible ($17-18 \pm 5$ % à 130 et 230N). Le tiers du carbone de l'épi est issu de la remobilisation (33 ± 14 %) dans le cas des déficiences importantes.

Par différence, nous pouvons aussi estimer que seulement 5-7 % du carbone accumulé avant la floraison dans les parties végétatives participent au remplissage des épis lorsque l'alimentation azotée n'est pas trop limitante. Dans le cas de forts stress N, la remobilisation du C peut atteindre des valeurs de 13 %.

Discussion. Lorsque la nutrition azotée est optimale, le taux apparent de remobilisation du carbone correspond approximativement à 20 % de la biomasse aérienne mesurée à la floraison. Cette remobilisation s'effectue surtout à partir des assimilats accumulés dans les parties végétatives pendant les 15 à 20 jours qui suivent la floraison. Au cours de la période de latence des grains, l'épi représente un puits de faible taille. Les assimilats sont donc stockés dans la tige pour une grande part sous forme de glucides solubles (Below et al., 1981 ; Cliquet et al, 1990 ; Daynard et al, 1969 ; Hume et Campbell, 1972 ; Setter et Meller, 1984). Le carbone fixé avant la floraison, généralement inclus dans des compartiments structuraux, participe pour environ 6 % à la croissance des épis. Des valeurs similaires ont été observées dans d'autres situations (Cliquet, 1989 ; Simmons et Jones, 1985). La croissance des grains est donc essentiellement dépendante de l'activité photosynthétique de la culture en post-floraison.

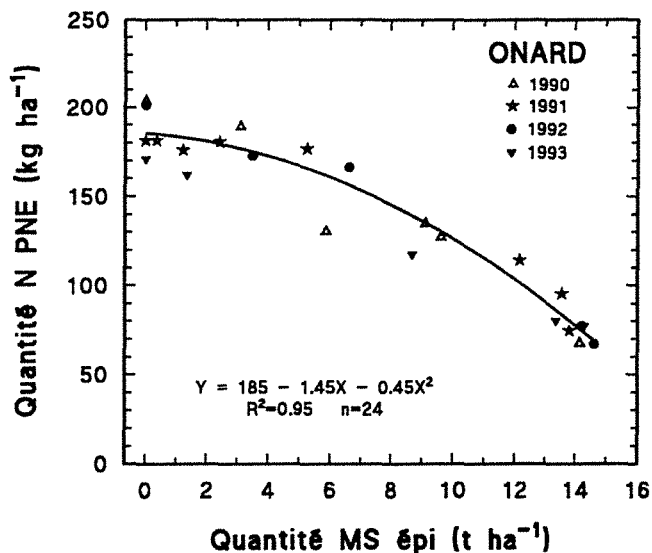


Figure 4.37 : Relation entre la quantité d'azote dans les Parties aériennes Non Epical (PNE) et la quantité de matière sèche accumulée dans l'épi sur la période floraison - maturité. Traitements N non limitant.

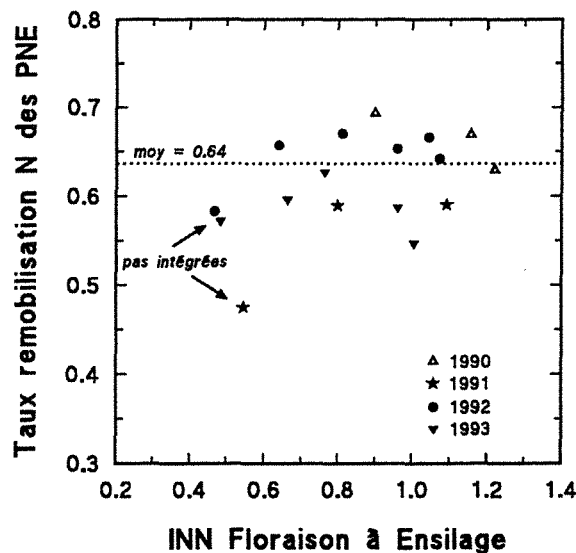


Figure 4.38 : Taux apparents de remobilisation de l'azote (quantités N remobilisées/quantités N dans les parties aériennes à la floraison- PNE) en fonction de l'indice de nutrition azotée moyen, calculé par intégration sur la période floraison à ensilage.

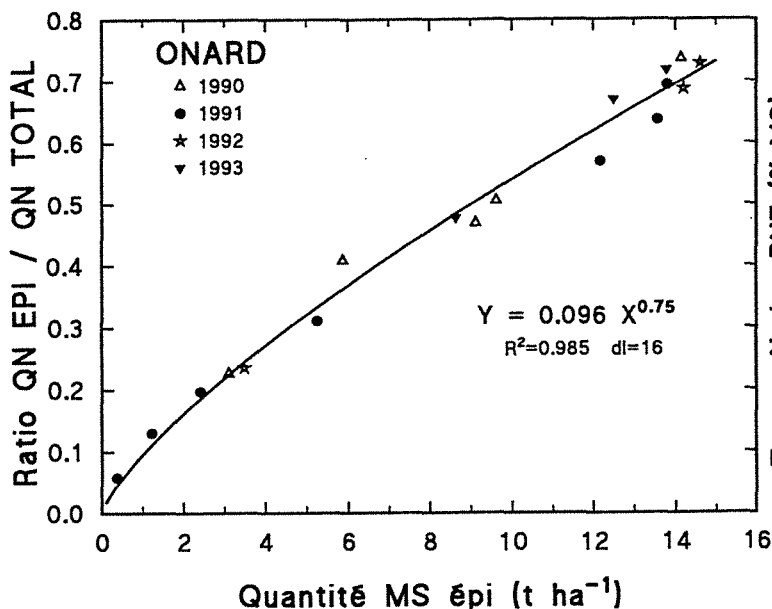


Figure 4.39 : Relation entre le rapport QNépi/QNMSA (quantité N dans les épis/quantités de N dans les parties aériennes totales) et la quantité de matière sèche accumulée dans l'épi de la floraison à maturité. Traitements "N non limitant" ..

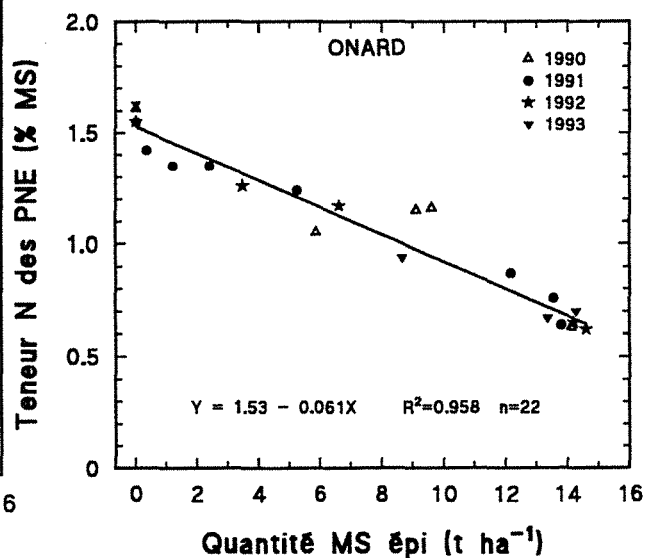


Figure 4.40 : Evolution de la teneur en azote des parties végétatives (PNE) en fonction de l'accumulation de la matière sèche dans l'épi sur la période floraison-maturité.

Dés contraintes azotées modérées ne modifient pas sensiblement ces valeurs. Par contre, les fortes carences provoquent une diminution très marquée de la photosynthèse en post-floraison ce qui augmente dans l'épi la proportion de carbone issue de la remobilisation des parties végétatives.

b) Remobilisation de l'azote

Résultats des transferts apparents de l'azote dans la plante.

A partir de la floraison, on observe une diminution des quantités d'azote accumulées dans les parties végétatives. Les flux de remobilisation sont de $1,2 \pm 1,0$ kg N/ha/jour en moyenne sur la période floraison à floraison + 20 jours pour les traitements non limitants. Les flux d'azote vers l'épi sont sur cette même période de $3,3 \pm 0,8$ kg N/ha/j. L'azote absorbé dans le sol représente donc les 2/3 de la demande des épis. Après le stade SLAG, les flux moyens de remobilisation sont de $2,5 \pm 0,5$ kg N/ha/j., alors que les flux totaux d'azote vers l'épi sont de $3,5 \pm 0,7$ kg/ha/j. L'intensification de la remobilisation dans la deuxième partie de la période de remplissage des grains a été soulignée par Feller et al. (1977) et Reed et al. (1980). La **figure 4.37** montre l'évolution des quantités de N dans les PNE en fonction des quantités de MSépi accumulées pour les traitements N non limitants. Au cours de l'accumulation de 14 t MSépi/ha, la plante remobilise environ 110 kg N/ha des PNE vers l'épi.

Le compartiment feuille (limbe + gaine) perd 65 ± 4 % de l'azote mobilisé à la floraison. La tige *stricto sensu* perd 46 ± 12 % de son azote entre la floraison et le stade maturité. Les quantités remobilisées du compartiment feuilles (72 ± 12 kg N/ha) sont beaucoup plus importantes que celles des tiges (22 ± 8 kg N/ha). Ta et Weiland (1992) montrent que le compartiment limbe et tiges (tiges + gaines) participent pour environ 45 % chacun à l'alimentation en N de l'épi. La divergence des résultats s'explique par la constitution de compartiments différents : tige *stricto sensu* + gaines pour Ta et Weiland. L'azote de la tige est cependant considéré comme une réserve rapidement mobilisable (Crawford et al., 1982).

Les taux de remobilisation de l'azote (quantités remobilisées/quantités dans les PNE à la floraison) ne sont pas fortement modifiés par les INN moyens calculés sur toute la période de remplissage des épis (**figure 4.38**). Malgré une certaine variabilité inter-annuelle, les plantes remobilisent en moyenne vers l'épi 64 ± 4 % de l'azote accumulé à la floraison pour des INN compris entre 0,60 et 1,2. Des carences azotées très fortes (INN < 0,6) semblent réduire ces taux de remobilisation d'azote. La quantité d'azote remobilisée à partir du système racinaire est de 5 à 10 kg N/ha suivant les traitements en 1991 (soit ≈ 10 % du total de l'azote remobilisé). Ces résultats sont similaires à ceux observés par Ta et Weiland (1992). L'azote remobilisé à partir du système racinaire ne modifie pas sensiblement les valeurs des taux de remobilisation.

Dans l'épi, le pourcentage d'azote issu des remobilisations (70 ± 5 %) n'est pas modifié par le statut azoté des plantes. Des participations aussi importantes de N remobilisé dans les épis ont été observées par Ta et Weiland (1992) en utilisant du 15N. Elles pourraient être dues à la variété et aux conditions du milieu permettant une forte fixation de carbone en post-floraison. En effet, de fortes différences génotypiques, en interaction avec le milieu, semblent expliquer la gamme des valeurs de remobilisation citées dans la littérature (Beauchamp et al., 1976 ; Below et al, 1981 ; Swank et al., 1982)

La **figure 4.39** présente pour les traitements non limitants l'évolution du rapport QNépi/QNMSA en fonction de la biomasse épi en post-floraison. Une relation d'allométrie permet d'expliquer 98 % de la variance. Connaissant la quantité de MSépi accumulée, nous pouvons donc estimer la proportion de l'azote dans le compartiment épi. Sous contrainte azotée modérée, le rapport QNépi/QNMSA mesuré au stade ensilage n'est pratiquement pas modifié (72 ± 2 %). Pour des INN < 0,60, ce ratio est égal à $64,6 \pm 1,4$ %. Cette diminution traduit la moins bonne aptitude du maïs à transférer l'azote vers l'épi du fait de l'arrêt des flux d'assimilats engendré par l'altération du système photosynthétique.

Discussion

Les mécanismes de remobilisation de l'azote viennent en compétition avec le maintien d'un pool d'azote foliaire important pour assurer une activité photosynthétique élevée, génératrice des assimilats pour l'épi. On considère que 50 à 60 % de l'azote total des feuilles est associé au chloroplaste. Pour le maïs, 80 à 85 % de N remobilisé des feuilles vers les grains provient des chloroplastes (Hageman, 1986). De ce fait, la remobilisation est parfois considérée comme un phénomène "autodestructif" (Sinclair et De Wit, 1975 ; Tsai et al., 1986). Même sous une alimentation azotée minérale non limitante, l'activité de la nitrate-réductase des feuilles diminue rapidement au cours de la phase reproductrice, ne permettant pas une alimentation suffisante en azote réduit des grains (Reed et al, 1980). Par contre, l'activité protéolytique augmente fortement, notamment dans les tiges (Cliquet et Morot-Gaudry, 1989) qui ne présentent pas d'activité nitrate réductase (Below et al, 1981), mais une forte activité glutamine synthase en post-floraison (Ta, 1991). La glutamine représente la forme biochimique principale sous laquelle l'azote est transféré de la tige vers les grains (Raczynska-Bojanowska et al, 1986). Au cours de cette période, le métabolisme de la plante s'oriente progressivement vers une diminution de l'utilisation de l'azote exogène (N minéral) et une augmentation des capacités à remobiliser N des parties végétatives.

Pour une nutrition azotée faiblement limitante, les quantités d'azote accumulées dans les parties végétatives peuvent atteindre des niveaux assez importants. Pendant la période de remplissage de l'épi, la plante va gérer au mieux ce stock pour préserver à la fois sa capacité photosynthétique (\Rightarrow N foliaire) et la demande en N de l'épi. L'adaptation de la plante à la contrainte se fait par une diminution progressive des flux de C et N, tout en mettant en place des mécanismes préservant au maximum les grandes fonctions métaboliques (Khamis, 1990). Ceci se traduit par une augmentation de l'efficacité de l'azote exprimée en terme de CO_2 assimilé par unité photosynthétique (Khamis, 1990).

Pour les carences sévères, après une période d'adaptation à la contrainte, les transferts de N vers l'épi diminuent fortement les teneurs en N des parties végétatives. Les grandes fonctions métaboliques sont perturbées entraînant l'arrêt des transferts d'assimilats vers l'épi. Tsai et al. (1984) ont montré que l'absence de zéïne (protéine la plus importante dans les grains de maïs) provoque un arrêt de l'accumulation des assimilats dans le grain.

On peut s'interroger sur l'existence d'une teneur minimale en azote au-dessous de laquelle les parties végétatives ne peuvent plus transférer de l'azote vers l'épi. L'azote restant dans les PNE serait alors de l'azote associé aux composants structuraux des organes. Pour les traitements non limitants en azote, une relation linéaire existe entre la quantité de MSépi et la teneur en N des PNE (**figure 4.40**).

Sur les traitements très limitants en N, une étude comparative des cinétiques de remplissage en MS des épis et des teneurs en N dans les PNE montre que les transferts cessent pour des teneurs comprises entre 0,40 et 0,50 % N dans les PNE. Nous retiendrons une valeur de 0,45 % N tout en sachant que cette teneur moyenne des parties végétatives cache un différentiel important entre les compartiments de la plante. Les teneurs limites se situent vers 0,60 % N dans les feuilles et 0,35 % N dans les tiges.

Dans les traitements sub-optimaux, les teneurs minimales observées dans les PNE à l'arrêt du remplissage des grains sont voisines 0,60 % N. La teneur limite semble être fonction des vitesses de remobilisation. Il est probable qu'à ces niveaux de remobilisation, on se situe aux frontières entre compartiment métabolique et compartiment structural, leur définition étant sans doute plus liée à des vitesses (activités protéolytiques,...) qu'à des concentrations d'azote.

Connaissant la teneur minimale en N des PNE, on peut estimer les quantités d'azote théoriquement remobilisables vers l'épi. Par exemple, pour une production de 12 t MSA/ha à la floraison avec une teneur de 1,5 % N (180 kg N/ha), la quantité maximale remobilisable vers l'épi est de 126 kg N/ha [$180 - (12\text{t/ha} \cdot 0,45\%N)$]. Dans des conditions moins extrêmes, on peut plutôt espérer une remobilisation de 108 kg N/ha [$(180 - (12\text{t/ha} \cdot 0,60\%N))$].

Synthèse : Répartition et remobilisation de l'azote dans la plante

A la floraison, la tige *stricto sensu* représente 47 % des quantités totales de MS des parties aériennes, mais 60 % de l'azote est réparti dans le compartiment feuilles (limbes+gaines). La contrainte azotée modifie faiblement la répartition des assimilats et de l'azote dans les différents compartiments. Les modifications les plus sensibles sont une diminution du compartiment MS_{grain} à maturité et une augmentation de la proportion d'azote dans les feuilles à la floraison et à maturité.

La contrainte azotée ne modifie pas les taux apparents de remobilisation de la matière sèche des parties végétatives vers l'épi. Toutefois, elle augmente la proportion de carbone de l'épi qui est issue de la remobilisation. Le carbone fixé avant la floraison est faiblement remobilisé vers l'épi (6 % si N non limitant, 13 % si N très limitant).

La remobilisation de l'azote des parties végétatives vers l'épi s'accélère dans la phase de remplissage des grains. Le compartiment "feuilles" perd 65 % de son azote entre la floraison et la maturité et les tiges *stricto sensu* environ 46 %. Les taux de remobilisation sont en moyenne de 64 % pour des INN compris entre 0,6 et 1,2. Des diminutions de ces taux sont seulement observées pour des INN < 0,60. Près de 70 % de l'azote de l'épi à maturité est issu de la remobilisation. L'évolution du rapport QN_{épi}/QN_{MSA} en fonction de l'accumulation de MS_{épi} suit une loi d'allométrie. Au stade ensilage, ce rapport est de 72 % pour des INN compris entre 1 et 0,60. Avec des INN < 0,60, le ratio est égal à 65 %.

La teneur minimale en azote au-dessous de laquelle les parties végétatives ne peuvent plus transférer de l'azote vers l'épi se situe apparemment $\approx 0,45$ % N. Mais pour des traitements sub-optimaux, les flux de N vers l'épi peuvent être légèrement limitants pour l'accumulation de MS lorsque la teneur est voisine de 0,60 % N dans les parties végétatives.

La remobilisation de l'azote des parties végétatives vers les grains est un processus important dans le fonctionnement du couvert si on tient compte des quantités d'azote ainsi transférées (110 kg N/ha). La remobilisation de l'azote des chloroplastes vient en compétition avec le maintien d'un pool d'azote foliaire pour assurer l'activité photosynthétique indispensable au remplissage en C des grains. La contrainte azotée, en augmentant cette compétition, va accélérer le processus d'autodestruction de la plante.

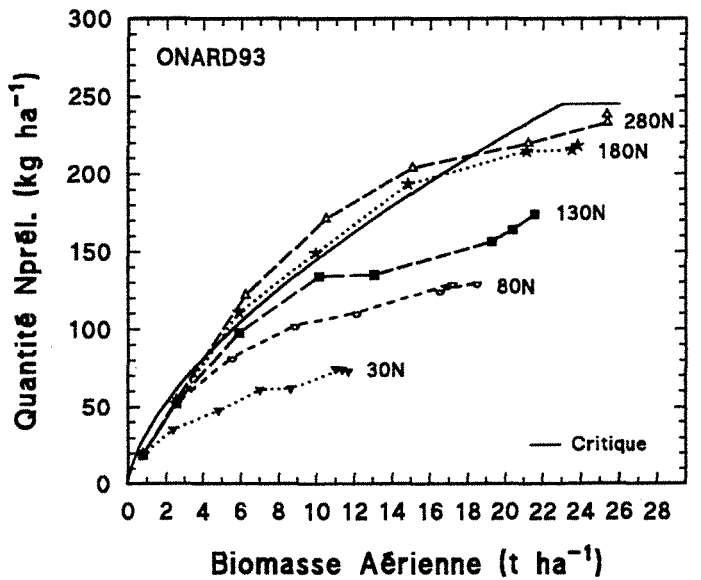
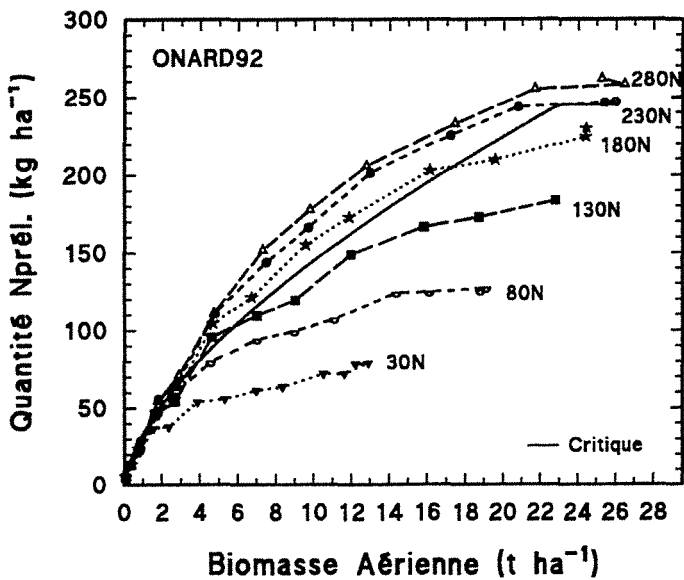
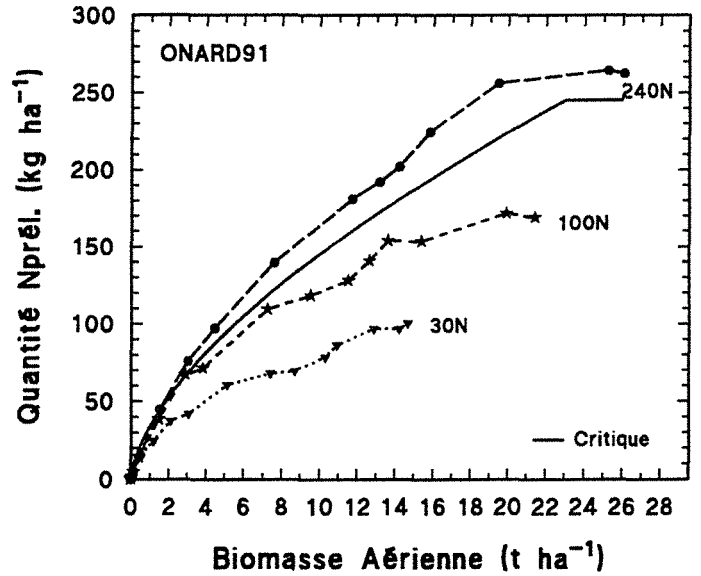
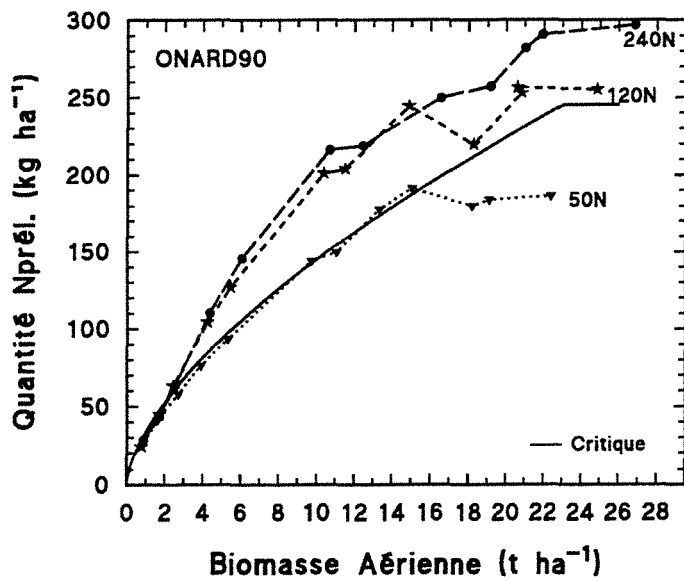


Figure 4.41 : Quantité d'azote prélevée par les parties aériennes du maïs en fonction de la biomasse accumulée. Effets des traitements "doses" d'azote. Comparaison avec la courbe de prélèvement critique : $Q_{Nprél_{crit}} = 34 MSA^{0.63}$

4.7 DETERMINATION D'UNE "DEMANDE CRITIQUE" EN AZOTE POUR LA CROISSANCE

4.7.1. DEMANDE CRITIQUE POUR LA CROISSANCE AERIENNE

a) Signification de la demande critique

Plutôt que de fixer une cinétique de "besoins optimaux", il est plus intéressant de définir la fonction "demande" en azote par les parties aériennes à partir de la croissance, celle-ci pouvant être modélisée en fonction de la température et du rayonnement disponible.

De la relation d'allométrie entre la teneur en N et la biomasse aérienne : $N\% = 3,40 \text{ MSA}^{-0,37}$, on peut déduire la relation entre la quantité N prélevée et la croissance (relation 3.2, chapitre 3) :

$$QN_{\text{prél}_{\text{crit}}} = 34 \text{ MSA}^{0,63} \quad [4.15]$$

où $QN_{\text{prél}_{\text{crit}}}$: quantité d'azote prélevée par les parties aériennes en kg ha^{-1} ; MSA : quantité de matière sèche aérienne en t ha^{-1} ; 34 kg N ha^{-1} correspond à la quantité d'azote nécessaire à l'élaboration de la première tonne de MSA et 0,63 est le coefficient d'allométrie entre l'azote prélevé et l'accumulation de la matière sèche dans les parties aériennes.

La relation est utilisable de 1 t ha^{-1} à 22 t ha^{-1} . L'extrapolation pour des valeurs supérieures peut poser problème car l'accumulation de N n'est jamais asymptotique avec cette formule alors qu'en réalité, la mobilisation atteint un maximum dans les 30 jours qui suivent la floraison. Avec une variété de type Volga, les limites d'utilisation de la relation [4.15] pourraient être fixées à $600 \text{ }^\circ\text{C.j.}$ après la floraison (environ $1550\text{-}1600 \text{ }^\circ\text{C. j}$ depuis le semis), soit une production moyenne de biomasse de 23 t ha^{-1} . Sur la période levée à 1 t MSA ha^{-1} , on peut s'attendre aussi à une petite distorsion entre les valeurs expérimentales et le modèle. Pour des raisons de diagnostic, nous avons fixé la teneur critique en N comme une constante égale à $3,40 \text{ \% N}$ au cours de cette période. Les teneurs en azote dans les semences étant voisines de $1,5 \text{ \% N}$, il est indéniable que pendant une certaine période l'évolution de la teneur en azote de la jeune plantule est loin d'être une constante.

La quantité d'azote prélevée, déterminée par le modèle, correspond à la quantité que la plante doit absorber pour ne pas induire une diminution de la croissance instantanée. En couplant cette relation avec le modèle de croissance potentielle, on peut déterminer la "demande" en azote strictement nécessaire pour que la nutrition azotée ne soit pas une contrainte. En d'autres termes, on peut calculer les besoins instantanés d'azote par unité de matière sèche potentiellement permise par le climat et le génotype pour que la nutrition azotée soit "optimale" pour la croissance instantanée.

b) Réserve d'azote dans les parties végétatives : signification biologique ?

La **figure 4.41** présente les prélèvements d'azote mesurés sur les traitements doses N ainsi que la courbe de prélèvement critique, en fonction de la biomasse aérienne. Comme prévu, les traitements qui ont une croissance non potentielle passent tous au-dessous de la courbe critique. Par contre, les traitements qui permettent d'obtenir les rendements "optimaux" ne sont pas confondus à la courbe critique. Ils se situent toujours plus ou moins largement au-dessus, ce qui traduit une accumulation excédentaire d'azote dans

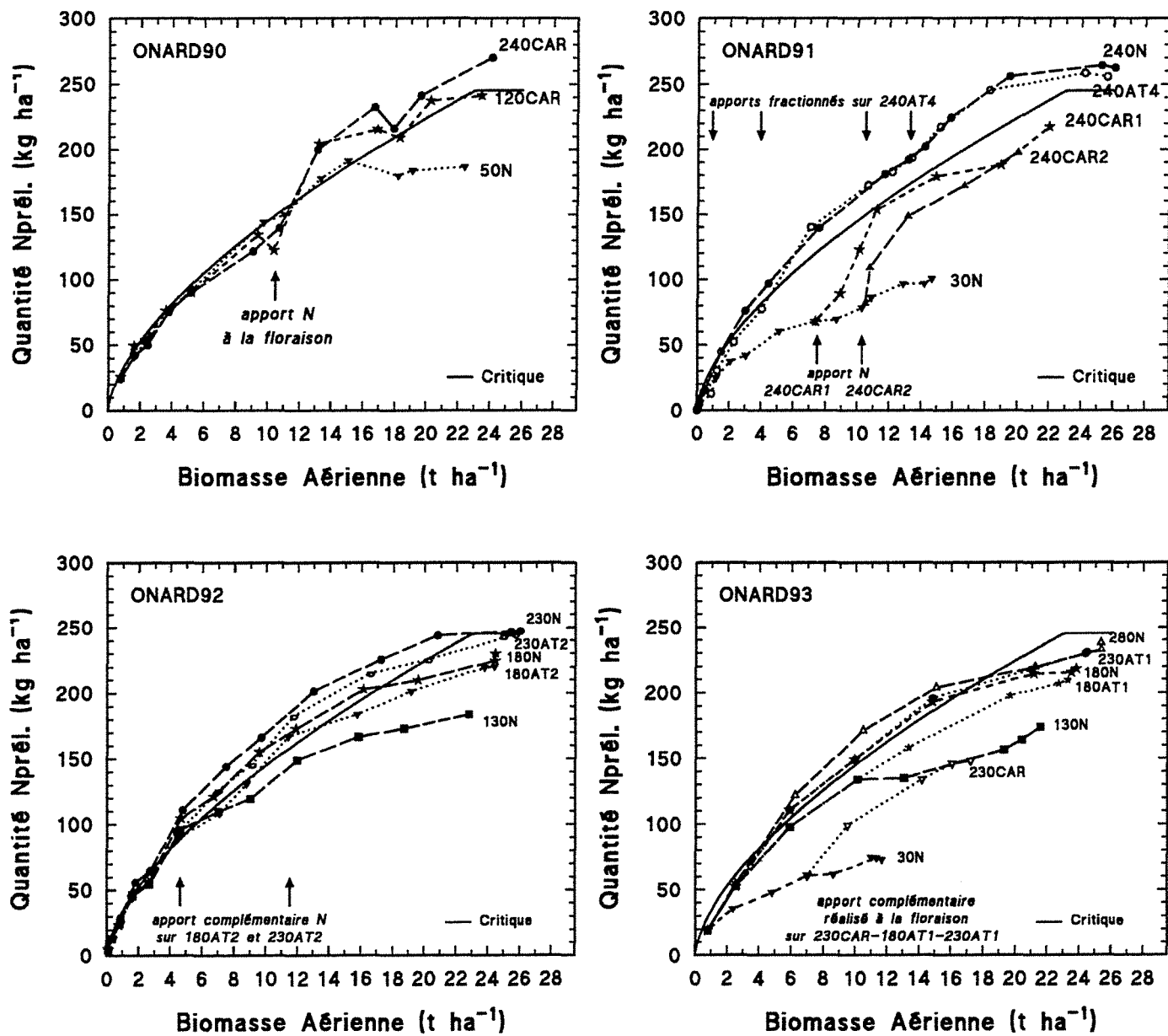


Figure 4.42 : Quantité d'azote prélevée par les parties aériennes du maïs en fonction de la biomasse accumulée. Effets des traitements "modalités d'apport" de l'azote. Comparaison avec la courbe de prélèvement critique : $QN_{prél_{crit}} = 34 MSA^{0.63}$

les parties aériennes par rapport à la croissance instantanée ("consommation de luxe" ?). Ce pool d'azote sert de réserve pour la période de remplissage des grains.

On peut cependant s'interroger sur la signification de ce stockage temporaire. Deux hypothèses peuvent être discutées :

- ↳ L'anion nitrate, non toxique pour la plante lorsqu'il est accumulé en grandes quantités dans les vacuoles, est le seul anion vraiment disponible dans le milieu pour équilibrer l'absorption des cations. Il interviendrait aussi comme osmoticum pour assurer la turgescence cellulaire (Khamis, 1990 ; Salsac et al., 1987). Ce rôle pourrait nécessiter des quantités de N supérieures aux besoins stricts pour la croissance. La diminution des activités nitrate réductase en post-floraison renforce aussi l'idée que la constitution d'un pool de réserve sous forme d'acides aminés est une nécessité. En d'autres termes, cette hypothèse signifie que l'on attribue un rôle spécifique sur un plan physiologique à cet azote de "réserve" : la plante *doit* absorber des quantités supérieures aux besoins stricts de la croissance instantanée. Certains travaux semblent prouver le contraire. Khamis et Lamaze (1990) montrent à des stades juvéniles que l'on peut obtenir une croissance maximale sans accumuler de nitrate dans la plante. Il est cependant délicat d'extrapoler des résultats obtenus à une échelle de temps court ou à des stades juvéniles, à un fonctionnement général d'un couvert.
- ↳ Le prélèvement d'azote en excès par rapport à la croissance instantanée est essentiellement lié à la disponibilité de l'azote minéral dans le sol. Les modalités d'apport des engrais provoquent un enrichissement important en N minéral de la solution du sol en début de cycle. Cette forte disponibilité peut provoquer une absorption excessive qui serait mal contrôlée par les mécanismes de régulation de la plante (Imsande et Touraine, 1994). Lorsque l'offre du sol diminue, cet azote est alors utilisé pour la croissance. La constitution de ce pool de réserve serait dans ce cas plutôt imposée par la dynamique de l'azote dans le sol et ne serait pas une nécessité physiologique.

L'analyse des traitements (**figure 4.42**) ayant des modalités d'apport différentes de la technique classique apporte quelques informations. En effet, si l'offre du sol correspond exactement à la demande critique (cas par exemple d'apports fractionnés, calculés sur la demande), l'absence de réserves temporaires d'azote est-elle limitante pour l'obtention des rendements maximaux ? D'après les résultats, il semble possible d'obtenir RDTmax avec un prélèvement d'azote qui correspond à la demande critique tout au long du cycle. Nous ne pouvons cependant pas conclure définitivement, nos traitements expérimentaux n'ayant pas été conçus pour tester cette hypothèse. Des expériences pourraient être conduites puisqu'il est maintenant possible de définir une demande critique.

c) Dynamique de prélèvement d'azote observée *in situ*

Au champ, la dynamique de l'azote minéral dans le sol, fortement influencée par la modalité d'apport classiquement utilisée sur maïs (apport important au stade 8 feuilles), conduit souvent à un scénario de prélèvement de l'azote par le maïs différent d'une cinétique d'absorption correspondant à la demande critique. En azote non limitant, les flux d'absorption observés *in situ* sont supérieurs aux besoins de la croissance instantanée. Par contre, les flux d'azote du sol sont souvent insuffisants pour assurer la demande des grains en post-floraison (cf § 4.5). Dans ces conditions, l'azote prélevé en "excès" par rapport à la croissance instantanée s'avère nécessaire pour un remplissage optimal des grains.

Il s'agit de définir un niveau de stockage cohérent avec la production finale en sachant que le remplissage des grains sera fortement déterminé par les conditions climatiques. Il faut aussi se baser sur les disponibilités "moyennes" en azote du sol pour cette période. La **figure 4.43** présente les dynamiques de prélèvement mesurées sur les traitements "optimaux" pour le rendement-grains en fonction de la biomasse aérienne, ainsi que la courbe caractérisant la demande critique. En sélectionnant les points expérimentaux inférieurs du nuage de points, nous obtenons une courbe enveloppe minimale. Pour

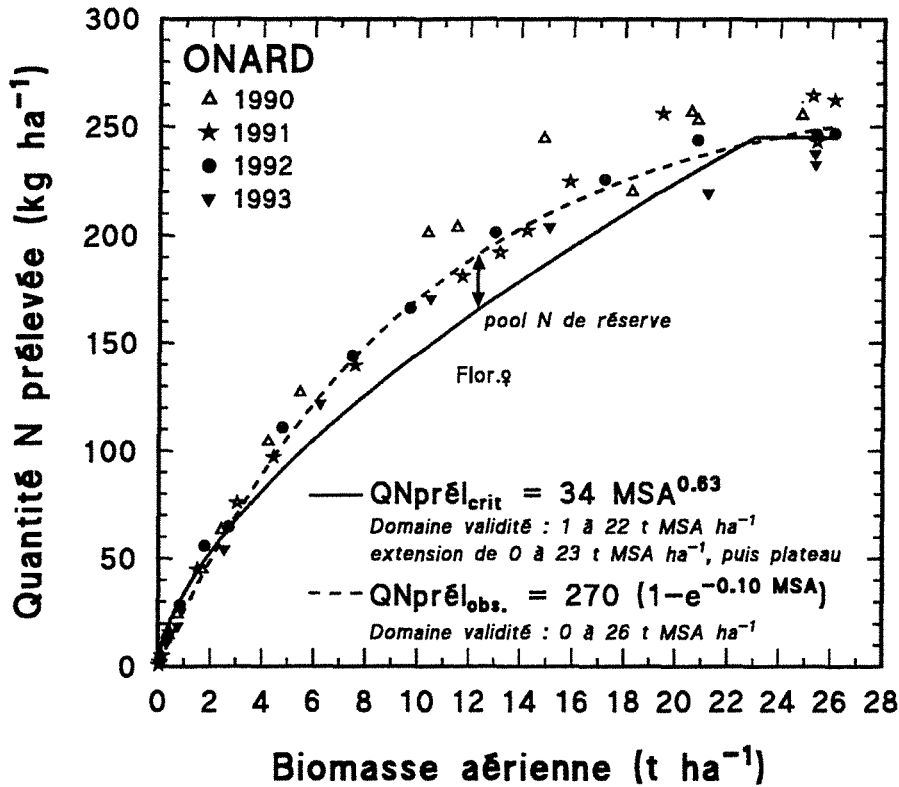


Figure 4.43 : Quantité d'azote prélevée par les parties aériennes du maïs en fonction de la biomasse accumulée. Détermination d'une courbe moyenne de prélèvement d'azote observée sur les traitements optimaux vis-à-vis du rendement-grains ($QN_{prél_{obs}}$). Comparaison avec la courbe de prélèvement critique ($QN_{prél_{crit}}$)

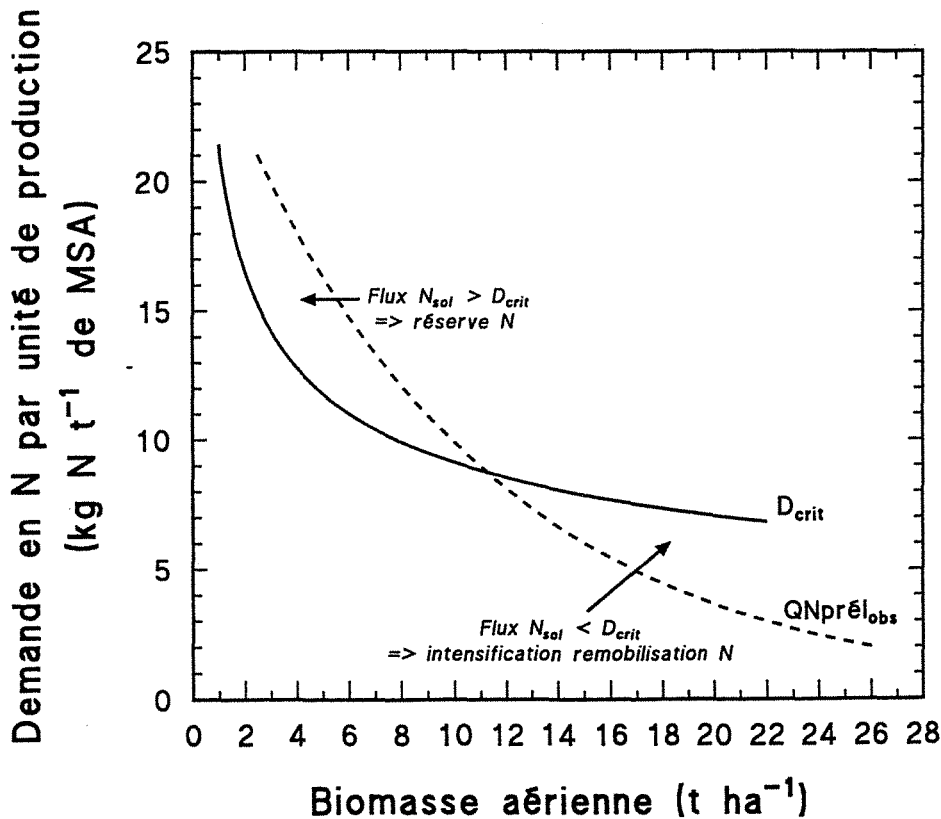


Figure 4.44 : Flux d'azote par unité de production de biomasse aérienne. Courbes dérivées des équations décrivant la demande critique $QN_{prél_{crit}} = 34 MSA^{0.63}$ et les prélèvements moyens observés à Onard $QN_{prél_{obs}} = 270[1 - \exp(-0.10MSA)]$.

borner plus précisément cette courbe enveloppe, nous avons utilisé les relations établies entre les composantes du rendement et l'indice de nutrition azotée. Ces relations (§ 4.4) indiquent qu'au stade 17-18 feuilles, $INN \geq 1,10$ pour que GR/m^2 ne soit pas limité par l'azote. A la floraison, $INN = 1,10$ pour que RDT soit supérieur à $0,95 RDT_{max}$. Au stade floraison + 20 jours, $INN = 1,0$ permet d'atteindre RDT max.

La relation décrivant cette dynamique de prélèvement minimale est de la forme exponentielle asymptotique (figure 4.43). Elle sous-estime légèrement les valeurs $QN_{prél}$ au début du cycle. Elle coupe ensuite la courbe $QN_{prél_{crit}}$ à 2,5 t MSA/ha (stade 15 feuilles, ST6 de 600 °C.j. environ). $QN_{prél_{obs}}$ est supérieure à la demande critique jusque vers 22 t MSA/ha. Ce stade correspond pratiquement à la quantité maximale mobilisée (5 à 10 kg N/ha en moyenne sont mobilisés entre 22 t MSA/ha et le stade ensilage). Le domaine de validité de cette courbe pourrait être de 0 à 26 t MSA/ha, avec des niveaux de production potentielle de 12 t MSA à la floraison, de 26 t MSA/ha à maturité et des RDT de 140 q/ha en moyenne.

$$MSA \in \{0 \text{ t/ha}, 26 \text{ t/ha}\} \quad QN_{prél_{obs}} = 270 (1 - e^{-0,10 MSA}) \quad (4.16)$$

avec $A = 268 \pm 5$; $k = -0,102 \pm 0,004$; $R^2 = 0,99$; $dl = 27$. Cette relation reflète le contexte expérimental (scénario local). Toutefois, les adaptations régionales sont aisées en utilisant les valeurs des INN minimaux permettant l'obtention des valeurs potentielles des composantes du rendement et en intégrant les croissances potentielles adaptées à chaque contexte.

d) Quantification des flux d'azote par unité de production

Par différence entre $QN_{prél_{crit}}$ et $QN_{prél_{obs}}$, nous avons déterminé que la plante stocke en moyenne 25 kg N/ha avant la floraison pour satisfaire la demande des grains en post-floraison, l'offre du sol n'étant généralement pas suffisante par rapport à la demande critique au cours de cette période. Cette quantité peut paraître faible, mais elle correspond potentiellement à une production de 1,5-2 t MSépi/ha !

On peut déterminer les flux d'azote nécessaires à chaque unité de production en calculant les dérivées des équations [4.15] et [4.16] :

$$\text{relation [4.15]} \Rightarrow dY_{crit}/dX = a * b * MSA^{(b-1)} \quad \Rightarrow dY_{crit}/dX = 21,42 * MSA^{(0,63-1)} \quad (4.17)$$

$$\text{relation [4.16]} \Rightarrow dY_{obs}/dX = A * k * e^{(k * MSA)} \quad \Rightarrow dY_{obs}/dX = 27,0 * e^{(-0,10 * MSA)} \quad (4.18)$$

La figure 4.44 présente les flux d'azote par unité de production que les peuplements de maïs vont prélever selon les 2 modèles. Les flux de Nsol observés expérimentalement sont supérieurs à la demande critique instantanée par unité de production jusqu'à 11-12 t MSA/ha. Il y a constitution d'un pool d'azote de réserve. En post-floraison, les flux de Nsol ne permettent pas de satisfaire la demande des épis. Dans un premier temps, la plante utilise l'azote mis en réserve. Puis, il y a une accentuation des phénomènes de remobilisation. On peut déterminer la remobilisation de N en considérant que la teneur minimale en azote des parties végétatives permettant un transfert vers l'épi est de 0,60 % N. Les quantités remobilisées des PNE vers l'épi sont de 91 kg N/ha dans le cas du modèle critique et de 117 kg N/ha avec le modèle basé sur les valeurs observées. L'azote remobilisé peut ainsi être séparé en 2 fractions : un pool d'azote de réserve *stricto sensu* (25 kg N/ha) et l'azote métaboliquement "actif" pour la croissance (90 kg N/ha). La remobilisation de cette deuxième fraction va progressivement altérer les capacités de fixation du carbone. Toutefois, la constitution du pool de réserve est sans doute très dépendante des conditions du milieu (interaction sol-climat-techniques). Sa variabilité explique peut-être une partie des différences des taux de remobilisation observés par divers auteurs.

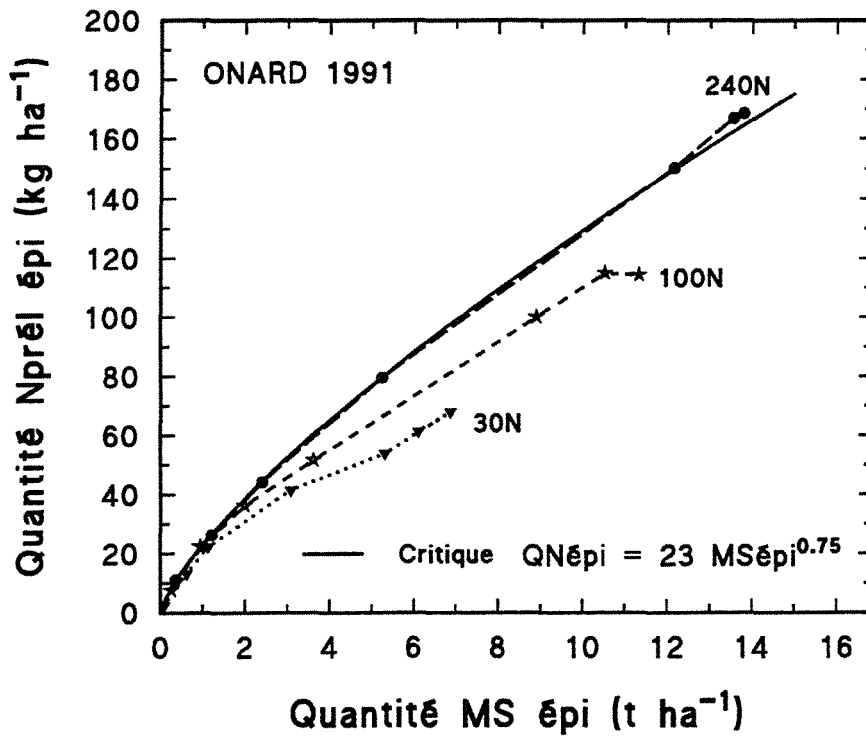


Figure 4.45 : Quantité d'azote prélevée par les épis en fonction de la quantité de matière sèche accumulée dans les épis à Onard 1991. Comparaison avec la courbe de prélèvement critique des épis.

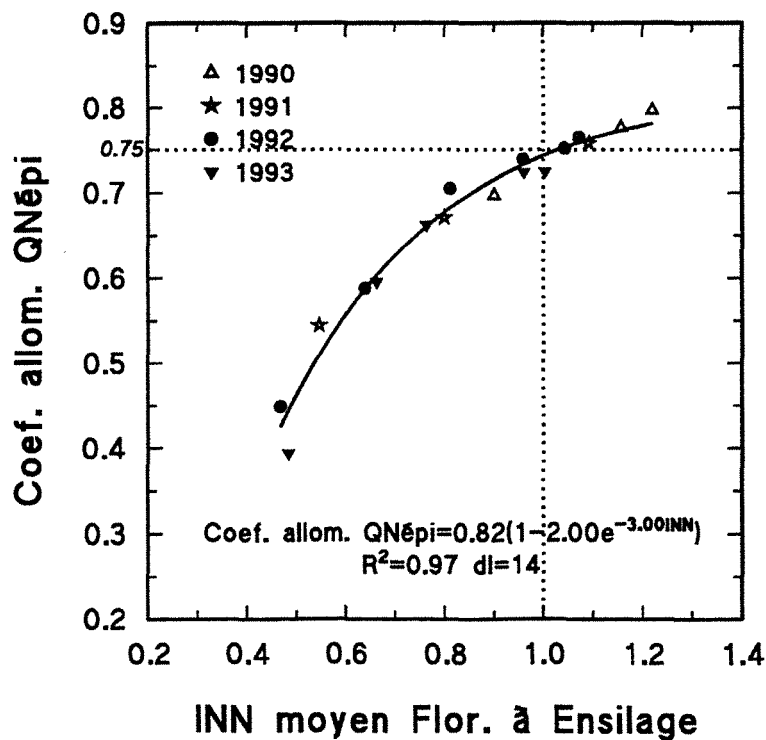


Figure 4.46 : Relation entre INN moyen de la période floraison-ensilage et les coefficients d'allométrie du prélèvement d'azote par les épis (b de l'équation $QN_{prél_{crit} EPI} = 23 MS_{épi}^b$) obtenus par des régressions non linéaires sur les traitements azotés des essais de Onard.

Cette nouvelle approche de la notion de "besoin" que nous préférons appeler "demande critique pour la croissance instantanée" modifie la manière d'appréhender la fertilisation azotée des cultures. Les rythmes d'absorption, calculés généralement par rapport à des cinétiques de prélèvement réalisées en conditions non limitantes, surestiment les quantités d'azote que la plante doit prélever pour sa croissance entre la levée et le stade floraison. Dans nos conditions, le peuplement a absorbé au stade floraison 75 % de la mobilisation totale d'azote mesurée au stade ensilage. Pour subvenir aux besoins de la croissance instantanée, la plante devrait avoir prélevé à la floraison 64 % de l'azote total mobilisé sur le cycle. Ces différences peuvent être importantes lors de la mise au point de techniques de fertilisation basées sur un pilotage des apports en fonction de la croissance potentielle du couvert.

4.7.2. DEMANDE CRITIQUE POUR LE REMPLISSAGE DE L'EPI

La relation [3.8, chap. 3] permet de déterminer la teneur en azote par rapport à la croissance accumulée de l'épi. Cette relation n'est pas exactement critique car les données proviennent des traitements proches de l'optimum de rendement en grain. Toutefois, on peut admettre que cette relation est similaire à une courbe critique, du fait des traitements sélectionnés. La demande critique en azote pour la croissance de l'épi est donc donnée par la relation :

$$QN_{\text{prél}_{\text{crit}}} \text{ EPI} = 23 \text{ MSépi}^{0,75} \quad (4.19)$$

avec $QN_{\text{prél}_{\text{crit}}} \text{ EPI}$: quantité d'azote prélevée par l'épi (kg/ha), $MSépi$: quantité de matière sèche accumulée dans l'épi (t/ha). A titre d'exemple, la figure 4.45 présente l'accumulation d'azote dans l'épi observée en 1991 sur les différents traitements azotés, ainsi que la courbe critique.

Cette demande en N des grains en croissance est assurée par l'absorption racinaire et la remobilisation à partir des organes végétatifs. Lorsque les sources d'azote ne permettent pas de répondre à la demande liée au transfert des assimilats carbonés vers l'épi, la croissance instantanée des puits est ralentie puis stoppée. Pour étudier l'effet de la contrainte sur les flux d'azote vers l'épi, nous avons calculé sur chaque traitement les paramètres de la relation $QN_{\text{prél}} = a \text{ MSépi}^b$ par des régressions non linéaires. Nous avons retenu comme hypothèse que les flux d'azote nécessaires à la fabrication de la première tonne de $MSépi$ sont identiques sur tous les traitements ($a = 23 \text{ kg N/ha}$). A l'exception des traitements très carencés en N dès la floraison, cette hypothèse est vérifiée. La contrainte azotée va donc seulement agir sur le coefficient d'allométrie. Les ajustements expliquent plus de 98 % des variations observées (avec 4 à 7 dl). La relation entre les coefficients d'allométrie ainsi calculés et les INN moyens déterminés par intégration sur la période floraison-ensilage est décrite par une fonction du type exponentiel asymptotique (figure 4.46):

$$\text{Coef. allométrie } QN_{\text{épi}} = 0,82 (1 - 2,0 e^{-3,0 \text{ INN}}) \quad (4.20)$$

avec $A = 0,82 \pm 0,03$; $b = 1,989 \pm 0,47$; $k = -3,03 \pm 0,53$; $R^2 = 0,972$; $dl = 14$.

Cette relation permet de calculer l'impact de la contrainte azotée sur la demande en azote des épis, le coefficient d'allométrie correspondant au coefficient de proportionnalité entre les vitesses relatives de croissance et d'absorption d'azote des épis. Une relation entre les INN mesurés à la floraison et les coefficients d'allométrie $QN_{\text{épi}}$ indique que l'indice de nutrition doit être égal à 1,15 pour permettre un remplissage optimal des grains en post-floraison. Ce résultat confirme nos observations précédentes.

Synthèse : Demande critique en azote pour la croissance

La demande critique en azote nécessaire pour une croissance instantanée maximale de la biomasse aérienne est donnée par la relation :

$$MSA \in \{0-1 \text{ t/ha}, 22-23 \text{ t/ha}\} \quad QN_{\text{prél}_{\text{crit}}} = 34 \text{ MSA}^{0,63} \quad (4.15)$$

Sur les traitements optimaux vis à vis du rendement-grains, les cinétiques de prélèvement d'azote montrent que la plante accumule pendant une partie de son cycle des quantités d'azote excédentaires par rapport à la demande imposée par la croissance. Toutefois, la constitution de cette réserve ne semble pas une nécessité physiologique. Elle apparaît plus liée à la dynamique de l'azote dans le sol.

Une relation décrivant la dynamique de prélèvement d'azote qu'il faut observer dans nos conditions expérimentales pour obtenir le rendement optimal a été déterminée :

$$MSA \in \{0 \text{ t/ha}, 26 \text{ t/ha}\} \quad QN_{\text{prél}_{\text{obs}}} = 270 (1 - e^{-0,10 \text{ MSA}}) \quad (4.16)$$

Les flux d'azote calculés à partir des dérivées des 2 modèles (4.15) et (4.16) mettent en évidence une période où les flux d'azote du sol sont supérieurs à la demande instantanée critique par unité de production : un pool d'azote de réserve est constitué. Après le stade floraison, les flux N_{sol} ne permettent pas de satisfaire la demande en N des épis : il y a utilisation du pool d'azote de réserve et remobilisation de l'azote métaboliquement actif.

L'utilisation de ces modèles permet de séparer l'azote remobilisé en 2 fractions : N de réserve *stricto sensu* (25 kg N/ha) et N métaboliquement "actif" (90 kg N/ha). La remobilisation de cette dernière va altérer progressivement les capacités de fixation du carbone.

La demande critique en azote pour la croissance de l'épi est donnée par la relation :

$$QN_{\text{prél}_{\text{crit}}} \text{ EPI} = 23 \text{ MSépi}^{0,75} \quad (4.19)$$

L'impact d'une contrainte azotée sur la demande en azote des futurs épis est décrit par la relation entre INN mesuré sur la période floraison-ensilage et les coefficients d'allométrie $QN_{\text{épi}}$ calculés sur chaque traitement azoté :

$$\text{Coef. allométrie } QN_{\text{épi}} = 0,82 (1 - 2,0 e^{-3,0 \text{ INN}}) \quad (4.20)$$

Des INN inférieurs à 1,15 à la floraison vont conduire à des flux d'azote limitants par rapport à l'accumulation des assimilats dans l'épi.

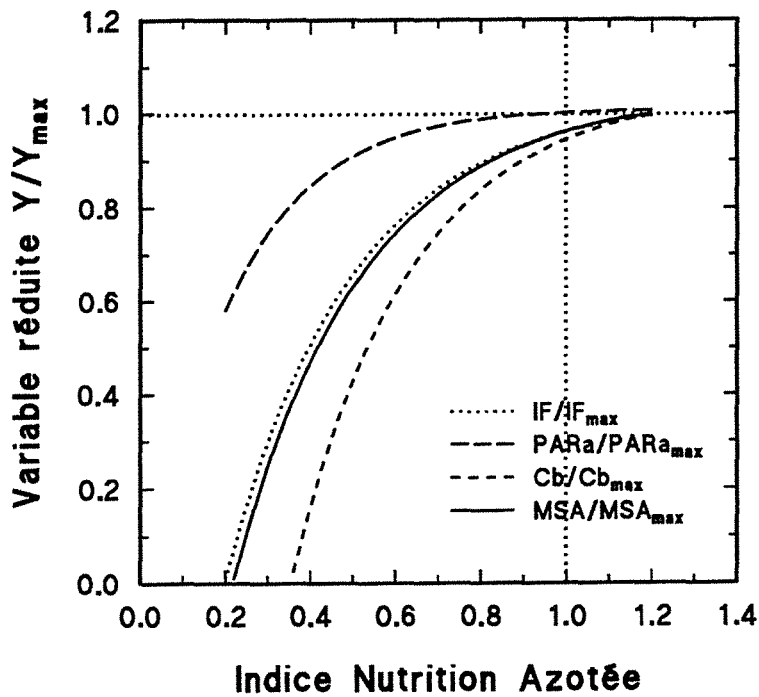


Figure 4.47 : Comparaison des effets de la contrainte azotée sur certaines variables de fonctionnement du peuplement. Les variables réduites (Y/Y_{max}) sont : indices foliaires (IF/IF_{max}) ; quantités de rayonnement absorbées ($PARa/PARa_{max}$) ; coefficients de conversion du PARa en biomasse aérienne (Cb/Cb_{max}) et les biomasses aériennes (MSA/MSA_{max}). Les indices de nutrition sont calculés par intégration sur des périodes de temps adaptées à chaque variable.

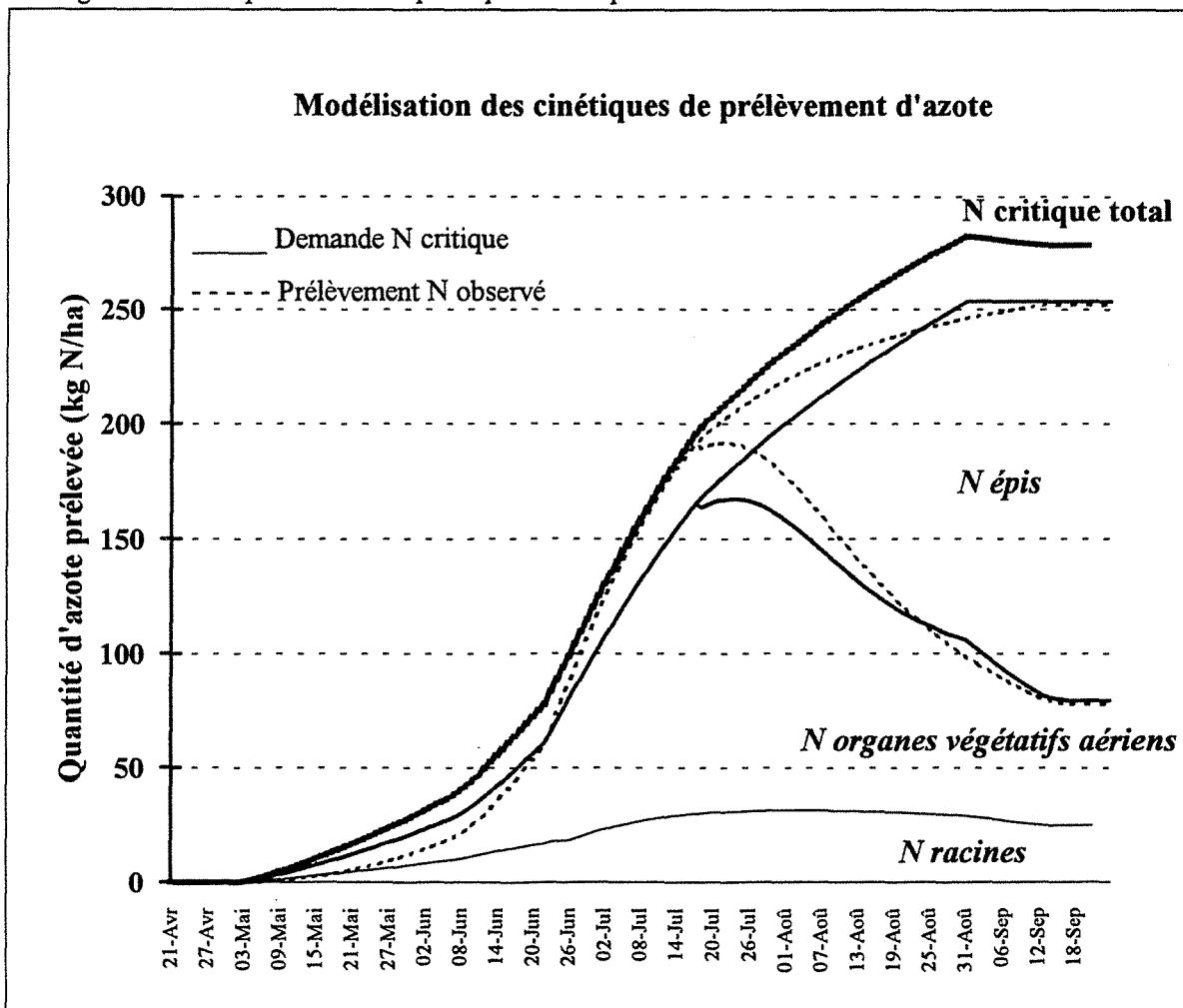


Figure 4.48 : Modélisation du prélèvement total d'azote par les cultures de maïs pour un climat moyen (1961-1990) à Mont-de-Marsan. Modélisation de la répartition de l'azote dans les différents compartiments de la plante (racines, parties aériennes dont les épis). Comparaison de la "demande critique" déterminée par la croissance potentielle des parties aériennes et de la courbe moyenne de prélèvement d'azote par les parties aériennes observée à Onard.

CONCLUSION : Indice de nutrition azotée et indicateurs de fonctionnement

L'utilisation de l'indice de nutrition azotée (INN) permet de caractériser le statut azoté de la culture à chaque instant. La majorité des variables indicatrices du fonctionnement du couvert végétal, calculées sous une forme réduite (Y/Y_{max}) sont reliées à INN par une fonction exponentielle asymptotique. Ces variables sont dans leur état potentiel (Y_{max}) lorsque INN est compris entre 1,0 et 1,10. L'indice de nutrition azotée qui correspond par définition à la teneur minimale en azote permettant la croissance instantanée maximale s'avère aussi un excellent indicateur du statut azoté minimal nécessaire à l'expression du potentiel des principales fonctions du peuplement : installation du couvert, absorption du rayonnement, conversion en biomasse, transferts entre compartiments.

Cette étude de l'impact de la contrainte azotée sur le fonctionnement des cultures de maïs permet une hiérarchisation entre les variables. Nous avons montré par exemple les différences de sensibilité à la carence azotée des composantes du rendement. La **figure 4.47** compare les effets de la nutrition azotée sur 4 variables de fonctionnement : installation de l'indice foliaire, absorption du rayonnement solaire, coefficient de conversion en biomasse aérienne, accumulation de MSA. Elle met en évidence la moins grande sensibilité de l'absorption du PAR. Par contre, les processus métaboliques liés à la conversion du PARa en biomasse sont très fortement marqués par la contrainte. Les variables caractérisant des vitesses ou des flux réagissent très rapidement à une nutrition limitante. La comparaison avec des variables "cumulatives" (biomasse, indice foliaire) pose toutefois un problème d'échelle. Dans un cas INN est de type "instantané" et dans l'autre, INN est basé sur une intégration en fonction du temps. Cette difficulté devrait disparaître lors de la construction d'un modèle de fonctionnement du peuplement sous contrainte azotée puisque les paramètres interviendront sous une forme différentielle.

Des pronostics à court terme ont permis de définir des valeurs limites de INN à des stades clefs de la culture pour que l'azote ne soit pas un facteur limitant dans l'élaboration des composantes du rendement.

L'indice de nutrition s'est avéré indispensable pour analyser et interpréter les effets de certaines techniques de fertilisation. Le fractionnement des apports n'a pratiquement pas d'influence sur le fonctionnement du couvert tant qu'il n'entraîne pas de modification sensible de INN par rapport à la modalité classique. Les "récupérations" du maïs, suite à des apports correctifs d'azote sont fonction du niveau de l'indice de nutrition azotée au moment de l'application d'engrais.

Un modèle est proposé pour déterminer la "*demande critique*" en azote nécessaire à la croissance instantanée maximale de la biomasse aérienne ou de la biomasse épi. L'offre instantanée d'azote du sol ne correspondant pas forcément aux flux nécessaires à la croissance, nous avons élaboré un deuxième modèle pour décrire la dynamique du prélèvement d'azote par les plantes généralement observée dans notre contexte pédo-climatique. Ceci permet d'appréhender le "pool d'azote de réserve" dans la plante.

En associant la fonction "demande d'azote" au modèle "croissance potentielle et répartition des assimilats", nous pouvons calculer les flux instantanés d'azote que le sol doit fournir pour assurer une nutrition ajustée à la croissance : fonction "offre". La **figure 4.48** présente, à titre d'exemple, les cinétiques de prélèvement d'azote "critiques" ou "observées", ainsi que les transferts d'azote dans les compartiments racinaires et épis pour les conditions climatiques moyennes de Mont-de-Marsan (40). Une telle modélisation, effectuée par petites régions pédo-climatiques, permettra une meilleure caractérisation des potentialités de la culture du maïs, ainsi que des quantités d'azote strictement nécessaires à la croissance. En intégrant les fournitures d'azote par le sol, il sera possible de préciser les niveaux de fertilisation adaptés au contexte local. Des simulations, basées sur des données fréquentielles seront ainsi envisageables pour définir les risques encourus par les agriculteurs ou par l'environnement suivant différents scénarios de fertilisation azotée.

CHAPITRE 5

TECHNIQUES "RAPIDES" DE DIAGNOSTIC DU STATUT AZOTÉ DU MAÏS :

Diagnostic foliaire et test nitrate plante

Introduction

Nous venons de démontrer que l'indice de nutrition azotée est un outil très performant de diagnostic du statut azoté du peuplement cultivé car il permet de quantifier l'intensité de la contrainte azotée. Il est ensuite possible de modéliser la demande en azote nécessaire pour la croissance instantanée ainsi que la réaction du couvert face à la contrainte. Cet indice repose sur des lois de répartition de l'azote au sein du couvert ayant un caractère "général" ce qui lui assure un large domaine de validité. Toutefois, la mise en oeuvre pratique (détermination de la biomasse aérienne et de sa teneur en azote total) de l'indice de nutrition azotée est beaucoup trop contraignante pour que cette technique puisse être utilisée comme un outil de diagnostic "rapide" des cultures de maïs.

Pour résoudre certains problèmes spécifiques à la fertilisation azotée, nous avons montré qu'il faut mettre à disposition des techniciens et des agriculteurs, des indicateurs rapides et fiables du statut azoté permettant soit d'analyser *a posteriori* les résultats pour proposer des améliorations aux prévisions sur les différents postes du bilan prévisionnel soit de piloter en temps réel les apports d'azote en fonction de la demande imposée par la croissance réelle.

Parallèlement aux études sur le fonctionnement du couvert en relation avec la contrainte azotée, nous avons entrepris depuis 1991 des travaux visant à améliorer ou à élaborer des outils de diagnostic rapides. Ceux-ci comparent actuellement 4 techniques :

- **Diagnostic foliaire classique.** Notre objectif est de préciser les références et d'analyser les problèmes rencontrés lors de son utilisation.
- **Test nitrate plante.** Depuis 1992, nous étudions l'intérêt d'un outil de diagnostic basé sur la teneur en nitrate des jus extraits de la base des tiges. Justes (1993) a montré que l'indicateur nitrate apparaît sur blé comme un outil de diagnostic performant et fiable lorsque ses conditions d'utilisation sont bien précisées. Nous étudions la validité de cet outil sur les cultures de maïs en collaboration avec l'AGPM et l'ITCF.
- **Chlorophyll meter (Minolta Corp.).** Cet appareil permet d'appréhender l'intensité de la coloration verte du feuillage, donc de la "teneur en chlorophylle". Sa simplicité d'emploi nous a conduit à tester sa possibilité d'utilisation comme outil de diagnostic du statut azoté.
- **Azote surfacique.** En collaboration avec G. Lemaire, nous étudions la répartition de l'azote selon les différents étages foliaires de manière à préciser l'influence de l'éclairement sur les allocations de l'azote. Ces études pourraient aboutir à la mise au point d'un nouveau concept de diagnostic azoté.

Dans le cadre de ce mémoire, nous allons simplement démontrer l'intérêt d'utiliser l'indice de nutrition azotée pour préciser ou mettre au point ces outils de diagnostic. Les travaux étant les plus avancés sur le diagnostic foliaire (adaptation des normes ?) et sur le test nitrate plante, nous présenterons succinctement quelques résultats relatifs à ces 2 techniques. Les résultats complets feront l'objet de publications.

Tableau 5.1 : Synthèse bibliographique des teneurs en azote dans la feuille de l'épi de maïs à la floraison : technique du diagnostic foliaire.

F. : feuille entière ; FOépi : feuille au-dessous et opposée à l'épi principal ; Fépi : Feuille de l'épi principal ; Tcrit : teneur critique ; Quadra. : modèle quadratique.

Auteurs	Organes analysés	Stade du maïs	Valeurs caractéristiques	Observations
Baird B. L., Fitts J. W., Mason D. D., 1962.	FOépi	Floraison F.	Moyenne RDT max 2,5 % N	38 essais en Caroline du Nord
Bennett W F., Stanford G., Dumenil L., 1953.	FOépi	Floraison	Tcrit pour 95 % RDT max 2,8 à 3,0 % N	8 expérimentations
Cerrato M. E., Blackmer A. M., 1991.	FOépi	Floraison F. (75 % soies visibles)	2,1 % N Linéaire + plat. 2,7 % N Quadra. => surestimation	12 sites * années. Comparaison des Tcrit obtenues avec 6 modèles mathématiques
Chapman H. D., 1967	FOépi - 1/3 central F. (nervure ?)	Sortie panicule	3 niveaux : Faible : < 1,9 % N ; haut : 3,7 % N ; interm. : 2,4 % N	Synthèse de normes pour diagnostic foliaire sur différentes espèces végétales
Dulac J., 1955	1/3 central Fépi (nervure ?)	4 stades encadrant Flor F.	Pour 80 q/ha : 3,2 % N	26 parcelles. Propose une relation RDT - Teneur N des feuilles
Dumenil L., 1961	FOépi	Floraison F.	pour 95 % RDT : 2,62 - 2,93 % N avec modèle Quadra.	Comparaison de 2 modèles math. Interaction avec P
Escano C. R., Jones C. A., Uehara G, 1981	FOépi	floraison F.	RDT - Quadra. 3,0 % N	15 expérimentations Comparaison de 4 techniques pour déterminer Tcrit
Fox R. H., Piekielek W. P., 1983	Fépi	Floraison F.	pour 90 % RDT 2,2 à 2,75 % N => 2,75 % non limitant	60 sites
Jones J. B., 1967	Fépi entière	Floraison F.	Déficient : < 2,45 % N Faible : 2,46 - 2,75 % N Correct : 2,76 - 3,50 % N Élevé : 3,51 à 3,75 % N Excessif : > 3,75 % N	Grille d'interprétation de l'Ohio Le niveau correct permet d'obtenir de 90 à 100 % RDT max. Faible = 80 à 90 % RDT.
Loué A., 1984.	Fépi 1/3 central sans nervure	Floraison	2,40 à 2,80 % N : signe de carence sur feuilles basales 3,11 à 3,30 : opt pour RDT moyens à bons 3,31-3,60 : opt RDT élevés	Grille d'interprétation des teneurs en azote.
Melsted S. W., Motto H. L., Peck T. R., 1969	Fépi ou FOépi	Sortie panicule	3,0 % N	Article de synthèse sur les analyses réalisées de 1952 à 1967 en Illinois
Peck T. R., Walker W M., Boone L. V., 1969.	FOépi	Sortie panicule	3,43 % N moyenne	192 parcelles expérimentales
Soltanpour P. N., Malakouti M. J., Ronaghi A., 1995.	Fepi	Floraison	Tcrit = 2,60 % N	Basé sur "Nutrient Sufficiency Range". Comparaison avec le DRIS
Syed T. D., Fixen P. E., Gelderman R. H., 1992	FOépi	Floraison	Tcrit : 2,52 % N Modèle quadratique avec RDT _{opt.} = 95 % RDT max	Comparaison avec le DRIS. Cette étude a permis de réduire Tcrit de 2,76 % N à 2,52 % N.
Tyner E. H., 1946.	FOépi	Floraison	Tcrit : 2,9 % N feuille séchée à l'air	
Viets F. G., Nelson C. E., Crawford C. L., 1954	FOépi ou 2ème F. au-dessous épi	Floraison	Tcrit : 2,8 - 2,9 % N 2,2 % N seuil pour apparition des symptômes	3 expérimentations
Voss R E., Hanway J. J., Dumenil L. C., 1970.	FOépi	Floraison F.	pour 95 % RDT max : 2,90 % N	Régression multiple.
Walworth J. L., Letzsch W. S., Sumner M. E., 1986.	non précisé	Floraison	Détermination par courbe enveloppe : pour 125 q/ha étendue = 2,1 à 4,6 % N optimum : 3,41 % N	A partir d'une banque de données (8494 obs.) de différents pays

5.1 DIAGNOSTIC FOLIAIRE

Le diagnostic foliaire (DF) est sans aucun doute la seule technique opérationnelle utilisée à grande échelle pour juger l'état de nutrition des plantes. En France, le diagnostic foliaire est assez peu utilisé sur le maïs pour différentes raisons :

- le diagnostic foliaire "classique" est réalisé à un stade tardif (floraison femelle) ne permettant qu'une analyse *a posteriori*.
- les teneurs critiques proposées sont très différentes selon les études. De ce fait, le DF est considéré par les agronomes comme une technique "*peu fiable*" pour caractériser le statut azoté du maïs.
- les "normes" ne sont valables que pour un stade précis, la floraison. Un diagnostic plus précoce nécessiterait l'établissement de nouvelles normes ("*technique trop rigide*").
- les échantillons doivent être analysés par un laboratoire ("*pas assez rapide*").

Ces considérations semblent remettre en cause l'intérêt du diagnostic foliaire. Toutefois, avant d'abandonner une technique qui bénéficie d'une banque de données internationales très importante, il est souhaitable de réexaminer les informations apportées par cette méthode. En effet, pour les éléments minéraux autres que N, il n'existe pas actuellement d'autres techniques permettant de caractériser l'état de nutrition des plantes.

Pour l'azote, une synthèse des résultats ou des "normes" préconisées met en évidence 2 problèmes (tableau 5.1). Si le stade de référence est pratiquement identique dans toutes les études (floraison), on observe des divergences sur l'*organe analysé* : feuille entière de l'épi ou feuille entière opposée et au-dessous de l'épi dans la plupart des références américaines, tiers médian de la feuille de l'épi sans la nervure centrale en France. Les notions de teneurs critiques, ainsi que les techniques utilisées pour déterminer ces teneurs divergent aussi profondément selon les études. Ces deux aspects expliquent peut-être une grande partie des différences observées. Nous étudierons les variations de teneur en azote dues aux différentes parties de feuilles analysés. Des teneurs critiques adaptées à nos conditions expérimentales seront proposées. Nous examinerons ensuite la relation entre DF et INN.

5.1.1 Teneurs en azote de la feuille de l'épi selon les parties analysées

Le tableau 5.2 montre les teneurs en azote des différentes parties de la feuille de l'épi prélevée à la floraison femelle sur deux essais et pour 2 doses d'azote. La partie limbe représente 70 % du poids de la feuille entière, mais 90 % de l'azote s'y trouve concentré. La nervure provoque donc une diminution de la teneur moyenne de la feuille. La carence azotée modifie peu la répartition de l'azote dans les différentes parties de la feuille. Le tiers médian de la feuille sans la nervure centrale est plus concentré en N que la partie limbe de la feuille entière. Il existe en effet un différentiel de teneur dans les limbes : la pointe de la feuille et la base présentant des teneurs généralement plus faibles (Jones, 1970). La contrainte azotée augmente sans doute ce gradient de teneurs si on se réfère aux symptômes caractéristiques de la carence (chlorose en forme de V débutant à la pointe des feuilles).

A partir des données recueillies sur 2 essais en 1991, nous avons établi la relation entre la teneur en azote du tiers médian sans la nervure centrale et la teneur en azote de la feuille entière (figure 5.1) :

$$\% \text{ N feuille entière} = 0,734 (\% \text{ N tiers médian}) \quad R^2 = 0,975 \quad n = 11$$

Cette relation a été validée à partir de nouvelles données (essais Onard 1993-1994). Elle permet de comparer les teneurs critiques selon les techniques de prélèvement.

Tableau 5.2 : Comparaison des teneurs en azote des différentes parties de la feuille de l'épi à la floraison femelle pour 2 niveaux d'alimentation azotée (30N et 240N) à Onard en 1991 - essai 15N et essai cultures intermédiaires. Limbe : partie de la feuille sans la nervure centrale - Nervure : nervure centrale de la feuille - Feuille entière : limbe + nervure - Tiers médian : partie centrale de la feuille sans la nervure - Ratio MS : Rapport entre le poids sec du limbe sur le poids sec de la feuille entière - Ratio QN : rapport entre la quantité N dans le limbe sur la quantité N dans la feuille entière.

Traitement	Limbe % N	Nervure % N	Feuille entière % N	Tiers médian % N	Ratio MS	Ratio QN
Essai 15N						
30N	1,92 ± 0,20	0,47 ± 0,04	1,50 ± 0,15	2,27 ± 0,27	0,71 ± 0,01	0,91 ± 0,005
240N	3,38 ± 0,15	1,03 ± 0,06	2,74 ± 0,04	3,80 ± 0,16	0,73 ± 0,01	0,90 ± 0,007
Essai N - Cultures intermédiaires						
30N	1,56 ± 0,11	0,45 ± 0,05	1,22 ± 0,09	1,54 ± 0,12	0,69 ± 0,02	0,89 ± 0,02
240N	3,36 ± 0,04	0,96 ± 0,11	2,65 ± 0,08	3,42 ± 0,08	0,71 ± 0,01	0,89 ± 0,008

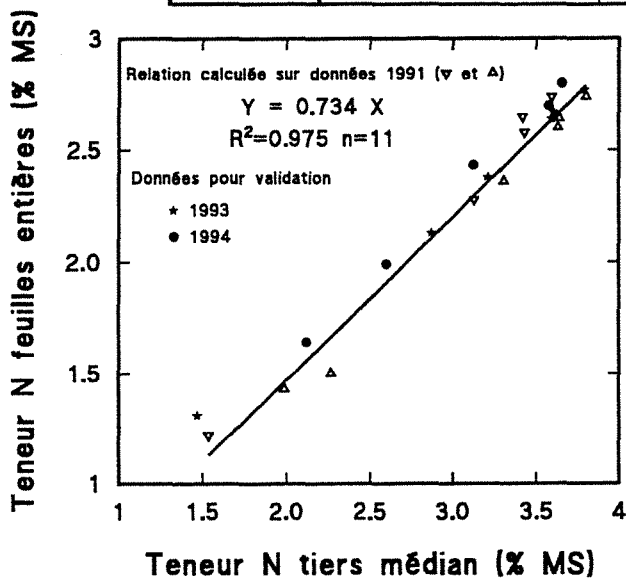


Figure 5.1 : Relation entre la teneur en azote du tiers médian de la feuille de l'épi sans la nervure centrale et la teneur en azote de la feuille entière de l'épi au stade floraison femelle.

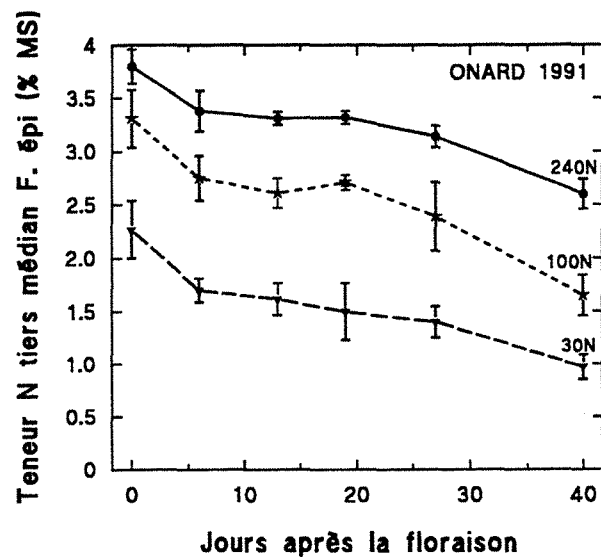


Figure 5.2 : Evolution de la teneur en azote dans le tiers médian de la feuille de l'épi de maïs du stade floraison à floraison + 40 jours.

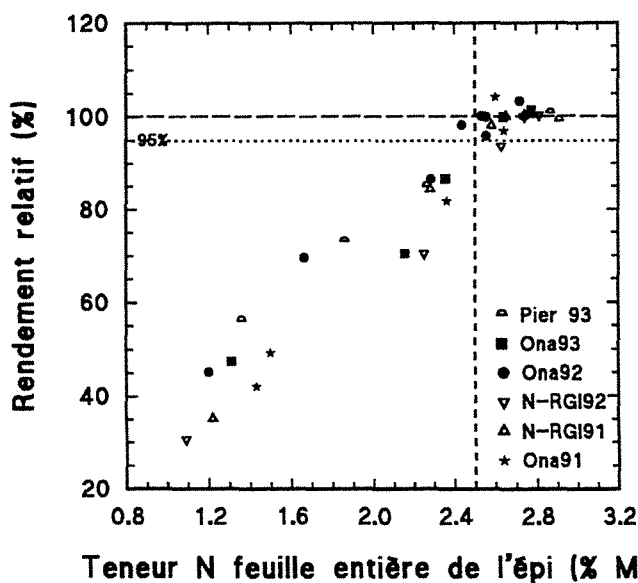


Figure 5.3 : Relation entre la teneur en azote de la feuille entière de l'épi du maïs au stade floraison et le rendement-grains relatif (teneur critique pour obtenir 95 % de RDTmax).

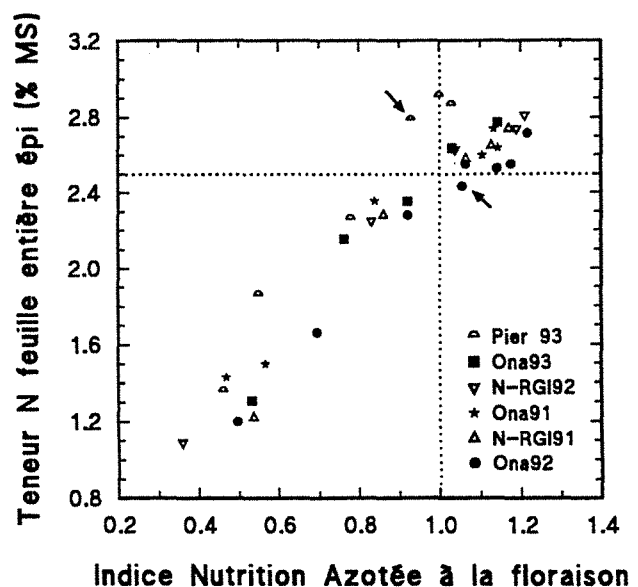


Figure 5.4 : Relation entre la teneur en azote de la feuille entière de l'épi du maïs et l'indice de nutrition azotée au stade floraison.

Pour évaluer un effet possible de la date de prélèvement, un suivi des teneurs en N dans le tiers médian de la feuille de l'épi a été réalisé de la floraison à floraison + 40 jours (figure 5.2). Une semaine après la floraison, on observe une diminution de 10 à 25 % suivant les traitements. La date de prélèvement est donc à respecter scrupuleusement.

Ces différentes observations expliquent donc une partie des divergences observées entre les teneurs critiques, notamment celles établies aux USA et les préconisations de Loué (1984).

5.1.2 Teneurs critiques en azote dans la feuille de l'épi pour obtenir un rendement optimal

Nous retiendrons la définition suivante pour la teneur critique : teneur en azote dans la feuille de l'épi à la floraison femelle permettant d'obtenir 95 % du rendement maximal ($T_{crit}RDT$). La figure 5.3 présente la relation entre la teneur en azote de la feuille entière de l'épi et le rendement relatif pour une série d'essais réalisés de 1991 à 1993 dont les 3 essais de Onard. Lorsque la teneur est inférieure à 2,5 % N, le rendement est inférieur à 0,95 RDTmax. Cette valeur sera retenue comme $T_{crit}RDT$ pour la feuille de l'épi entière. Elle se situe dans la fourchette inférieure des valeurs américaines (tableau 5.1). Mais elle correspond pratiquement au seuil (2,5-2,6 % N) déterminé par des études récentes (Soltanpour et al, 1995; Syed et al., 1992). Pour le tiers médian de la feuille de l'épi sans la nervure, $T_{crit}RDT$ est égale à 3,40 % N. Ceci correspond au seuil proposé par Loué (1984) pour l'obtention de rendement élevé. Toutefois, la teneur critique correspond à un pronostic sur une échelle de 2 mois. Les conditions climatiques peuvent influencer le remplissage des grains. Une analyse *a posteriori* de la nutrition azotée d'une culture de maïs grâce au DF devrait être assortie d'une étude climatique post-floraison.

5.1.3 Relation entre les teneurs en azote dans la feuille de l'épi et l'indice de nutrition

La figure 5.4 présente la relation entre le diagnostic foliaire (feuille entière de l'épi) et l'indice de nutrition azotée au stade floraison femelle. Le DF donne une bonne image du statut azoté de l'ensemble des parties aériennes. Lorsque $INN > 1$, la teneur de la feuille de l'épi est supérieure à 2,5 % N, excepté pour une valeur. Pour $INN < 1$, les teneurs en azote dans la feuille de l'épi diminuent rapidement (sauf une exception). La teneur de 2,4-2,5 % N dans la feuille entière de l'épi correspond donc à la teneur critique ($T_{crit}INN$) permettant d'avoir un $INN = 1$ à la floraison. En d'autres termes, c'est la teneur minimale dans la feuille de l'épi nécessaire à une croissance instantanée maximale. Les valeurs de $T_{crit}RDT$ et $T_{crit}INN$ sont similaires alors que dans un cas cela correspond à un pronostic à une échelle d'au moins 2 mois. Pour obtenir un RDTmax, il faut généralement un $INN = 1,10$ au stade floraison, l'azote en "excès" vis-à-vis de la croissance instantanée étant considéré comme un pool de réserve pour le remplissage des épis. Cet azote de réserve s'accumule surtout dans la tige. On peut donc penser que la feuille de l'épi reflète correctement la teneur en azote du pool métaboliquement actif de la plante entière. Par contre, lorsque la plante accumule de grandes quantités d'azote en excès, la liaison entre DF et le statut azoté général de la plante est moins précise.

Cette relation entre l'indice de nutrition azotée et le diagnostic foliaire démontre l'intérêt de la démarche. Il doit être possible de proposer une nouvelle technique de diagnostic, basée sur la répartition de l'azote dans les limbes, en déterminant les teneurs critiques en fonction des INN mesurés au même instant. Pour s'affranchir des variations de MS des feuilles, l'azote est exprimé par unité de surface. L'évolution de la quantité de N en fonction de l'âge pourrait être maîtrisée en analysant les feuilles éclairées et/ou en utilisant un ratio entre les feuilles du sommet et celles à la base de la tige. Des travaux ont débuté sur ce thème en 1994.

Tableau 5.3 : Synthèse bibliographique sur la teneur en nitrate du maïs utilisée dans un but de diagnostic

RDT : Rendement-grain du maïs ; S&B : Séchage et broyage des échantillons ; Ext : Extraction ; Do : Dosage ; Tcrit : Teneur critique ; Topt : Teneur optimale ; N total : Azote Kjeldahl ou Kjeldahl+nitrate

Auteurs	Organes analysés	Stade du maïs	Techniques extraction et dosage	Valeurs caractéristiques	Observations
Barka W. J., 1988	Base tige	28 à 37 jours après la levée	S&B Coloration par acide salicylique (cataldo et al, 1975)	Equation pour prédire Teneur N-NO ₃ en fct. âge et rayonnement.	Etude effets du rayonnement et humidité sol Test non utilisable.
Binford G. D., Blackmer A. M., El-Hout N. M., 1990	Base tige (15 à 35 cm au-dessus du sol)	Ensilage à Maturité	S&B Ext. NO ₃ par KCl Do. par distillation Dosage N total	Tcrit -> RDT : 0,25 à 1,80 g N-NO ₃ /kg MS N total : 0,29 à 0,43 %N	Réseau d'essais (18 sites). Objectif : caractériser les excès de nutrition
Binford G. D., Blackmer A. M., Meese B. G., 1992	Base tige	Maturité	S&B Ext. par KCl - Do. par distillation	Tc -> marge économique du maïs 0,7 à 2,0 g N-NO ₃ /kg MS	Extension de l'étude Binford et al, 1990. Différents scénarios économiques
Durst P. T., 1985	Base tige	18 - 40 jours après la levée	S&B Ext par (NH ₄) ₂ SO ₄ Do. électrode spé.	Topt 10 à 15 g N-NO ₃ /kg MS. Prédiction quant. engrais	Relation avec potentiel hydrique des plantes
Geyer B., Marschner H., 1990	Gaines foliaires, Base tige, Limbes	4-5 feuilles à floraison	Jus extraits par pression Do. Bandelette + reflectomètre	Topt dans gaines: 1100-1700 mg N-NO ₃ /l à 4-5 F. et 400-700 mg N-NO ₃ /l à floraison	Cinétiques dans les gaines foliaires Relation établie avec la croissance
Iversen K. V., Fox R. H., Piekielek W. P., 1985a	Base de la tige (+ feuil. non émergées du cornet)	14 à 47 jours après la levée (3 feuilles - ligule visible)	S&B Ext par (NH ₄) ₂ SO ₄ Do. électrode spé..	Tc -> RDT: 11 à 16 g N-NO ₃ /kg MS 30 jours après la levée	Cinétiques sur 1 mois à des stades juvéniles.
Iversen K. V., Fox R. H., Piekielek W. P., 1985b	Base de la tige (+ feuil. non émergées du cornet)	18 à 35 jours après la levée	S&B Ext par (NH ₄) ₂ SO ₄ Do. électrode spé..	Pas l'objectif de l'étude	Etude des effets de l'ombrage, de l'heure de prélèvement, du génotype.
McClenahan E J., Killorn R., 1988	Base tige	Stade V6 (6 feuil. ligulées visibles)	S&B Ext. par tampon. Do. électr. spé.	Topt -> RDTmax 0,9 à 1,78 N-NO ₃ % MS suivant 2 types de sol.	6 sites en Iowa
Nietsch A., 1989	Base tige	Ensemble du cycle	Jus extraits par pression	Topt -> RDT 5000 mg/l NO ₃ Excessif 7000 mg/l NO ₃	Article général sur la fertilisation azotée => pas très précis
Rauschkolb R. S. et al., 1974	Base tige et nervure centr. des feuilles	début 35 à 40 jours après la levée	Coloration moelle par un réactif - lecture à l'oeil.	Topt -> RDT 4000 à 6000 mg N-NO ₃ /kg MS ?	4 classes de coloration - Corrélation avec des dosages en labo.
Routchenko W., 1967 (+autres publ.)	Tissus conducteurs (surtout nervure feuille 6)	Différents stades :	Tissus plongés dans l'éther + neige carbonique. Ext. par pression. Do. technique analyt. complexe.	Topt -> indice de croissance : 500 à 800 mg N-NO ₃ /l. Interprétation en fct des autres formes biochimiques de N	Méthode basée sur la répartition des différentes formes des éléments chimiques
Schepers J. S. et al., 1990	Base tige	Stade V4 à V6 (4 à 6 feuilles ligulées visibles)	S&B Ext eau chaude. Do. Autoanalyseur	3 à 8 g N-NO ₃ /kg MS Pas de liaison avec N % des feuilles. NO ₃ =15% de N total	Comparaison des génotypes - Observent augment. NO ₃ entre 2 dates.
Syltie P. W., Melsted S. W., Walker W. M., 1972	Feuille opposée et au-dessous de l'épi	Floraison	Sève extraite de la nervure centrale. Test colorimétrique sur papier test	Tcrit : 5-15 ppm N-NO ₃ . Non corrélé à RDT. Faiblement corrélé à %N des feuilles.	Analyse plusieurs éléments - Corrélation avec diagnostic foliaire

5.2 TEST NITRATE PLANTE

L'utilisation de la teneur en nitrate des plantes pour apprécier la qualité de la nutrition a fait l'objet de nombreux travaux. Une synthèse des études réalisées sur le maïs est présentée **tableau 5.3**. La base de la tige est la partie de la plante généralement utilisée pour extraire les nitrates. Par contre, les techniques d'extraction des nitrates et de dosage, ainsi que les méthodes pour définir une teneur seuil, sont tellement différentes qu'il est impossible de proposer à partir de ces travaux un outil opérationnel.

La concentration en nitrate dans la plante réagissant très rapidement à l'offre, il est "illusoire" de l'utiliser pour des pronostics à long terme sur l'ensemble du cycle végétal. Ceci explique les échecs de la plupart des travaux américains dans ce domaine en essayant de relier la concentration en nitrate de la base de la tige, mesurée au stade 6 feuilles ligulées, avec le rendement en grain. La concentration en nitrate doit donc être utilisée pour diagnostiquer une croissance instantanée ou pour réaliser un pronostic pour les jours qui suivent. Sur maïs, la démarche proposée par Routchenko (1967) qui associe un indicateur de l'état de la croissance et les différentes formes biochimiques d'un élément apparaît intéressante, mais sa complexité analytique la rend peu opérationnelle.

Les travaux récents effectués en France sur le blé mettent en évidence que l'indicateur nitrate peut être un outil performant pour porter un jugement, à court terme, sur le statut azoté de la culture (Justes, 1993). En combinant le bilan prévisionnel d'azote (pronostic à long terme) et l'indicateur nitrate, il est possible d'améliorer les pratiques de la fertilisation azotée du blé (Méthode JUBIL^R INRA-ITCF).

Les études que nous avons démarrées dans ce domaine en 1992 en collaboration avec l'AGPM (Desvignes et Plénet, 1993 ; Desvignes et Plénet, 1994 ; Kojfer, 1992) puis avec l'ITCF, les chambres d'agriculture et des lycées agricoles (1993 et 1994), reprennent la démarche développée sur le blé.

Des travaux méthodologiques ont été réalisés en parallèle. Toutefois, nous n'avons pas eu le temps de préciser certains points techniques ou d'entreprendre des travaux plus fondamentaux visant à étudier la signification physiologique de cet indicateur nitrate (sites de réduction des nitrates, répartition des nitrates dans le flux xylémique par rapport aux jus extraits par pression, "turn over" des nitrates dans la base de la tige,...).

Nos travaux ont pour objectif (i) d'établir les cinétiques de la concentration en nitrate dans les jus extraits de la base de la tige et de vérifier si un indicateur nitrate peut être utilisé comme outil de diagnostic sur maïs et (ii) d'analyser les relations avec l'indice de nutrition azotée et de proposer des teneurs seuils en nitrate pour piloter la fertilisation azotée du maïs en temps réel.

L'indicateur nitrate (Test Nitrate Plante - TNP) que nous allons présenter correspond à la concentration en nitrate des jus extraits de la base de la tige de maïs. Il est basé sur un protocole opératoire précis qui a été décrit dans des publications antérieures (Plénet et al, 1994 ; Plénet et Desvignes, 1993). Il est précisé et discuté en **annexe 5.1**.

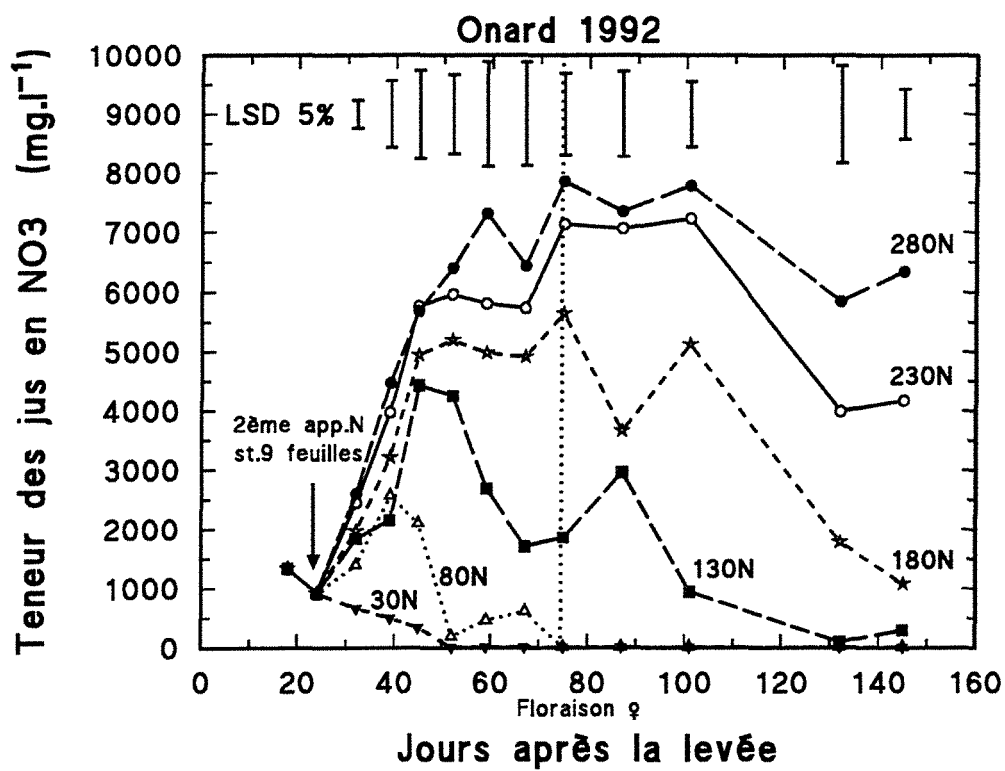


Figure 5.5 : Evolution de la concentration en nitrate dans les jus extraits de la base des tiges du maïs en fonction des doses d'azote - Onard 1992.

5.2.1 Evolution de la concentration en nitrate dans la base de la tige du maïs : intérêt comme indicateur de l'offre en azote du sol

La connaissance de l'évolution des nitrates dans la base de la tige au cours du cycle cultural est un préalable à la mise au point du diagnostic. Les cinétiques établies sur 8 essais réalisés en 1993 ont déjà été présentées (Desvignes et al, 1994). Nous discuterons la cinétique observée sur l'essai Onard 1992 (figure 5.5) dont la forme est assez représentative de celles observées sur les autres essais. Nous dégagerons les tendances générales et décrirons les processus physiologiques qui sont sous-jacents (Plénet et al, 1994).

Les petits apports au semis (30 kg N/ha) se traduisent par de faibles concentrations en nitrate dans la base des tiges au stade 7 et 9 feuilles, en l'absence toutefois de carence (INN = 1,26 à 1,05).

Le deuxième apport d'engrais (stade 9 feuilles) provoque une forte augmentation de la teneur en nitrate dans le jus extrait de la base des tiges (JBT), à l'exception du traitement 30N. On peut dégager 3 périodes à partir des courbes :

- une phase d'accroissement rapide des teneurs. La concentration en nitrate des JBT passe de 890 à 5800 mg NO₃/l en 20 jours sur les traitements 230N et 280N,
- une période de stabilisation des concentrations à un niveau et pendant un temps qui est fonction des doses d'engrais,
- une phase de diminution plus ou moins brutale qui dépend de l'offre en N du sol.

Les fortes augmentations de teneurs dans les JBT sont interprétées comme un dépassement des possibilités de réduction au niveau racinaire lorsque l'offre est très élevée (Gojon et al., 1986). Ceci conduit à un flux important de l'excès non réduit vers les parties aériennes où le pouvoir réducteur et les glucides sont non limitants en conditions favorables d'éclairement.

Sur les traitements où la disponibilité en azote est réduite, la teneur en nitrate des JBT diminue très rapidement, pour devenir pratiquement nulle. L'absence de nitrate dans la tige ne signifie pas un arrêt complet de l'absorption d'azote par le système racinaire. On observe encore, dans ce cas, des petites accumulations de N total dans les parties aériennes. La réduction des nitrates se fait en totalité au niveau racinaire. Toutefois, les flux d'azote sont généralement insuffisants par rapport à la demande liée à la croissance, tout au moins dans les parties du cycle comprises entre le stade 10 feuilles et la floraison. Au cours de cette période, la teneur en nitrate s'avère un indicateur très pertinent pour détecter précocement l'installation d'une déficience azotée (de 7 à 28 jours avant la teneur en azote total des parties aériennes - Plénet et Desvignes, 1993).

Après la floraison, le maintien d'une concentration élevée en nitrate dans les traitements qui encadrent le traitement "optimal" vis-à-vis du rendement-grains semble indiquer que la base de la tige devient essentiellement un organe de stockage. Sur certains traitements où la disponibilité en azote est un peu trop réduite pour assurer un remplissage maximal des grains, cette réserve est cependant peu exploitée. Cette difficulté à utiliser les nitrates de la tige en fin de période d'accumulation des assimilats dans le grain a été soulignée par Below et al. (1981). Elle semble liée à l'absence d'une activité nitrate réductase dans la tige, 30 jours après l'anthèse (Below et al, 1981 ; Ta, 1991). Par contre, les fortes concentrations en nitrate dans les JBT au stade ensilage et à maturité semblent donner une bonne indication sur les excès de l'offre en azote comme l'ont montré Binford et al. (1990 et 1992) mais avec une autre technique.

La période d'utilisation possible du test nitrate plante sur maïs est comprise entre le stade 10 feuilles et le stade floraison + 15 jours au maximum. Toutefois, avant le stade 14-16 feuilles, seul un suivi de la teneur en nitrate permet de porter un jugement précis sur la nutrition des plantes. L'intérêt agronomique

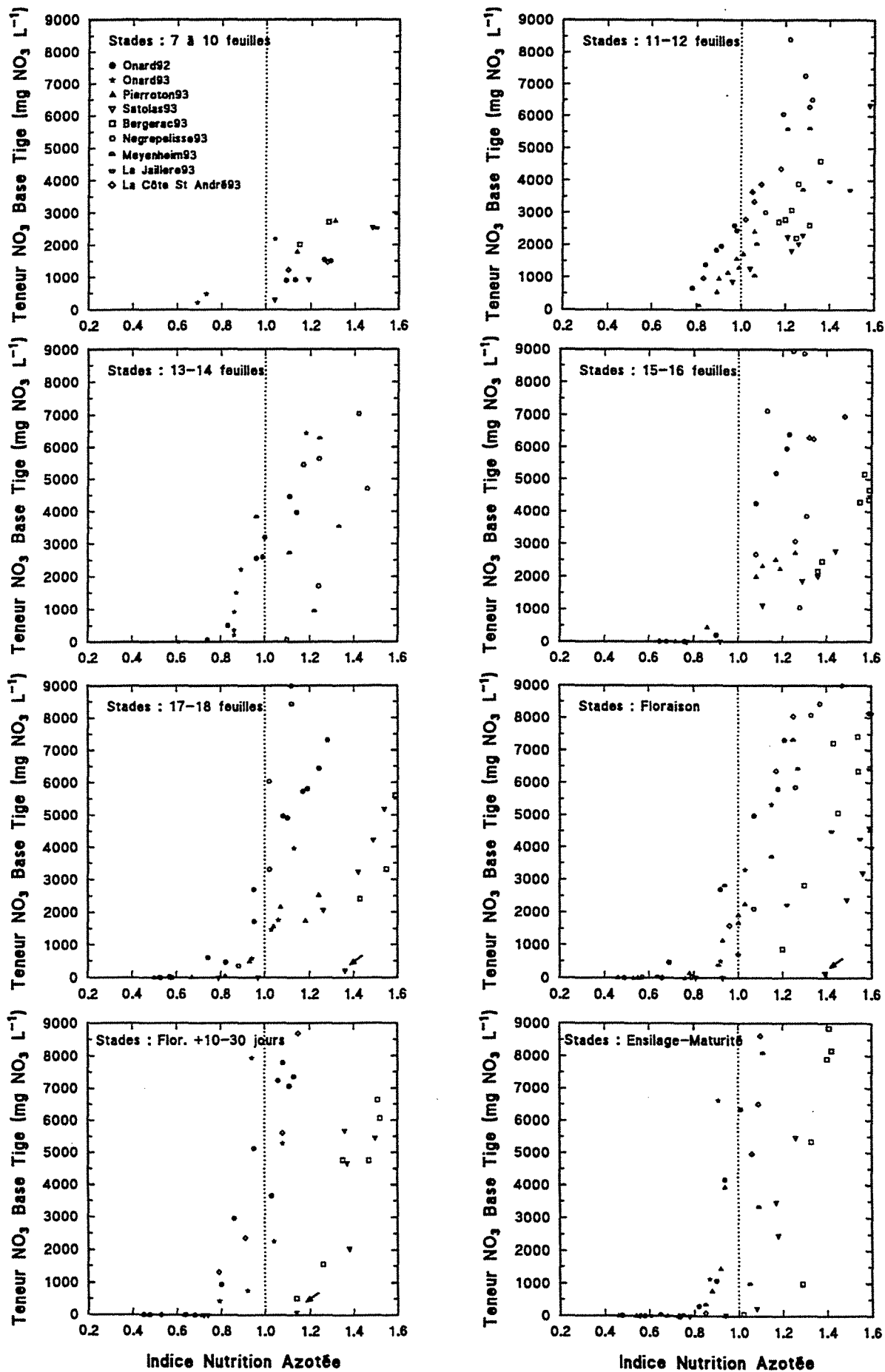


Figure 5.6 : Relation entre l'indice de nutrition azotée et la teneur en nitrate des jus extraits de la base des tiges du maïs à différents stades de la culture - Données de 9 essais dont Onard 1992 et 93 (1992-1993, AGPM, INRA et ITCF).

du test nitrate plante au stade juvénile (influence de l'absorption ammoniacale dans les sols froids, faible pouvoir réducteur lié à des températures faibles, etc.) et après la floraison (diminution des activités nitrate réductase et augmentation des activités protéolytiques) reste à démontrer.

5.2.2 Relations entre le test nitrate plante et l'indice de nutrition azotée

La figure 5.6 présente la teneur en nitrate dans les jus extraits de la base des tiges en fonction de l'indice de nutrition à différents stades du maïs sur les essais réalisés en 1992 et 1993 (Desvignes et al., 1994).

Les mesures réalisées au stade 7-10 feuilles correspondent à la date du 2ème apport d'engrais. La carence précoce diagnostiquée par INN est aussi décelable par le test nitrate. Au stade 11-12 feuilles, une discordance apparaît sur certains sites entre les 2 indicateurs. Sur quelques traitements, la teneur en azote total de la plante commence à être réduite ($INN < 1$). Mais la teneur en nitrate dans les JBT commence au contraire à s'élever du fait de l'augmentation de la disponibilité en N du sol liée à l'apport récent d'engrais. Les différences s'expliquent donc par les vitesses de réaction des 2 indicateurs. On observe encore quelques situations semblables au stade 13-14 feuilles.

Du stade 15-16 feuilles au stade ensilage, on peut dégager les tendances suivantes : lorsque $INN > 1$, les teneurs en nitrate dans les JBT sont supérieures à 1000 mg NO_3/l . Elles peuvent atteindre des valeurs 8000 mg NO_3/l . A l'inverse, les teneurs en NO_3 sont faibles (de 0 à 500 mg NO_3 /l) quand $INN \leq 1$. Quelques exceptions existent, mais elles se situent la plupart du temps dans les zones d'incertitude des mesures, surtout après la floraison. La description de la relation entre INN et le test nitrate par une fonction mathématique n'a pas vraiment de sens puisqu'elle est surtout basée sur un effet de "seuil". Quand $INN > 1$, de très grandes quantités de nitrate peuvent s'accumuler dans la base de la tige. Les teneurs en nitrate sont pratiquement systématiquement $> 1000-1500$ mg NO_3/l . Au-dessous de 1, elles tendent vers zéro.

La comparaison entre les cinétiques des teneurs en nitrate des JBT et des INN (résultats non présentés) permet de rejoindre les conclusions de Justes (1993) sur le blé. Le test nitrate plante est plus sensible que l'indice de nutrition pour diagnostiquer l'installation d'une carence en azote. Par contre, l'indice de nutrition azotée est un meilleur indicateur du statut azoté global de la plante car il permet de caractériser le fonctionnement du peuplement et l'intensité de la contrainte.

5.2.3 Détermination d'une teneur "seuil" en nitrate dans la base de la tige de maïs

L'utilisation du test nitrate plante comme outil de pilotage de la fertilisation azotée nécessite de préciser la teneur en nitrate au-dessous de laquelle la croissance va être limitée par l'azote dans les jours qui suivent. Il s'agit donc de réaliser un pronostic à court terme pour que l'agriculteur puisse intervenir et qui tienne compte du temps nécessaire à l'action de l'engrais. La teneur ainsi définie correspond donc à un seuil d'intervention. Pour une première approche et sachant que sur certains essais, les dates de mesures sont espacées de 14 jours, nous avons construit des graphiques mettant en relation la teneur en nitrate des JBT mesurée au temps J-14 (axe X) et les INN des mêmes traitements mesurés au temps J (axe Y). Le stade indiqué correspond à celui du temps J (figure 5.7). L'analyse des résultats est basée sur la démarche de Cate et Nelson (1971). L' $INN = 1$ sert de limite sur l'axe des Y et la droite verticale (en pointillé) permet de définir la teneur seuil en nitrate. Cette droite est positionnée de manière à avoir le moins de points possibles dans le cadran "en haut et à gauche" et le cadran "en bas et à droite". Les teneurs seuil en nitrate sont comprises entre 1000 et 2000 mg NO_3/l suivant les stades. Donc quand la teneur en nitrate des JBT est supérieure à ces valeurs, il y a de grandes probabilités pour que INN soit

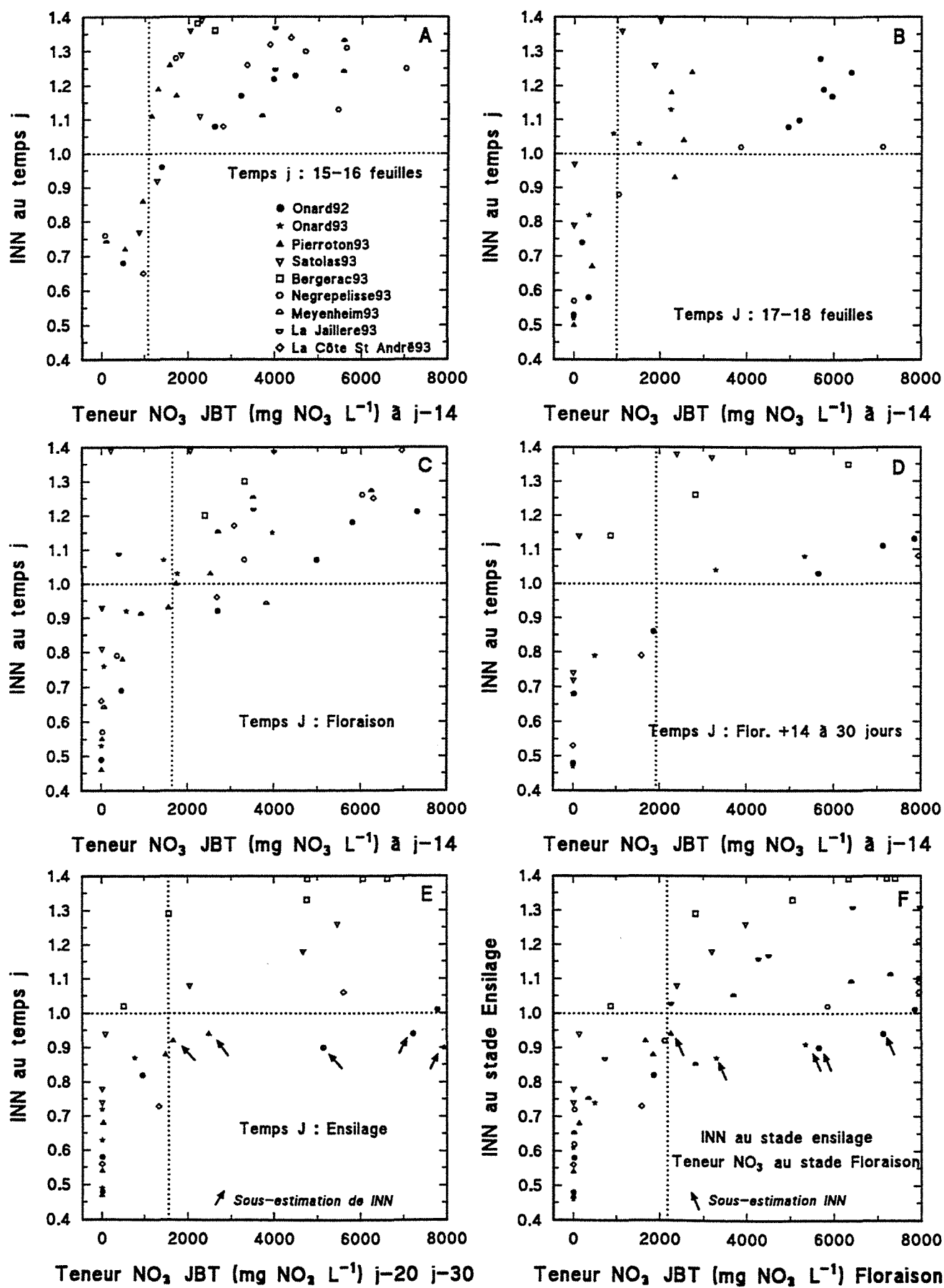


Figure 5.7 : Relation entre l'indice de nutrition azotée (INN) mesuré au temps J (stade indiqué sur la figure) et la teneur en nitrate des jus extraits de la base des tiges du maïs mesurée au temps (J - 14 jours) - Données de 9 essais dont Onard 1992 et 93 (1992 -1993 , AGPM, INRA et ITCF).

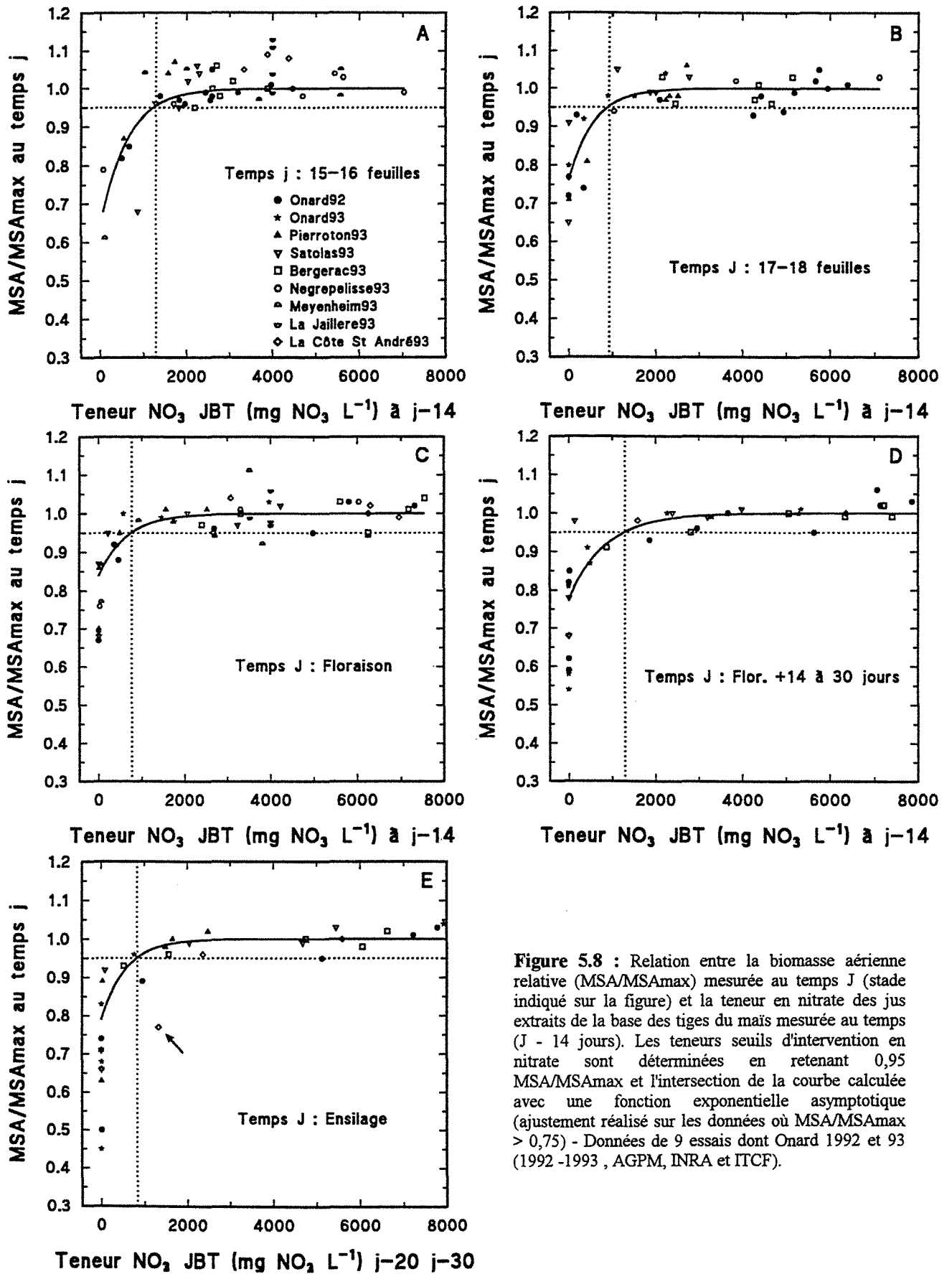


Figure 5.8 : Relation entre la biomasse aérienne relative (MSA/MSA_{max}) mesurée au temps J (stade indiqué sur la figure) et la teneur en nitrate des jus extraits de la base des tiges du maïs mesurée au temps ($J - 14$ jours). Les teneurs seuils d'intervention en nitrate sont déterminées en retenant 0,95 MSA/MSA_{max} et l'intersection de la courbe calculée avec une fonction exponentielle asymptotique (ajustement réalisé sur les données où $MSA/MSA_{max} > 0,75$) - Données de 9 essais dont Onard 1992 et 93 (1992 -1993 , AGPM, INRA et ITCF).

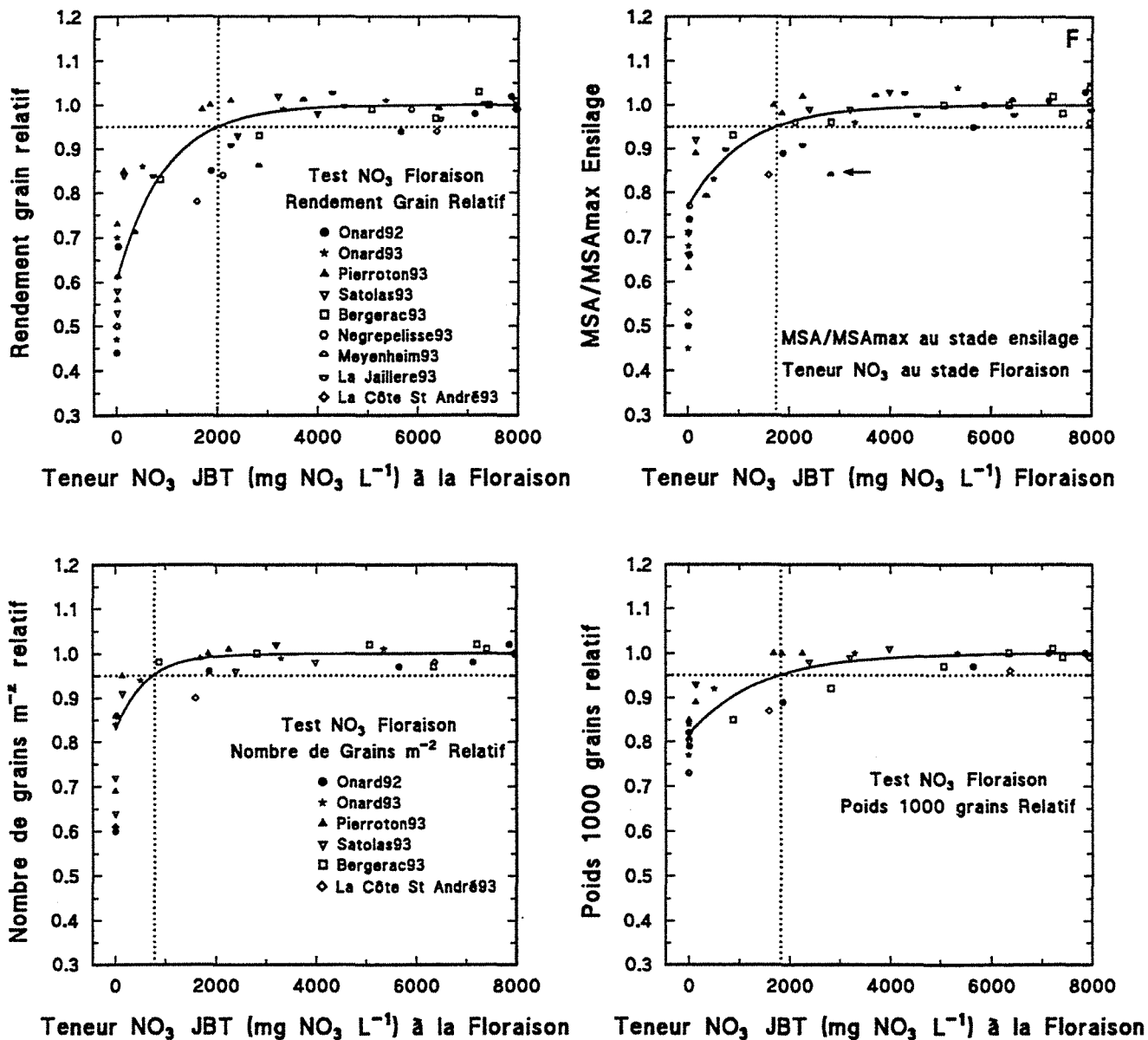


Figure 5.9 : Relation entre la teneur en nitrate des jus extraits de la base des tiges du maïs mesurée au stade floraison femelle et différentes variables d'élaboration du rendement :

5.9a : Rendement-grain relatif

5.9b : Biomasse aérienne relative mesurée au stade ensilage,

5.9c : Nombre de grains/m² relatif,

5.9d : Poids de 1000 grains relatif

Les teneurs seuils d'intervention en nitrate sont déterminées en retenant une valeur seuil relative de 0,95 et l'intersection de la courbe calculée avec une fonction exponentielle asymptotique (ajustement réalisé sur les données où MSA/MSAmix > 0,75 ou 0,60 pour RDT) Données de 9 essais dont Onard 1992 et 93 (1992 -1993 , AGPM, INRA et ITCF).

supérieur à 1 (N non limitant pour la croissance) pendant les 14 jours qui suivent la date de réalisation du test.

Les intervalles de confiance pouvant être importants sur les INN (addition des erreurs sur les biomasses et les teneurs en azote), il est difficile de préciser plus exactement la valeur du seuil. Nous avons effectué la même analyse en utilisant les valeurs relatives de la biomasse aérienne (MSAmax étant la moyenne des 2 ou 3 traitements plus fortes doses N). La valeur 0,95 MSA/MSAmax a été retenue comme limite acceptable de différence de production. Les résultats sont présentés **figure 5.8**. Un modèle exponentiel asymptotique est calculé pour faciliter le positionnement de la droite verticale. Sur la période stade 12 feuilles-floraison, la teneur seuil en nitrate de 1000 à 1300 mg NO₃/l permet de pronostiquer l'absence d'un effet N sur la croissance dans les 14 jours qui suivent le test. Ce résultat est en cours de confirmation grâce à l'analyse des données 1994. Le test nitrate apparaît donc utilisable pour réaliser des pronostics à court terme (14 jours au maximum).

Toutefois, les agriculteurs qui pratiquent l'irrigation fertilisante peuvent s'interroger sur la nécessité d'un apport d'azote au stade floraison. Nous considérons cette date comme la dernière limite pour effectuer un apport sans augmenter les risques environnementaux. A ce stade, on fait un pronostic à moyen terme (jusqu'à la récolte) comme dans le cas du diagnostic foliaire. La **figure 5.9** présente les relations entre la teneur en nitrate des JBT mesurée à la floraison et les composantes du rendement, ainsi que la biomasse aérienne au stade ensilage. La teneur seuil en nitrate se situe vers 2000 mg NO₃/l pour que le rendement, le poids de 1000 grains et la biomasse aérienne ne soient pas limités par la nutrition azotée en post-floraison. La précision du test devient cependant plus faible. Par contre, la teneur seuil vis-à-vis de GR/m² est de 1000 mg NO₃/l car cette composante est déterminée dans les 20 jours qui suivent la floraison. Le test nitrate au stade floraison est un bon indicateur des éventuelles limitations de GR/m² par l'azote, mais un indicateur médiocre pour décider si un apport d'engrais est nécessaire pour que l'azote ne soit pas un facteur limitant du remplissage des grains.

Ces résultats permettent de définir une nouvelle stratégie de la fertilisation des cultures de maïs, similaire à celle développée sur blé (JUBIL[®] INRA-ITCF). La dose d'azote à apporter au début de la culture (semis + 8 feuilles) est déterminée par la méthode du bilan prévisionnel (dose X) à laquelle on retranche 40 à 50 kg N/ha pour tenir compte des fournitures d'azote potentielles du sol. Après le deuxième apport, un suivi de la teneur en nitrate dans les jus de la base des tiges est réalisé du stade 12 feuilles à la floraison (environ 3-4 dates de mesures). Quand la teneur en nitrate descend en-dessous du seuil d'intervention (1500 mg NO₃/l), un apport de 40 à 50 kg N/ha est effectué. Cette stratégie est actuellement en cours d'expérimentation (1994-1995).

Sur maïs, des travaux complémentaires sont nécessaires pour valider la teneur seuil d'intervention et préciser l'intérêt et la robustesse des indications données par le test nitrate au stade floraison pour pronostiquer les effets de l'azote sur le remplissage des grains. Le principe de cette méthode de fertilisation pour le maïs implique obligatoirement l'utilisation d'une technique particulière pour apporter l'engrais en complément : l'irrigation fertilisante. Les surfaces importantes de cultures irriguées de maïs en France, souvent localisées en sols filtrants et/ou à faibles capacités de rétention en eau (systèmes vulnérables pour la pollution nitrique), incitent à poursuivre la mise au point du test nitrate plante pour pouvoir adapter les apports à la demande en azote liée à la croissance. Toutefois, même en cultures non irriguées, les indications apportées par cet outil de diagnostic rapide peuvent s'avérer très utiles pour affiner les référentiels régionaux concernant la fertilisation azotée.

Synthèse : Techniques rapides de diagnostic du statut azoté du maïs

☞ *Diagnostic foliaire*

L'utilisation du diagnostic foliaire pose des difficultés car des divergences importantes sont observées sur la teneur en azote critique et le choix des parties de la feuille à analyser selon les auteurs.

Une relation est établie entre les teneurs en azote dans la feuille entière de l'épi et le tiers médian de la feuille de l'épi sans la nervure centrale. Celle-ci permet de comparer les "normes" françaises et américaines :

$$\% \text{ N feuille entière} = 0,734 (\% \text{ N tiers médian}) \quad R^2 = 0,975$$

La teneur critique en azote dans la feuille entière de l'épi au stade floraison femelle permettant d'obtenir 95 % du rendement maximal est égale à 2,5 % N dans nos conditions expérimentales.

A la floraison, le diagnostic foliaire s'avère être un bon indicateur du statut azoté général de la plante. Quand INN = 1, la teneur critique en azote dans la feuille de l'épi est égale à 2,5 % N. Le diagnostic foliaire est un bon indicateur du pool d'azote métaboliquement actif. Par contre, il s'avère moins pertinent pour révéler les pools d'azote de réserves.

☞ *Test nitrate plante*

Le test nitrate plante correspond à la teneur en nitrate des jus extraits de la base des tiges (JBT) de maïs.

L'analyse des évolutions de la concentration en NO₃ des JBT montre que le test nitrate plante est un indicateur plus rapide et sensible de l'installation d'une carence précoce que l'indice de nutrition azotée.

Un seuil d'intervention est proposé (1500 mg NO₃/l) pour la période stade 12 feuilles - floraison. Il correspond à la teneur en nitrate au-dessus de laquelle la croissance et l'indice de nutrition azotée ne seront pas affectés par l'alimentation azotée dans les 14 jours qui suivent la date du test.

A la floraison, le test nitrate permet un bon pronostic sur les conditions d'alimentation azotée assurant l'obtention du nombre de grains/m² maximal. Par contre, la teneur en nitrate des JBT est un indicateur moins pertinent du rôle de la nutrition azotée sur le remplissage des grains. L'indice de nutrition qui est un indicateur plus global du statut azoté est à préférer au stade floraison pour décider de l'éventualité d'un apport complémentaire d'engrais pour obtenir le rendement optimal.

L'utilisation combinée du bilan d'azote prévisionnel et du test nitrate plante doit permettre de définir une nouvelle stratégie de fertilisation azotée du maïs. Celle-ci va cependant dépendre des possibilités d'intervention en cours de cultures pour apporter les engrais (irrigation fertilisante).

CONCLUSION

of the system. The system is a 2×2 matrix with the following elements: *top-left* = *highly structured* and *highly controlled*; *top-right* = *highly structured* and *lowly controlled*; *bottom-left* = *lowly structured* and *highly controlled*; *bottom-right* = *lowly structured* and *lowly controlled*.

The *top-left* quadrant is the most common form of organization. It is characterized by a high degree of formalization, a high degree of control, and a high degree of structure. This type of organization is often found in large, established organizations with a long history.

The *top-right* quadrant is characterized by a high degree of formalization, a low degree of control, and a high degree of structure. This type of organization is often found in organizations that are in the process of restructuring or in organizations that are facing a crisis.

The *bottom-left* quadrant is characterized by a low degree of formalization, a high degree of control, and a low degree of structure. This type of organization is often found in organizations that are in the process of restructuring or in organizations that are facing a crisis.

The *bottom-right* quadrant is characterized by a low degree of formalization, a low degree of control, and a low degree of structure. This type of organization is often found in organizations that are in the process of restructuring or in organizations that are facing a crisis.

Figure 1 shows the four quadrants of the matrix.

The matrix is a useful tool for understanding the relationship between structure and control. It can be used to identify the strengths and weaknesses of an organization and to develop strategies for improvement. For example, an organization that is in the *top-left* quadrant may need to focus on increasing its degree of control and its degree of structure.

The matrix is also a useful tool for understanding the relationship between structure and control in different types of organizations. For example, a large, established organization with a long history is likely to be in the *top-left* quadrant, while a small, newly established organization is likely to be in the *bottom-right* quadrant.

The matrix is a useful tool for understanding the relationship between structure and control in different types of organizations. For example, a large, established organization with a long history is likely to be in the *top-left* quadrant, while a small, newly established organization is likely to be in the *bottom-right* quadrant.

The matrix is a useful tool for understanding the relationship between structure and control in different types of organizations. For example, a large, established organization with a long history is likely to be in the *top-left* quadrant, while a small, newly established organization is likely to be in the *bottom-right* quadrant.

The matrix is a useful tool for understanding the relationship between structure and control in different types of organizations. For example, a large, established organization with a long history is likely to be in the *top-left* quadrant, while a small, newly established organization is likely to be in the *bottom-right* quadrant.

The matrix is a useful tool for understanding the relationship between structure and control in different types of organizations. For example, a large, established organization with a long history is likely to be in the *top-left* quadrant, while a small, newly established organization is likely to be in the *bottom-right* quadrant.

L'optimisation de la fertilisation azotée nécessite une meilleure définition de la demande. Habituellement, celle-ci est prise en compte par la notion de "besoin par unité de production finale" dans les bases du raisonnement des apports d'engrais. L'offre en azote du sol + engrais est par contre très fluctuante en raison de très nombreux mécanismes influant le devenir de l'azote (climat, type de sol, activité biologique,...). Un des objectifs de ce travail est de proposer, grâce à nos résultats qui sont tous basés sur des cinétiques de croissance, une technique permettant de caractériser la demande en azote du peuplement à chaque instant du cycle. Elle correspond à un produit entre la matière sèche et la teneur en azote. Mais elle ne peut pas être définie à partir d'une simple courbe de prélèvement d'azote car les cultures sont capables d'absorber des quantités d'azote extrêmement variables selon l'offre du sol qui est conditionnée par le contexte pédo-climatique et technique. Nous devons donc quantifier et modéliser les 2 termes de la *fonction demande*.

Caractérisation du statut azoté du maïs

↳ *Relation critique entre la teneur en azote et la biomasse aérienne*

Pour mettre au point une technique de diagnostic permettant de s'assurer que la teneur en azote est adaptée à la croissance, nous avons utilisé la teneur en azote de la plante entière (parties aériennes) car c'est une variable suffisamment synthétique pour refléter l'état nutritionnel global du peuplement, du fait des transferts importants entre certains compartiments de la plante. En nous basant sur les principes des "courbes de dilution" développés par G. Lemaire et son équipe, nous avons défini précisément des teneurs critiques qui correspondent à la teneur minimale en azote des parties aériennes permettant la production maximale de matière sèche à une date donnée. A partir de ces données critiques, nous avons établi une relation allométrique critique entre la teneur en azote et la biomasse aérienne accumulée, spécifique au maïs :

$$\text{MSA} \in \{1 \text{ t/ha} ; 22 \text{ t/ha}\} \quad \% N_{\text{crit}} = 3,40 \text{ MSA}^{-0,37}$$

Sa validité et sa robustesse sont testées en analysant des résultats d'essais azote réalisés dans d'autres situations pédo-climatiques et variétales.

↳ *Indice de nutrition azotée*

Pour pouvoir comparer les effets de l'année, des doses d'azote ou des modalités d'apport, nous utilisons un indice de nutrition :

$$\text{INN} = \% \text{Nobs} / \% \text{Ncrit}$$

Lorsque la teneur observée est égale à la teneur critique, $\text{INN} = 1$. Des accumulations excessives d'azote par rapport aux besoins de la croissance instantanée donnent des $\text{INN} > 1$. Des $\text{INN} < 1$ caractérisent la déficience azotée. Ainsi, nous pouvons déterminer à chaque instant, en mesurant la biomasse aérienne et sa teneur en azote, le statut azoté de tout peuplement de maïs.

↳ *Outils rapides de diagnostic du statut azoté*

Cette technique de diagnostic, révélatrice du statut azoté général de la plante entière, est toutefois assez contraignante lors de sa mise en oeuvre ; ce qui limite son utilisation. Nous avons donc cherché à améliorer ou à concevoir des outils de diagnostic, rapides et fiables, utilisables par les techniciens ou les agriculteurs. La simplicité et la rapidité d'un test nécessitent généralement une analyse d'un organe particulier de la plante ou d'un seul paramètre (feuille de l'épi ou base de la tige, concentration en nitrate,...). Pour établir des références avec ces outils, une étude préalable, basée sur les relations avec INN, est réalisée pour vérifier si le test rapide donne une image "fiable" du statut azoté de la plante entière. Deux tests sont présentés : le diagnostic foliaire et un test nitrate plante.

- Pour le diagnostic foliaire, nous proposons une teneur seuil en azote de 2,5 % dans la feuille entière de l'épi à la floraison comme limite au-dessous de laquelle le rendement sera significativement affecté par la nutrition azotée. Cette teneur correspond à $INN = 1$ au stade floraison.
- Le test nitrate plante que nous avons développé avec l'AGPM et l'ITCF est fonction de la teneur en nitrate des jus extraits de la base des tiges de maïs (avec un dosage par une méthode rapide). Les indications fournies par le test nitrate sont concordantes avec celles de INN. Le test nitrate qui est un bon révélateur de l'absorption des nitrates jusqu'à la floraison, réagit plus rapidement à une diminution de l'offre. Il s'avère donc un indicateur très sensible de l'installation d'une déficience en azote. Par contre, il n'est pas possible de caractériser l'intensité de la carence azotée avec cet outil. De même, en post-floraison, la teneur en nitrate des jus de la base des tiges n'est pas un excellent révélateur de la participation de l'azote au remplissage des grains car les mécanismes de remobilisation de l'azote des organes végétatifs vers l'épi sont importants. Malgré ces réserves, le test nitrate plante s'avère un outil intéressant pour mettre au point une nouvelle stratégie de la fertilisation azotée du maïs. Elle serait basée sur (i) une réduction des doses d'engrais en début de cycle, (ii) un suivi de l'adaptation de l'offre à la demande grâce au test nitrate plante, (iii) un apport complémentaire d'engrais en cours de culture, dès que la teneur en nitrate des jus de la base des tiges devient inférieure à un seuil d'intervention. Le seuil d'intervention de 1500 mg NO_3/l est proposé. Il est en cours de validation.

Modélisation de la croissance potentielle.

Pouvant diagnostiquer le statut azoté des plantes pour un niveau de croissance donnée, il est maintenant indispensable de pouvoir soit porter un jugement sur la croissance (diagnostic), soit caractériser plus précisément la dynamique d'élaboration de la biomasse par petites régions agricoles en fonction des fluctuations climatiques observées. Il s'agit donc de déterminer les cinétiques de productions potentielles qui sont fonction des disponibilités en rayonnement et en sommes de températures. La contrainte hydrique n'est pas abordée car nous avons travaillé en conditions irriguées.

↳ Modèle de croissance potentielle

Le modèle, dont les concepts ont été développés par la bioclimatologie, intègre 3 grandes fonctions : mise en place de la surface foliaire, élaboration de biomasse et répartition des assimilats dans le système racinaire et les épis. A l'exception d'un module absorption du rayonnement solaire, les variables du modèle sont établies en fonction des conditions expérimentales de la région Aquitaine. Les résultats les plus significatifs sont la détermination de coefficients de conversion distincts selon 3 périodes du cycle et une modélisation du rapport biomasse racinaire sur la biomasse aérienne. La variable de sortie du modèle est la croissance journalière.

↳ Indicateurs biologiques du fonctionnement du peuplement

Ce modèle permet de diagnostiquer l'état de croissance observée, celle-ci correspondant à la variable d'entrée de la relation entre la teneur critique et la biomasse aérienne. Une analyse à un niveau moins synthétique que la biomasse accumulée peut être effectuée grâce à sa décomposition selon les grandes fonctions prises en compte dans le modèle. Les variables du modèle, comme les vitesses d'installation de l'indice foliaire, les vitesses de sénescence, les vitesses de croissance, les coefficients de conversion du rayonnement utile à la photosynthèse en biomasse aérienne ou totale, sont caractérisées dans leur état potentiel. Elles peuvent donc être utilisées comme des indicateurs biologiques pour diagnostiquer le fonctionnement des cultures de maïs à différentes échelles de précision.

↳ Composantes du rendement

Des valeurs potentielles sont proposées pour des indicateurs plus faciles à appréhender comme les composantes du rendement. Cependant, le nombre de grains/m² n'est pas intégré au modèle car son

déterminisme dépend pour une part importante, mais mal connue, des conditions intervenant sur le programme morphogénétique (température, photopériode,...). Les flux d'assimilats et d'azote influencent cette composante lorsqu'ils sont insuffisants par rapport à la demande des organes en croissance. La compétition entre les différents puits entraîne la mise en place de mécanismes de régulation comme les avortements des grains dans les 20 jours qui suivent la floraison. Quelques valeurs seuils d'entrées en compétition sont proposées, mais elles méritent d'être testées dans d'autres situations.

Effets de la contrainte azotée

↳ *Intérêt de l'indice de nutrition azotée pour comparer des traitements azotés*

Les protocoles expérimentaux ont permis de créer un gradient important de nutrition azotée des cultures se traduisant par des INN très différents au cours du cycle végétal. Nous avons aussi appréhendé les effets d'une carence azotée intervenant avant la floraison, suivi d'un apport "correctif" à ce stade. Toutefois, les effets sur la croissance des mêmes traitements sont très variables selon les années. Seul l'indice de nutrition permet de quantifier précisément l'impact réel du traitement en terme de nutrition. Cette condition s'avère un élément déterminant pour comparer les effets des "doses N" suivant les sites-années et différentes techniques d'apport.

↳ *Quantification et hiérarchisation de la réaction des indicateurs à la contrainte azotée*

La réaction à la contrainte azotée des indicateurs de fonctionnement est étudiée à partir des relations entre leur valeur relative et INN pour pouvoir comparer différentes années. Lorsque $INN > 1$, les indicateurs sont à leur niveau potentiel. Au-dessous de 1, la diminution des valeurs de l'indicateur de fonctionnement est d'abord lente puis s'accroît. La zone de rupture se situe pour la plupart des variables vers un INN compris entre 0,6 et 0,7. Plutôt que de retenir deux fonctions linéaires pour décrire la décroissance des variables face à la contrainte, nous avons utilisé une relation exponentielle asymptotique (type fonction monomoléculaire) pour faire les ajustements. Les relations établies permettent de quantifier la réaction de chaque variable au stress azoté. Il ressort que l'absorption du PAR est assez peu modifiée par la carence dans nos conditions expérimentales (moins de 10 % pour des $INN < 0,6$), même si le modèle que nous avons utilisé nous conduit sans doute à sous-estimer légèrement son effet. Ceci est dû aux fortes valeurs d'indice foliaire de la variété ($IF_{max} = 6$). Des réductions de 30 à 40 % d'IF se répercutent faiblement sur PARa car l'efficacité d'absorption est pratiquement maximale dès que $IF > 3$. La contrainte azotée intervient donc essentiellement sur les processus photosynthétiques et métaboliques qui assurent la conversion du rayonnement en matière sèche (coefficient de conversion : Cb). Les variables dynamiques (vitesses, flux) réagissent très rapidement au stress. Il est donc possible d'établir une hiérarchie dans la réaction des indicateurs, comme la plus grande sensibilité du nombre de grains/m² par rapport au poids moyen des grains lorsque la carence est sévère.

↳ *Indice de "l'histoire nutritionnelle" ou "indice de stress"*

Les variables traduisant des vitesses (vitesses d'installation de la surface foliaire, vitesses de sénescence, vitesses de croissance,...) ont nécessité l'utilisation d'un INN "moyen" calculé par intégration des INN en fonction du temps sur la période où la variable est mesurée. Selon le principe de calcul retenu, il est possible de définir 2 types d'indice "moyen" : un indice retraçant "l'histoire nutritionnelle" qui prend en compte les valeurs de $INN > 1$ et un "indice de stress" qui intègre seulement les valeurs de $INN < 1$. Au début de ce travail, nous avons opté pour le premier type d'indice. En effet, l'indice de nutrition étant établi par rapport à la croissance de la plante entière, nous ne pouvions pas présumer si des $INN > 1$ étaient nécessaires pour que certaines variables soient à leur maximum. *A posteriori*, cette hypothèse ne semble pas à rejeter. Certaines variables réagissant rapidement à la contrainte sont à leur maximum pour des $INN > 1$. Toutefois, leurs valeurs potentielles sont généralement atteintes pour des $INN \approx 1,05$ à 1,10 dans notre étude. Ceci montre la validité de l'INN car il s'avère un excellent indicateur du statut

azoté minimal permettant l'expression potentielle des principales fonctions intervenant dans la croissance d'un peuplement.

☞ *Indice instantané ?*

L'indice de nutrition est un indicateur instantané du statut azoté du peuplement car il réagit très rapidement à un apport d'azote. Nous avons observé des variations en moins d'une semaine de 0,50 à 0,70 INN et de 0,50 à 1,0 INN en 13 jours. Les diminutions d'INN sont généralement moins brutales car l'offre du sol est rarement interrompue brutalement (au moins dans nos conditions). Ces variations très rapides du statut azoté sont accompagnées d'une augmentation de l'efficacité de l'azote dans certains processus métaboliques, comme par exemple les fortes augmentations de Cb suite à un apport correctif. Si un apport correctif permet de revenir à une teneur en azote permettant à nouveau une croissance instantanée maximale (INN = 1), cela ne signifie cependant pas que le déficit de croissance est récupéré totalement. Le déficit de croissance, qui doit être déterminé par comparaison avec un traitement N non limitant ou par simulation de la croissance potentielle, est corrélé à un INN calculé par intégration en fonction du temps. A noter aussi, que des modifications de répartition de la taille des compartiments sont généralement observées dans ce cas.

Comparaison de pratiques de fertilisation

☞ *Intérêt du fractionnement (irrigation fertilisante)*

L'intérêt du fractionnement des apports (simulation d'une irrigation fertilisante), par comparaison avec les modalités d'apport classique, était une des questions pratiques à laquelle nous devons répondre. Les résultats des 4 années d'essais, basés sur des cinétiques de prélèvement d'azote (et d'engrais grâce au marquage 15N en 1991), indiquent que le fractionnement ne modifie pas significativement les évolutions des INN en comparaison avec les apports classiques. Ceci se traduit par l'absence d'effet significatif sur les indicateurs de fonctionnement du peuplement et sur les composantes du rendement. Il faut cependant se méfier des apports trop fractionnés qui peuvent conduire à une offre insuffisante par rapport à la demande au cours du cycle. Le fractionnement ne semble pas induire une augmentation des reliquats d'azote minéral dans le sol à la récolte du maïs, dans la mesure où la quantité totale d'azote apportée correspond à la dose optimale. Par contre, un apport complémentaire "excédentaire" vis-à-vis de la croissance conduit à une augmentation des reliquats. Il est donc indispensable, pour mettre en oeuvre cette pratique de fertilisation, d'avoir des outils rapides de diagnostic comme le test nitrate plante, pour décider objectivement de la nécessité d'un apport complémentaire.

☞ *Une technique de fertilisation doit s'insérer dans une stratégie globale de la gestion de l'azote*

Toutefois, ces résultats ne remettent pas en question l'intérêt du fractionnement des apports ou l'utilisation d'un apport venant en complément de la dose calculée par la méthode des bilans, réduite de 40-50 kg N/ha. Ces techniques doivent s'insérer dans une stratégie globale de la gestion de l'azote qui tient compte de l'ensemble des paramètres agronomiques (texture, sensibilité au déficit hydrique, précédent, systèmes de cultures,...), climatiques (fréquences des précipitations en début de cycle, etc.) et techniques (matériel d'irrigation, etc.) pouvant influencer sur la lixiviation des nitrates.

Demande critique en azote du peuplement

A partir de la relation critique entre la teneur et la biomasse, on peut déterminer la quantité d'azote minimale que la plante doit prélever pour assurer sa croissance instantanée maximale :

$$\text{MSA} \in \{0-1 \text{ t/ha} ; 22-23 \text{ t/ha}\} \quad \text{QN}_{\text{prél,crit}} = 34 \text{ MSA}^{0,63}$$

Nous avons défini aussi les flux minimaux d'azote assurant l'accumulation optimale des assimilats dans les épis. En couplant cette relation au modèle de croissance potentielle journalière, nous avons simulé les

cinétiques de prélèvement d'azote pour un climat donné. Une modélisation de la répartition de l'azote dans le système racinaire et les épis est réalisée. Les flux liés à la demande critique ne correspondent pas forcément à l'offre du sol. Nous avons établi une relation "moyenne" des flux d'azote du sol observés dans nos conditions expérimentales. Les différences entre la demande et l'offre permettent de quantifier un pool d'azote de réserve.

Perspectives

Les modèles proposés intègrent 4 années d'expérimentation. Un travail important est encore nécessaire pour les *valider* et tester leurs robustesses. Il faut intégrer d'autres variables d'entrée (densité, variété, contrainte hydrique,...) pour élargir les conditions d'utilisation. Des algorithmes doivent être conçus pour intégrer l'installation progressive de la contrainte azotée à un modèle général du fonctionnement des cultures.

Il faut aussi *tester certaines hypothèses fortes des théories* sous-jacentes aux relations entre la teneur en azote et la croissance : influence du rapport tige/feuille sur la dilution de l'azote chez le maïs, répartition de l'azote au sein du couvert en fonction de l'éclairement, etc. Des travaux sont en cours dans ce domaine. La dynamique de la répartition de l'azote foliaire pourrait être la base d'un nouveau concept de diagnostic du statut azoté.

Des *études comparatives du fonctionnement d'espèces végétales* appartenant au même groupe métabolique pourraient être très fructueuses. L'efficacité à utiliser l'azote d'une culture peut se décomposer en efficacité métabolique et en efficacité de l'absorption :

$$\Delta QMS / \Delta QN_{sol} = [\Delta QMS / \Delta QN_{prél}] * [\Delta QN_{prél} / \Delta QN_{sol}]$$

$\Delta QMS / \Delta QN_{sol}$: quantité de MS produite par quantité d'azote disponible dans le sol,
 $\Delta QMS / \Delta QN_{prél}$: quantité de MS produite par quantité d'azote absorbée ,
 $\Delta QN_{prél} / \Delta QN_{sol}$: quantité d'azote absorbée par quantité d'azote disponible dans le sol.

On pourrait alors identifier et hiérarchiser les stratégies de gestion de l'azote développées par les espèces végétales. La notion de "plantes rustiques", souvent utilisée pour des espèces comme le sorgho ou le mil, serait appréhendée différemment : les différences entre espèces sont-elles liées à des différences d'aptitudes pour valoriser l'azote du sol et/ou à des efficacités métaboliques très distinctes. Cette identification est essentielle pour débiter des travaux d'amélioration des plantes sur un critère synthétique comme l'"efficacité" pour l'azote.

En conclusion, nous avons démontré que des recherches fondées sur des concepts théoriques de fonctionnement des peuplements et des dynamiques d'absorption d'azote permettent de structurer l'acquisition et le traitement des données. De ce fait, la fertilisation ne reste pas seulement une affaire de comparaison de doses ou de modalités d'apports, souvent difficilement extrapolable à d'autres contextes pédo-climatiques. Cette démarche contribue à la conception d'un modèle général du fonctionnement des peuplements sous contrainte nutritionnelle. Ceci permettra des *simulations* des cinétiques d'absorption d'azote par petites régions agricoles. Il sera alors possible de définir une courbe de demande probable, ainsi que l'amplitude de ces variations à partir d'études climatiques fréquentielles. En associant ces simulations à une typologie de la vulnérabilité à la pollution nitrique des systèmes de production, on pourrait *définir les niveaux de risques* supportés par l'environnement et/ou les agriculteurs. Il serait alors possible de *proposer des solutions* adaptées à chaque contexte, de calculer leurs conséquences économiques et d'estimer leurs impacts pour préserver la qualité de l'environnement.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Adamowicz S., Otto C., Mars S., Ballino N. 1982. Comparaison de différentes méthodes de dosage des nitrates dans les extraits de sols. Influence du milieu d'extraction. *Agronomie*, 2(4) : 359-364.
- AGPM, 1992. La vie du maïs. Brochure AGPM, 6 p.
- AGPM, 1993. Rapport d'orientation de l'AGPM. PAC 1993 : Première année. De la réforme à la rupture. Perspectives Agricoles, 186 : 13-39.
- AGPM, 1994. Besoins en degrés-jours des variétés de maïs. *AGPM Info*, Janvier 1994, n° 169 : 4 p.
- Ågren G. I., 1985. Theory for growth of plants derived from the nitrogen productivity concept. *Physiol. Plant.*, 64 : 17-28.
- Aguirrezabal L. A. N., Pellerin S., Tardieu F., 1993. Carbon nutrition, root branching and elongation : can the present state of knowledge allow a predictive approach at a whole-plant level ? *Environmental and Experimental Botany*, 33 (1) : 121-130.
- Anderson E. L., 1987. Corn root growth and distribution as influenced by tillage and nitrogen fertilization. *Agron. J.*, 79 : 544-549.
- Anderson C. K., Stone L. R., Murphy L. S., 1982. Corn yield as influenced by in-season application of nitrogen with limited irrigation. *Agron. J.*, 74 : 396-401.
- Andrade F. H., Uhart S. A., Cirilo A., 1993a. Temperature affects radiation use efficiency in maize. *Field Crops Research*, 32 : 17-25.
- Andrade F. H., Uhart S. A., Frugone M. I., 1993b. Intercepted radiation at flowering and kernel number in maize : shade versus plant density effects. *Crop Sci.*, 33 : 482-485.
- André M., Massimino D., Daguene A., 1978. Daily patterns under the life cycle of maize crop. I. Photosynthesis, transpiration, respiration. *Physiol. Plant.*, 43 : 397-403.
- Angus J. F., Moncur M. W., 1985. Models of growth and development of wheat in relation to plant nitrogen. *Aust. J. Agric. Res.*, 36 : 537-544.
- Badu-Apraku B., Hunter R. B., Tollenaar M., 1983. Effect of temperature during grain filling on whole plant and grain yield in maize (*Zea mays* L.). *Can. J. Plant Sci.*, 63 : 357-363.
- Baird B. L., Fitts J. W., Mason D. D., 1962. The relationship of nitrogen in corn leaves to yield. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 378-381.
- Balesdent J., Balabane M., 1992. Maize root derived soil organic carbon estimated by natural ¹³C abundance. *Soil Biol. Biochem.*, 24 (2) : 97-101.
- Banka W. J., 1988. Environmental influences on corn stalk nitrate levels used for tissue testing. Thèse Master of Science. Pennsylvania State Univ., 40 p.
- Bates T. E., 1971. Factors affecting critical nutrient concentrations in plants and their evaluation : a review. *Soil Science*, 112 (2) : 116-130.
- Beauchamp E. G., Kannenberg L. W., Hunter R. B., 1976. Nitrogen accumulation and translocation in corn genotypes following silking. *Agron. J.*, 68 : 418-422.
- Beaufils E. R., 1973. Diagnosis and recommendation integrated system (DRIS). *Soil Science Bull.*, N°1, University of Natal, S. Africa.
- Bélangier G., Gastal F., Lemaire G., 1992. Growth analysis of a Tall Fescue sward fertilized with different rates of nitrogen. *Crop Sci.*, 32 : 1371-1376.
- Below F. E., Christensen L. E., Reed A. J., Hageman R., H., 1981. Availability of reduced N and carbohydrates for ear development of maize. *Plant Physiol.*, 68 : 1186-1190
- Below F. E., Lambert R. J., Hageman R. H., 1984. Foliar applications of nutrients on maize. I. Yield and N content of grain and stover. *Agron. J.*, 76 : 773-777.
- Bennett W. F., Stanford G., Dumenil L., 1953. Nitrogen, phosphorus and potassium content of the corn leaf and grain as related to nitrogen fertilization and yield. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 17 : 252-258
- Bertrand M., 1991. Mécanismes de l'élaboration du nombre de grains du maïs (*Zea mays* L.). Valeur prédictive d'indicateurs écophysologiques. Thèse Doct. Ing., INAPG, 194 p.
- Bertrand M., Tardieu F., Fleury A., 1989. Variabilité du nombre de rangs de l'épi du maïs. *Agronomie*, 10 : 957-964.
- Binford G. D., Blackmer A. M., El-Hout N. M., 1990. Tissue test for excess nitrogen during corn production. *Agron. J.*, 82 : 124-129
- Binford G. D., Blackmer A. M., Meese B. G., 1992. Optimal concentrations of nitrate in cornstalks at maturity. *Agron. J.*, 84 : 881-887

- Bloc D., Gouet J. P., 1977. Influence des sommes de température sur la floraison et la maturité du maïs. *Ann. Amélior. Plantes*, 28 (1) : 89-111.
- Boiffin J., Meynard J. M., Sébillotte M., Caneill J., 1982. Elaboration du rendement et fertilisation azotée du blé d'hiver en champagne crayeuse. III - Influence des variations pédologiques ; conséquences pour la conduite de la culture. *Agronomie*, 2 (5) : 417-428.
- Bonhomme R., Ruget F., Derieux M., Vincourt P., 1982. Relations entre production de matière sèche aérienne et énergie interceptée chez différents géotypes de maïs. *C. R. Acad. Sc. Paris, série 3*, 294 : 393-398.
- Bourdu R., 1984. Bases physiologiques de l'action des températures. p.389-424. In *Physiologie du maïs*. Coord. A. Gallais, INRA, Paris, 574 p.
- Bremner J. M., Mulvaney C. S., 1982. Nitrogen-total. In A. L. Page et al. (ed.) *Methods of soil analysis. Part 2*. 2nd ed. *Agronomy* 9 : 595-624.
- Brisson N., King D., Nicoulaud B., Ruget F., Ripoche D., Darhout R., 1992. A crop model for land suitability evaluation : a case study of maize crop in France. *Eur. J. Agron.*, 1 (3) : 163-175.
- Brown R. H., 1978. A difference in N use efficiency in C3 and C4 plants and its implications in adaptation and evolution. *Crop Sci.*, 18 : 93-98.
- Brown R. H., 1985. Growth of C3 and C4 grasses under low N levels. *Crop Sci*, 25 : 954-957.
- Caloin M., Yu O., 1984. Analysis of the time course of change in nitrogen content in *dactylis glomerata* L. using a model of plant growth. *Annals of Botany*, 54 : 69-76.
- Caloin M., Yu O., 1986. Relation entre dilution de l'azote et cinétique de croissance chez les graminées. *Agronomie*, 6 (2) : 167-174.
- Castillon P., 1987. Essai fractionnement de l'azote sur maïs. Essai de Pamier. Rapport de fin d'expérimentation. ITCF, 5 p.
- Cate R. B. Jr, Nelson L. A., 1971. A simple statistical procedure for partitioning soil test correlation data into two classes. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 35 : 658-660.
- Causton D. R., 1991. Plant growth analysis : the variability of relative growth rate within a sample. *Annals of Botany*, 67 : 137-144.
- Causton D. R., Elias C. O., Hadley P., 1978. Biometrical studies of plant growth. I. The Richards function and its application in analysing the effects of temperature on leaf growth. *Plant, Cell and Environment*, 1 : 163-184.
- Cerrato M. E., Blackmer A. M., 1990. Comparison of models for describing corn yield response to nitrogen fertilizer. *Agron. J.*, 82 : 138-143.
- Cerrato M. E., Blackmer A. M., 1991. Relationships between leaf nitrogen concentrations and the nitrogen status of corn. *J. Prod. Agric.*, 4 : 525-531.
- Chapman H. D., 1967. Plant analysis values suggestive of nutrient status of selected crops. p. 77-92. In Hardy G. W. et al. (ed) *Soil testing and plant analysis. Part II, Plant analysis. Spec. Publ. 2*. Soil Science Society of America, Madison, Wisconsin, USA.
- Chapot J. Y., 1990. Estimation sur lysimètres de l'incidence de l'introduction d'un engrais vert dans une rotation blé-maïs sur la lixiviation des nitrates. p. 411-416. In *nitrates, agriculture, eau. International Symposium*, Ed. Calvet R., 7-8 december, INRA, Paris, 576 p.
- Charles-Edwards D. A., Stutzel H., Ferraris R., Beech D. F., 1987. An analysis of spatial variation in the nitrogen content of leaves from different horizons within a canopy. *Annals of Botany*, 60 : 421-426.
- Charpentier Ph., 1986. Appréciation du système racinaire chez le maïs. Comparaison de deux méthodes. Mémoire Fin d'Etudes, ESA Purpan- AGPM, 90 p. + annexes.
- Chartier P., 1966. Etude du microclimat lumineux dans la végétation. *Ann. Agron.*, 17 (5), 571-602.
- Chaussod R., Houot S., 1993. La biomasse microbienne : perspectives d'utilisation de cette mesure pour l'estimation de la fourniture d'azote par les sols. p.17-26. In *Matières organiques et agricultures. Congrès GEMAS, COMIFER*, Blois, 16-18 novembre, 178 p.
- Chen J. L., Reynolds J. M., Harley P. C., Tenhunen J. D., 1993. Coordination theory of leaf nitrogen distribution in a canopy. *Oecologia* (Berlin), 93 : 63-69.
- Cliquet J. B., 1989. Etude de la mobilisation du carbone et de l'azote des parties végétatives vers le grain chez le maïs. Effet d'un raccourcisseur de tige, l'éthéphon. Thèse Doct. Univer. Paris 6, 58 p.
- Cliquet J. B., Deléens E., Bousser A., Martin M., Lescure J. C., Prioul J. L., Mariotti A., Morot-Gaudry J. F., 1990. Estimation of carbon and nitrogen allocation during stalk elongation by ¹³C and ¹⁵N tracing in *Zea mays* L. *Plant Physiol.*, 92 : 79-87.

- Cliquet J. B., Morot-Gaudry J F., 1989. Etude comparée de la ribulose-bisphosphate carboxylase de feuille et de chaume de maïs. C. R. Acad. Sci. Paris 309 III : 583-586.
- Collectif, 1994. Améliorer les bilans prévisionnels grâce aux réseaux régionaux. Synthèse des actions Ecoazote et Triplets azote. Perspectives Agricoles, n° 191 : 88-95.
- CORPEN, 1991. Interculture. Gérer l'interculture pour limiter les fuites de nitrates vers les eaux. Ministère de l'Agriculture et de la Forêt - Ministère de l'environnement, 40 p.
- Cosserat M., 1991. Contribution à l'adaptation des techniques culturales pour réduire la pollution nitrique sous monoculture de maïs en basse Ariège. Thèse Univ. Louis Pasteur, Toulouse, 188 p.
- Courpron C., Tauzin J., 1971. Rythme de l'absorption des éléments minéraux par une culture de maïs irriguée en sol sableux des Landes. C. R. Acad. Agric. Fr., 57 : 479-492.
- Crafts-Brandner S. J., Poneleit C. G., 1992. selection for seed growth characteristics : effect on leaf senescence in maize. Crop Sci. 32 : 127-131.
- Crawford T. W., Rending V. V., Broadbent F. E., 1982. Sources, fluxes and sinks of nitrogen during early reproductive growth of maize (*Zea mays* L.). Plant Physiol., 70 : 1654-1660.
- Cruz P., Lemaire G., 1986. Analyse des relations de compétition dans une association de luzerne (*Medicago sativa* L.) et de dactyle (*Dactylis glomerata* L.). II- effets sur la nutrition azotée des deux espèces. Agronomie, 6 (8) : 735-742.
- Dagnélie P., 1969. Théorie et méthodes statistiques. Tomes 1 et 2. Duculot, Gembloux.
- Dale R. F., Coelho D. T., Gallo K. P., 1980. Prediction of daily green leaf area index for corn. Agron. J., 72 : 999-1005.
- Darwis S., 1993. Effet des modalités de gestion de la paille de blé sur l'évolution du carbone et de l'azote au cours de sa décomposition dans le sol. Thèse INAPG, Paris, 196 p.
- Daughtry C. S. T., Gallo K. P., Goward S. N., Prince S. D., Kustas W. P., 1992. Spectral estimates of absorbed radiation and phytomass production in corn and soybean canopies. Remote Sens. Environ., 39 : 141-152.
- Daughtry C. S. T., Hollinger S. E., 1984. Costs of measuring leaf area index of corn. Agron. J., 76 : 836-841.
- Daynard T. B., Tanner J. W., Hume D. J., 1969. Contribution of stalk soluble carbohydrates to grain yield. Crop Sci., 9 : 831-834.
- Decau J., Pujol B., Pradalie M., 1993. Utilisation de la capacité d'immobilisation microbienne de l'azote minéral pour réduire la lixiviation des nitrates en monoculture de maïs. C. R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la vie, 316 : 447-450.
- Delphin J. E., 1986. Evaluation du pouvoir minéralisateur de sols agricoles en fonction de leurs caractéristiques physico-chimiques. Agronomie, 6 : 453-458.
- Delphin J. E., Chapot J. Y., Schoellen A., 1991. Relations entre le pouvoir minéralisateur des sols et la minéralisation nette de l'azote au champ. Agronomie, 11 : 439-445.
- Demetriades-Shah T. H., Fuchs M., Kanemasu E. T., Flitcroft I., 1992. A note of caution concerning the relationship between cumulated intercepted solar radiation and crop growth. Agricultural and Forest Meteorology, 58 : 193-207.
- Desvignes Ph., 1983. Compte Rendu des essais fertilisation, AGPM.
- Desvignes Ph., 1986. Compte-rendu des essais irrigation fertilisante. AGPM, 11 p.
- Desvignes Ph., 1992. Azote et environnement - Maïs et azote : deux étapes pour ajuster la dose. Brochure AGPM, Pau, France, 4 p.
- Desvignes Ph., Castillon P., Plénet D., 1994. Teneur en nitrates des jus de base de tige : Prendre son temps avant d'extrapoler cette méthode au maïs. Perspectives Agricoles, n° 195 : 114-117.
- Desvignes Ph., Plénet D., 1993. Fumure azotée du maïs. Intérêt d'un test nitrate. *Perspectives agricoles* N° 182 : 73-76.
- Desvignes Ph., Plénet D., 1994. Azote sur maïs : les jus de bas de tiges. Cultivar, n° 363 : 49-50.
- Desvignes Ph., Taureau J. C., 1987. Azote et maïs. Les particularités liées aux zones d'élevage. Persp. Agricoles, 115 : 135-136.
- Dilz K., 1988. Efficiency of uptake and utilization of fertilizer nitrogen by plants. p.1-26. in Nitrogen efficiency in agricultural soils. Ed Jenkinson D.S., Smith K.A., London, Elsevier, 1988.
- Dorvillez D., Giauffret C., Derieux M., Bonhomme R., 1990. Interaction précocité - densité sur l'interception du rayonnement et la production de matière sèche en conditions Nord de la France. p. 329-334. In Physiologie et production du maïs. Application à la production. Coord. Picard D., Colloque 13-15 novembre, Pau, INRA-AGPM, Paris, 501 p.
- Duburcq J. B., Bonhomme R., Derieux M., 1983. Durée des phases végétatives et reproductrice chez le maïs. Influence du génotype et du milieu. Agronomie, 3 (10) : 941-946.

- Dulac J., 1955. Diagnostic foliaire des céréales. III. Applications de la relation azote-rendement au maïs. C. R. Acad. Agric. Fr., 500-504
- Dumenil L., 1961. Nitrogen and phosphorus composition of corn leaves and corn yields in relation to critical levels and nutrient balance. Soil Sci. Soc. Am. Proc., 25 : 295-298
- Durr C., Boiffin J., Boizard H., 1990. Influence du régime thermique sur la croissance pondérale et le rythme d'apparition des feuilles de jeunes plantes de maïs. p. 83-89. In Colloque Physiologie et production du maïs, 13-15 Novembre, Pau, France. ed. INRA, Paris, 501 p.
- Durst P. T., 1985. Corn stalk nitrate as a indicator of soil nitrogen availability and sidedress nitrogen requirement. Thèse Master of Science. Pennsylvania State Univ., 50 p.
- Duru M., 1992a. Diagnostic de la nutrition minérale de prairies permanentes au printemps. I- Etablissement de références. Agronomie, 12 : 219-233.
- Duru M., 1992b. Diagnostic de la nutrition minérale de prairies permanentes au printemps. II- Validation de références. Agronomie, 12 : 345-357.
- Dwyer L. M., Stewart D. W., 1986. Leaf area development in field-grown maize. Agron. J., 78 : 334-343.
- Dwyer L. M., Stewart D. W., Balchin D., Houwing L., Marur C. J., Hamilton R. I., 1989. Photosynthetic rates of six maize cultivars during development. Agron. J., 81 : 597-602.
- Dwyer L. M., Stewart D. W., Hamilton R. I., Houwing L., 1992. Ear position and vertical distribution of leaf area in corn. Agron. J., 84 : 430-438.
- Eastin E. F., 1978. Total nitrogen determination for plant material containing nitrate. Analytical Biochemistry, 85 : 591-594
- Edmeades G. O., Daynard T. B., 1979. The development of plant to plant variability in maize at different planting densities. Can. J. Plant Sci., 59 : 561-576.
- Edwards G. E., 1986. Carbon fixation and partitioning in the leaf, p.51-65 In Regulation of carbon and nitrogen reduction and utilization in maize. Eds Shannon J. C., Knievel D. P., Boyer C. D., Americ. Society of Plant Physiologists, 372 p.
- Eghball B., Settimi J. R., Maranville J. W., Parkhurst A. M., 1993. Fractal analysis for morphological description of corn roots under nitrogen stress. Agron. J., 85 : 287-289.
- Eik K., Hanway J. J., 1965. Some factors affecting development and longevity of leaves of corn. Agron. J., 57 : 7-12.
- Escano C. R., Jones C. A., Uehara G., 1981. Nutrient diagnosis in corn grown on Hydric Dystrandepts. I. Optimum tissue nutrient concentrations. Soil Sci. Soc. Am. J., 45 : 1135-1139
- Esechie H. A., 1987. Response to rate and timing of nitrogen application by maize in the rainforest zone. J. of Plant Nutrition, 10 : 1883.
- Feller U. K., Soong T. T., Hageman R., 1977. Leaf proteolytic activities and senescence during grain development of field-grown corn (*Zea mays* L.). Plant Physiol., 59 : 290-294.
- Field C., 1983. Allocating leaf nitrogen for the maximization of carbon gain : leaf age as control on the allocation program. Oecologia (Berlin) 56 : 341-347.
- Fleury A., 1990. Méthodologie de l'analyse de l'élaboration du rendement. p.279-290. In Colloque Physiologie et production du maïs, 13-15 Novembre, Pau, France. ed. INRA, Paris, 501 p.
- Foth H. D., 1962. Root and top growth of corn. Agron. J., 54 : 49-52.
- Fox R. H., Piekielek W. P., 1983. Response of corn to nitrogen fertilizer and prediction of soil nitrogen availability with chemical tests in Pennsylvania. Pennsylvania Agric. Exp. Stn. Bulletin 843, 33 p.
- Francis D. D., Schepers J S., Vigil M. F., 1993. Post-anthesis nitrogen loss from corn. Agron. J., 85 : 659-663.
- Friedrich J. W., Schrader L. E., Nordheim E. V., 1979. N deprivation in maize during grain-filling. I. Accumulation of dry matter, nitrate-N and sulfate-S. Agron. J., 71 : 461-465.
- Gallagher J. N., Biscoe P. V., 1978. Radiation absorption, growth and yield of cereals. J. Agric. Sci. Camb., 91 : 47-60
- Gallo K. P., Daughtry C. S. T., 1986. Techniques for measuring intercepted and absorbed photosynthetically active radiation in corn canopies. Agron. J., 78 : 752-756.
- Gallo K. P., Daughtry C. S. T., Wiegand C. L., 1993. Errors in measuring absorbed radiation and computing crop radiation use efficiency. Agron. J., 85 : 1222-1228.
- Gascho G. J., Hook J. E., Mitchell G. A., 1984. Sprinkler-applied and side-dressed nitrogen for irrigated corn grown on sand. Agron. J., 76 : 77-81.
- Gastal F., Saugier B., 1986. Alimentation azotée et croissance de la fétuque élevée. I. Assimilation du carbone et répartition entre organes. Agronomie, 6 (2) : 157-166.

- Gastal F., Saugier B., 1986. Alimentation azotée et croissance de la fêtuque élevée. II - Absorption de l'azote et distribution dans la plante. *Agronomie*, 6 (4) : 363-370.
- Gay J. P., 1980. Croissance et développement chez le maïs : aspects pratiques. AGPM, Paris, 44 p. + annexes.
- Gay J. P., 1989. Contribution à une meilleure connaissance du fonctionnement de la plante maïs. Thèse Université C. Bernard, Lyon I, 127 p.
- Gay J. P., Ménétrier M. A., 1978. Morphogénèse des organes reproducteurs chez le maïs : échelle de notation des stades. AGPM, Paris, 38 p.
- Geyer B., Marschner H., 1990. Charakterisierung des Stickstoffversorgungsgrades bei Mais mit Hilfe des Nitrat-schnelltest. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.*, 153, 341-348.
- Giauffret C., Bonhomme R., Dorvillez D., Derieux M., 1991. Conversion of intercepted radiation into aerial dry biomass for three maize genotypes : Influence of plant density. *Maydica*, 36 : 25-27.
- Girardin Ph., 1982. Essais de modélisation de la croissance et du développement du maïs grain. Thèse Doct. Ing., Univer. Orsay, 144 p.
- Girardin Ph., 1985. Calorific energy distribution within the corn plant. *Agron. J.*, 77 : 171-174.
- Girardin Ph., 1990. De l'ovule au grain de maïs mature. p. 187-200. In Colloque Physiologie et production du maïs, 13-15 Novembre, Pau, France. ed. INRA, Paris, 501 p.
- Girardin Ph., Freyss P., Birgaentzle M., 1993. Gagner 50 u. d'azote sur maïs grain en irrigation fertilisante. *Compte-Rendu d'expériences*, 5 p.
- Girardin Ph., Jordan M. O., Picard D., Trendel R. 1986. Harmonisation des notations concernant la description morphologique d'un pied de maïs (*Zea mays* L.). *Agronomie*, 6 (9) : 873-875.
- Girardin Ph., Mannino M., 1994. Remplissage des grains : effets des facteurs agronomiques et du milieu. in Colloque Qualité et Débouchés du maïs, Recueil des communications, AGPM, INRA, ITCF, 20-21 septembre, Bordeaux
- Girardin Ph., Tollenaar M., Deltour A., 1985a. Effect of temporary N starvation on leaf senescence. *Can. J. Plant Sci.*, 65 : 819-829.
- Girardin Ph., Tollenaar M., Deltour A., Muldoon J., 1987. Temporary N starvation in maize (*Zea mays* L.) : effects on development, dry matter accumulation and grain yield. *Agronomie*, 7 (4) : 289-296.
- Girardin Ph., Tollenaar M., Muldoon J. F., 1985b. Effect of temporary N starvation on leaf photosynthetic rate and chlorophyll content of maize. *Can. J. Plant Sci.*, 65 : 491-500.
- Gojon A., Soussana J. F., Passama L., Robin P., 1986. Nitrate reduction in roots and shoots of barley and corn seedling : I. 15N study. *Plant Physiol.*, 82 : 254-260
- Gosse G., Chartier M., Varlet-Grancher C., Bonhomme R., 1982. Interception du rayonnement utile à la photosynthèse chez la luzerne : variations et modélisation. *Agronomie*, 2 (6) : 583-588.
- Gosse G., Varlet-Grancher C., Bonhomme R., Chartier M., Allirand J. M., Lemaire G., 1986. Production maximale de la matière sèche et rayonnement solaire intercepté par un couvert végétal. *Agronomie*, 6 (1) : 47-56
- Goudriaan J., 1992. Ou va le gaz carbonique : rôle de la végétation. *La Recherche*, 23 (n° 243) : 597-604.
- Goyal S., Hafez A. A., 1990. Quantitative reduction and inclusion of plant tissue nitrates in Kjeldahl digestion. *Agron. J.*, 82 : 571-576.
- Goytino B., 1992. Maïs. Les étapes de la croissance des organes aériens. *Perspectives Agricoles*, 175 : 94-99.
- Greenwood D. J., Gastal F., Lemaire G., Draycott A., Millard P., Neeteson J. J., 1991. Growth rate and % N of field grown crops : theory and experiments. *Ann. Bot.*, 67 : 181-190.
- Greenwood D. J., Lemaire G., Gosse G., Cruz P., Draycott A., Neeteson J. J., 1990. Decline in percentage N of C3 and C4 crops with increasing plant mass. *Ann. Bot.*, 66 : 425-436.
- Greenwood D. J., Neeteson J. J., Draycott A., 1986. Quantitative relationships for the dependence of growth rate of arable crops on their nitrogen content, dry weight and aerial environment. *Plant Soil*, 91 : 281-301.
- Greenwood E. A. N., 1966. Nitrogen stress in wheat - Its measurement and relation to leaf nitrogen. *Plant Soil*, 24 : 279-288.
- Greenwood E. A. N., 1976. Nitrogen stress in plants. *Adv. in Agronomy*, 28 : 1-35.
- Guiot J., Goffart J. P., Destain J. P. 1992. Le dosage des nitrates dans le sol. *Bull. Rech. Agron. Gembloux*, 27(1) : 61-74.
- Guillemin C., 1991. Pollution des nappes d'eau souterraine en France. Evaluation des connaissances et des impacts. Prospective et recommandations. *Coord. Guillemin C., Rapport Académie des Sciences*, n° 29, 183 p.

- Guiraud G., 1984. Contribution du marquage isotopique à l'évaluation des transferts d'azote entre les compartiments organiques et minéraux dans les systèmes sol-plante. Thèse Doct. Etat, Univ. Pierre et Marie Curie, Paris 6, 335 p.
- Guiraud G., Fardeau J. C., 1977. Dosage par la méthode Kjeldahl des nitrates contenus dans les sols et les végétaux. *Ann. Agron.*, 28 (3) : 329-333.
- Hageman R. H., 1986. Nitrate metabolism in roots and leaves. p.105-116. in Regulation of carbon and nitrogen reduction and utilisation in maize. Shannon et al. (ed). Proc. First Penn State symposium Plant Physiology (22-23 mai 1986), Pennsylvania State Univ., 372 p.
- Hanway J. J., 1962. Corn growth and composition in relation to soil fertility : I. Growth of different plant parts and relation between leaf weight and grain yield. *Agron. J.*, 54 : 145-148.
- Harder H. J., Carlson R. E., Shaw R. H., 1982. Corn grain yield and nutrient response to foliar fertilizer applied during grain fill. *Agron. J.*, 74 : 106-110.
- Hardwick R. C., 1987. The nitrogen content of plants and self-thinning rule of plant ecology : a test of the core-skin hypothesis. *Annals of Botany*, 60 : 439-446.
- Harper L. A., Sharpe R. R., Langdale G. W., Giddens J. E., 1987. Nitrogen cycling in a wheat crop : soil, plant and aerial nitrogen transport. *Agron. J.*, 79 : 965-973
- Hart P. B. S., Rayner J. H., Jenkinson D. S., 1986. Influence of pool substitution on the interpretation of fertilizer experiments with ¹⁵N. *J. Soil Sci.*, 37 : 389-403.
- Hébert J., 1969. La fumure azotée du blé tendre d'hiver. *Bull. Tech. Info. Agri.*, 244 : 755-766.
- Hébert Y., 1990. Genetic variation of the rate of leaf appearance in maize : possible yield prediction at the early stage. *Euphytica*, 46 : 237-247.
- Hesketh J. D., Warrington I. J., 1989. Corn growth response to temperature : rate and duration of leaf emergence. *Agron. J.*, 81 : 696-701.
- Hirose T., Werger M. J. A., 1987. Maximizing daily canopy photosynthesis with respect to the leaf nitrogen allocation pattern in the canopy. *Oecologia (Berlin)*, 72 : 520-526.
- Hodges T., Evans D. W., 1992. Leaf emergence and leaf duration related to thermal time calculations in Ceres-Maize. *Agron. J.*, 84 : 724-730.
- Hoffer G. N., 1926. Testing corn stalks chemically to aid in determining their plant food need. *Bull. Ind. Agric. Exp. Sta.*, 298.
- Hume D. J., Campbel D. K., 1972. Accumulation and translocation of soluble solids in corn stalks. *Can. J. Plant Sci.*, 52 : 363-368.
- Hunter R. B., Tollenaar M., Breuer C. M., 1977. Effects of photoperiod and temperature on vegetative and reproductive growth of a maize (*Zea mays*) hybrid. *Can. J. Plant Sci.*, 57 : 1127-1133.
- Imسانde J., Touraine B., 1994. N demand and the regulation of nitrate uptake. *Plant Physiol.*, 105 : 3-7.
- Iversen K. V., Fox R. H., Piekielek W. P., 1985a. The relationships of nitrate concentrations in young corn stalks to soil nitrogen availability and grain yields. *Agron. J.*, 77 : 927-932
- Iversen K. V., Fox R. H., Piekielek W. P., 1985b. Diurnal, shade and hybrid effects on nitrate content of young corn stalks. *Commun. Soil Sci. Plant Anal.*, 16 (8) : 837-852
- Jambert C., Delmas R., Labroue L., Chassin P., Plénet D., 1993. Effet de la fertilisation sur l'émission de composés azotés gazeux dans le système maïsiculture - pinède des Landes de Gascogne. *C. R. Acad. Sci., Paris, Sciences de la vie*, 316 : 623-627.
- Jean R. V., 1987. Croissance différentielle, formule allométrique de Huxley et croissance sigmoïde. in Une approche mathématique de la biologie. Coord. Jean R. V., Ed. Gaëtan Morin, Québec, 407p.
- Jenkinson D. S., Fox R. L., Rayner J. H., 1985. Interactions between fertilizer nitrogen and soil nitrogen - the so-called priming effect. *J. Soil Sci.*, 36 : 425-444.
- Jenkinson D. S., Rayner J. H., 1977. The turnover of soil organic matter in some of the Rothamsted classical experiments. *Soil Science*, 123 : 298-305.
- Jolivet E., Morot-Gaudry J. F., 1984. Complexité et importance des interrelations azote-carbone. p. 368-380. In *Physiologie du maïs*. Coord. A. Gallais, INRA, Paris, 574 p.
- Jones C. A., Kiniry J. R. 1986. CERES-MAIZE, a simulation model of maize growth and development. Texas A & M University Press, College Station, USA, 194 p.
- Jones J. B., 1967. Interpretation of plant analysis for several crops. p. 40-58. In Walsh et Beaton (ed.) *Soil testing and plant analysis, Part II*. Soil Science Society Am. Spec. Publ. n°2. Madison, Wisconsin, USA, 114 p.

- Jones J. B., 1970. Distribution of fifteen elements in corn leaves. *Soil Sci.Plant Anal.*, 1 (1) : 27-33.
- Jonhson D. R., Tanner J. W., 1972. Calculation of the rate and duration of grain filling in corn (*Zea mays* L.). *Crop Sci.*, 12 : 485-486.
- Jordan M. O., 1987. Mise en place du système racinaire du maïs. II- Importance de quelques paramètres relatifs aux conditions de milieu. *Agronomie*, 7 (7) : 457-465.
- Jung P. E., Peterson L. A., Schrader L. E., 1972. Response of irrigated corn to time, rate and source of applied N on sandy soils. *Agron. J.*, 64 : 668-670.
- Juste C., Tauzin J., Dureau P., Courpron C., 1982. Exportation des éléments fertilisants par lessivage en sol sableux des Landes de Gascogne. Résultats de 8 années d'observations en cases lysimétriques. *Agronomie*, 2 (1) : 91-98.
- Justes E., 1993. Diagnostic de la nutrition azotée du blé, à partir de la teneur en nitrate de la base de la tige. Application au raisonnement de la fertilisation. Thèse Doct. INA-PG, Paris, 227 p. + annexes.
- Justes E., Mary B., Meynard J. M., Machet J. M., Thelier-Huche, 1994. Determination of a critical nitrogen dilution curve for winter wheat crops. *Annals of Botany*, 74 : 397-407.
- Karlen D. L., Flannery R. L., Sadler E. J., 1988. Aerial accumulation and partitioning of nutrients by corn. *Agron. J.* 80 : 232-242.
- Karlen D. L., Sadler E. J., Camp C. R., 1987. Dry matter, nitrogen, phosphorus and potassium accumulation rates by corn on Norfolk loamy sand. *Agron. J.*, 79 : 649-656.
- Keeney D. R., Nelson D. W. 1982. Nitrogen - Inorganic forms. in *Methods of soil analysis : Chemical and microbiological properties* pp 643-698. Ed. : Page A. L., Miller R. H., Keeney D. R.. Second Edition. American Society of Agronomy, Madison, Wisconsin, USA.
- Khamis M. S., 1990. Relation carbone-azote chez le maïs : implication sur la photosynthèse d'une alimentation nitrique limitante. Thèse Doct. Univer. Paris 6, 142 p.
- Khamis S., Lamaze T., 1990. Maximal biomass production can occur in corn (*Zea mays*) in the absence of NO₃ accumulation in either leaves or roots. *Physiol. Plantarum*, 78 : 388-394.
- Kiniry J. R., Jones C. A., O'Toole J. C., Blanchet R., Cabelguenne M., Spanel D. A., 1989. Radiation-use efficiency in biomass accumulation prior to grain filling for five grain crop species. *Field Crops Research*, 20 : 51-64.
- Kojfer L., 1992. Teneur en nitrate du bas des tiges de maïs : intérêt pour évaluer le statut azoté d'une culture de maïs irriguée. Mémoire ENITA-INRA, Bordeaux, 37 p. + annexes.
- Lacroix A., 1994. Les solutions agronomiques à la pollution azotée : une lecture d'économiste. Document de travail, INRA-ESR, Programme Environnement du CNRS, Grenoble, 17 p.
- Lagatu H., Maume L., 1926. Diagnostic de l'alimentation d'un végétal par l'évolution chimique d'une feuille convenablement choisie. *C. R. Acad. Sci. Fr.*, 182 : 633-655
- Landry J., 1984. Accumulation des protéines dans le grain de maïs. p. 287-302. in *Physiologie du maïs*. Coord. A. Gallais, INRA, Paris, 574 p.
- Larhouni A., Ledent J. F., 1990. Test des fonctions décrivant la mise en place du feuillage dans le modèle Ceres -Maize. p. 437-443. In *Colloque Physiologie et production du maïs*, 13-15 Novembre, Pau, France. ed. INRA, Paris, 501 p.
- Lecompt M., 1959. Tests rapides pour le contrôle sur le terrain de la nutrition minérale des plantes cultivées. *C. R. Acad. Agri. Fr.*, 802-810.
- Legg J. O., Stanford G., Bennett O., 1979. Utilization of labeled-N fertilizer by silage corn under conventional and no-till culture. *Agron. J.*, 71 : 1009-1015.
- Lemaire G., 1985. Cinétique de croissance d'un peuplement de fétuque élevée (*Festuca arundinacea* Schreb.) pendant l'hiver et le printemps. Effets des facteurs climatiques. Thèse Doct. d'état, Univ. Caen, 96 p.
- Lemaire G., Chartier M., 1992. Relationships between growth dynamics and nitrogen uptake for individual sorghum plants growing at different plant densities. in *Proc.2nd ESA congress*, ed (Scaife A.), Warwick Univ., 98-99.
- Lemaire G., Cruz P., Gosse G., Chartier M., 1985. Etude des relations entre la dynamique de prélèvement d'azote et la dynamique de croissance en matière sèche d'un peuplement de luzerne (*Medicago sativa* L.). *Agronomie*, 5 (8) : 685-692.
- Lemaire G., Culleton N., 1989. Effects of nitrogen applied after the last cut in autumn on a tall fescue sward. I. Analysis of morphogenesis during winter and subsequent growth in spring. *Agronomie*, 9 : 171-179.
- Lemaire G, Denoix A., 1987. Croissance estivale en matière sèche de peuplements de fétuque élevée (*Festuca arundinacea* Schreb.) et de dactyle (*Dactylis glomerata* L.) dans l'Ouest de la France. II- Interaction entre les niveaux d'alimentation hydrique et de nutrition azotée. *Agronomie*, 7 (6) : 381-389.

- Lemaire G., Gastal F., Cruz P., Greenwood D. J., Draycott A., 1990. Relationships between plant-N, plant mass and relative growth rate for C3 and C4 crops. Proc. first ESA congress, Paris, 5-7 december 1990.
- Lemaire G., Gastal F., Salette J., 1989. Analysis of the effect of N nutrition on dry matter yield of a sward by reference to potential yield and optimum N content. XVI International Grassland Congress, Nice, France, 179-180.
- Lemaire G., Khaity M., Onillon B., Allirand J. M., Chartier M., Gosse G., 1992. Dynamics of accumulation and partitioning of N in leaves, stems and roots of Lucerne (*Medicago sativa* L.) in a dense canopy. *Annals of Botany*, 70 : 429-435.
- Lemaire G., Onillon B., Gosse G., Chartier M., Allirand J. M., 1991. Nitrogen distribution within a lucerne canopy during regrowth : relation with light distribution. *Annals of Botany*, 68 : 483-488.
- Lemaire G., Salette J. 1984a. Relation entre dynamique de croissance et dynamique de prélèvement d'azote pour un peuplement de graminées fourragères. I- Etude de l'effet du milieu. *Agronomie*, 4 (5) : 423-430.
- Lemaire G., Salette J. 1984b. Relation entre dynamique de croissance et dynamique de prélèvement d'azote pour un peuplement de graminées fourragères. II- Etude de la variabilité entre génotypes. *Agronomie*, 4 (5) : 431-436.
- Linères M., Lubet E., 1990. Maize residue management : organic matter decomposition and nutrient losses. In First Congress European Society of Agronomy, Ed. Scaife A., 5-7 december, Paris, session 5, p.16.
- Linville D. E., Dale R. F., Hodges H. F., 1978. Solar radiation weighting for weather and corn growth models. *Agron. J.*, 70 : 257-263.
- Lioret C., 1974. L'analyse des courbes de croissance. *Physiol. Vég.*, 12 (3) : 413-434.
- Loomis R. S., Williams W. A., Duncan W. G., Dovrat A., Numez F. A., 1968. Quantitative descriptions of foliage display and light absorption in field communities of corn plants. *Crop Sci.*, 8 : 352-356.
- Lorgeou J., 1990. Des références pour les variétés. p. 291-305. In Colloque Physiologie et production du maïs, 13-15 Novembre, Pau, France. ed. INRA, Paris, 501 p.
- Lorgeou J., 1994. Composantes et matière sèche. Les représentations de la construction du rendement du maïs. *Perspectives Agricoles*, 190 : 38-41.
- Lorgeou J., Martin B., Auvity A., 1994a. Gestion d'un facteur de production en fonction des potentialités. Ajuster la densité au potentiel des parcelles. *Perspectives Agricoles*, 190 : 56-61.
- Lorgeou J., Martin B., Morineau S., Haudecoeur H., 1994. Contribution à la modélisation du rendement. L'effet variétés et densités. *Perspectives Agricoles*, 190 : 47-55.
- Loué A., 1984. Maïs. p. 598-631. in l'analyse végétale dans le contrôle de l'alimentation des plantes tempérées et tropicales. Coord. Martin-Prével P., Gagnard J., Gautier P. Technique et documentation, Lavoisier, Paris, 810 p.
- Lubet E., Juste C., 1985. Cinétique de la production de matière sèche et de prélèvement d'éléments nutritifs par une culture irriguée de maïs à haute potentialité de rendement. *Agronomie*, 5 (3) : 239-250.
- Lubet E., Plénet D., Juste C., 1993. Effet à long terme de la monoculture sur le rendement en grain du maïs (*Zea mays* L.) en conditions non irriguées. *Agronomie*, 13 : 673-683.
- Machet J. M., 1987. L'apport des techniques isotopiques à la stratégie de fertilisation. *Perspectives Agricoles*, 115 : 37-42.
- Machet J. M., 1993. Le bilan. In séminaire du COMIFER, 11-12 mai, Recueil complet des différentes interventions.
- Machet J. M., Dubrulle P., Louis P., 1990. AZOBIL : a computer program for fertilizer N recommendations based on a predictive balance sheet method. In Proc. of First congress of European Society for Agronomy, Ed. Scaife A., Paris 5-7 December 1990, Session 2 p. 21.
- Machet J. M., Pierre D., Recous S., Rémy J. C., 1987. Signification du coefficient réel d'utilisation et conséquences pour la fertilisation azotée des cultures. *C. R. Acad. Agric. Fr.*, 73 (3) : 39-55.
- Mackay A. D., Barber S. A., 1986. Effect of nitrogen on root growth of two corn genotypes in the field. *Agron. J.*, 78 : 699-703.
- Mann L. T. 1963. Spectrophotometric determination of nitrogen in total micro-Kjeldahl digests. Application of phenol-hypochlorite reaction to microgram amounts of ammonia in total digest of biological material. *Anal. Chem.* 65 : 2179-2182.
- Markus D. K., McKinnon J. P., Buccafuri A. F. 1985. Automated analysis of nitrite, nitrate and ammonium nitrogen in soils. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 49 : 1208-1215.
- Martinez J., 1989. Intervention d'une culture dérobée de Ray-Grass sur les transferts d'azote dans le système sol-plante-eau lors d'une succession culturale blé-maïs. Etude par traçage isotopique ¹⁵N au cours d'essais au champ et en lysimètres. Thèse Univ. Perpignan, 183 p.
- Martin-Prével P., Gagnard J., Gautier P., 1984. L'analyse végétale dans le contrôle de l'alimentation des plantes tempérées et tropicales. Lavoisier, Paris, 810 p.

- Mary B., 1992. Gérer l'interculture pour maîtriser la pollution nitrique. In Journée d'études interculture et nitrates, CORPEN, 29 janvier, p. 5-18
- Mary B., Guerif J., 1993. Rappels sur le cycle du carbone et de l'azote. Intérêts et limites des principaux modèles disponibles. In Matières organiques et agricultures. Congrès GEMAS, COMIFER, Blois, 16-18 novembre, 178 p.
- Mary B., Recous S., 1993. Measurement of nitrogen mineralisation and immobilisation fluxes in soil as a mean of predicting net mineralisation. in Symposium "Nitrogen mineralisation in agricultural soils", DLO-Institute for Fertility Research, 19-20 avril, Haren, Netherlands.
- McClenahan E. J., Killorn R., 1988. Relationship between basal corn stem nitrate N content at V6 growth stage and grain yield. *J. Prod. Agric.*, 1 (4) : 322-326
- McKeen G. W., 1964. A coefficient for computing leaf area in hybrid corn. *Agron. J.*, 56 : 240-241.
- Meisinger J. J., Bandel V. A., Stanford G., Legg J. O., 1985. Nitrogen utilization of corn under minimal tillage and moldboard plow tillage. I. Four-year results using labeled N fertilizer on an atlantic coastal plain soil. *Agon. J.*, 77 : 602-611.
- Melsted S. W., Motto H. L., Peck T. R., 1969. Critical plant nutrient composition values useful in interpreting plant analysis data. *Agron. J.*, 61 : 17-20
- Mengel K., 1991. Minéralisation de l'azote organique et optimisation de l'apport d'engrais azoté. *C. R. Acad. Agric. Fr.*, 76 (8) : 3-12.
- Mengel D. B., Barber S. A., 1974. Development and distribution of the corn root system under field conditions. *Agron. J.*, 66 : 341-344.
- Meynard J. M., 1985. Construction d'itinéraires techniques pour la conduite du blé d'hiver. Thèse Doct. Ing., INAPG, Paris, 297 p.
- Meynard J. M., 1990. Construction d'itinéraires techniques pour le blé d'hiver : quelques pistes de réflexion. p. 17-26. In Les systèmes de culture. coord. Combe L., Picard D., INRA, Paris, 196 p.
- Meynard J. M., David G., 1992. Diagnostic de l'élaboration du rendement des cultures. *Cahiers Agricultures*, 1 : 9-19.
- Meynard J. M., Girardin Ph., 1991. Produire autrement. p. 10-28. In Quelles fertilisations demain ?. Premier forum Européen de la fertilisation raisonnée, COMIFER, Strasbourg, 26-27 sept., 239 p.
- Millard P., 1988. The accumulation and storage of nitrogen by herbaceous plants. *Plant, Cell and Environment*, 11 : 1-8.
- Monteith J. L., 1977. Climate and the efficiency of crop production in Britain. *Phil. Trans. R. Soc. London, Series B*, 281 : 277-294.
- Morot-Gaudry J. F., Jolivet E., 1984. Assimilation photosynthétique du carbone chez le maïs p.207-232. In Physiologie du maïs. Coord. A. Gallais, INRA, Paris, 574 p.
- Moutonnet P., Couchat Ph., 1979. Mesure journalière sur cycle végétatif complet des échanges gazeux : photosynthèse, transpiration et respiration nocturne d'une culture de maïs conduite sur colonnes de sol. *Physiol. Plant.*, 47 : 39-43.
- Muchow R. C., Davis R., 1988. Effect of nitrogen supply on the comparative productivity of maize and sorghum in a semi-arid tropical environment. II. Radiation interception and biomass accumulation. *Field Crops Research*, 18 : 17-30.
- Navarro Garza H., 1984. L'analyse des composantes du rendement du maïs. Application à l'étude de la variabilité du rendement dans une petite région. Thèse Doct. Ing., INAPG, 238 p.
- Nietsch A., 1989. Nitratshaushalt und Wasserschutzgebiete. *Agrar-übersicht*, 2 : 18-24.
- Oliver R., 1979. Minéralisation par voie humide en vue du dosage des éléments majeurs (N, P, K, Ca, Mg) dans les plantes. *Analisis*, 7 (1) : 38-41.
- Ottman M. J., Welch L. F., 1989. Planting patterns and radiation interception, plant nutrient concentration and yield in corn. *Agron. J.*, 81 : 167-174.
- Parker D. T., 1962. Decomposition in the field of buried and surface-applied cornstalk residue. *Soil Science Society Proceeding*, 559-562.
- Parton W. J., Morgan J.A., Altenhofen J. M., Harper L. A., 1988. Ammonia volatilization from spring wheat plants. *Agron. J.*, 80 : 419-425.
- Peck T. R., Walker W M., Boone L. V., 1969. Relationship between corn (*Zea mays* L.) yield and leaf levels of ten elements. *Agron. J.*, 61 : 299-301.
- Pellerin S., 1994. Number of maize nodal roots as affected by plant density and nitrogen fertilization : relationships with shoot growth. *Eur. J. Agron.*, 3 (2) : 101-110.
- Philippeau G., 1977. Théorie des plans d'expérience. Application à l'agronomie. ITCF, Paris, 205 p.

- Picard D., Jordan M. O., Trendel R., 1985. Rythme d'apparition des racines primaires du maïs (*Zea mays* L.). I- Etude détaillée pour une variété en un lieu donné. *Agronomie*, 5 (8) : 667-676.
- Plas D., 1992. Adaptation régionale du raisonnement de la fertilisation azotée : cas du blé tendre en Aunis. Thèse Univer. Tech. Compiègne. 175 p. + annexes.
- Plénet D., 1993. Diagnostic de la nutrition azotée d'une culture de maïs. Mise au point d'un test basé sur la teneur en nitrate des jus extraits de la base des tiges du maïs. Essai de Pierroton. *Rapport de fin de contrat INRA-AGCA*. Bordeaux, 19 p. et 14 p. tableaux et figures.
- Plénet D., Desvignes Ph., 1993. Diagnostic de la nutrition azotée d'une culture de maïs. Mise au point d'un test basé sur la teneur en nitrate des jus extraits de la base des tiges du maïs. Essais de Onard 1992 et 1993. *Rapport de fin d'expérimentation INRA-AGPM*. Bordeaux, 29p. et 23 p. tableaux et figures.
- Plénet D., Desvignes Ph., Kojfer L., 1994. Evolution de la concentration en nitrate dans la base des tiges de maïs comme indicateur précoce d'une déficience en azote. *C. R. Acad. Agri. Fr.*, 80 (2) : 129-138.
- Plénet D., Lubet E., Desvignes Ph., Girardin Ph., 1990a. Effects of splitting of N-application on N-uptake and grain yield of irrigated maize crop. In Proc. of First congress of European Society for Agronomy, Ed. Scaife A., Paris 5-7 December 1990, Session 1 p. 34.
- Plénet D., Lubet E., Desvignes Ph., Sombrun F., 1990b. Fertilisation azotée et composantes du rendement du maïs : effets des niveaux et des modalités d'apport. p. 367-382. In Colloque Physiologie et production du maïs, 13-15 Novembre, Pau, France. ed. INRA, Paris, 501 p.
- Plénet D., Lubet E., Esvan J. M., Desvignes Ph. 1992a. Effects of N level on dry matter and nitrogen accumulation for high yielding maize. in Proc. of *Second Congress of European Society for Agronomy*, (Ed A. SCAIFE). Warwick Univ. 23-28 August 1992, p 294-295.
- Plénet D., Lubet E., Esvan J. M., Soyer J. P., 1992b. Effects of long term phosphorus fertilizer applications on continuous maize cropping and soil P status. in Proc. of *Second Congress of European Society for Agronomy*, (Ed A. SCAIFE). Warwick Univ. 23-28 August 1992, p 296-297.
- Plénet D., Lubet E., Juste C., 1993. Evolution à long terme du statut carboné du sol en monoculture non irriguée du maïs (*Zea mays* L.). *Agronomie*, 13 : 685-698.
- Prince S. D., 1991. A model of regional primary production for use with coarse resolution satellite data. *Int. J. Remote Sensing*, 12 (6) : 1313-1330.
- Prioul J. L., 1984. Transport et distribution des assimilats chez le maïs : mécanismes, rôle des facteurs externes. p. 303-319. In *Physiologie du maïs*. Coord. A. Gallais, INRA, Paris, 574 p.
- Raczynska-Bojanowska K., Rafalski A., Lyznik L., 1986. Nitrogen transfer into the maize kernel. p. 159-174. in *Regulation of carbon and nitrogen reduction and utilisation in maize*. Shannon et al. (ed). Proc. First Penn State symposium Plant Physiology (22-23 mai 1986), Pennsylvania State Univ., 372 p.
- Ramachandra Prasad T. V., Krishnamurthy K., Devendra R., Kailasam C., 1993. Polynomial functional models to simulate crop growth in maize (*Zea mays* L.) cultivars. *J. Agronomy & Crop Science*, 171 : 55-64.
- Rauschkolb R. S., Brown A. L., Quick J., Prato J. D., Pelton R. E., Kegel F. R., 1974. Rapid tissue testing for evaluating nitrogen nutritional status of corn and sorghum. *California Agriculture*, juin, 10-13.
- Recous S., 1988. Dynamique de l'azote en sol cultivé : organisation microbienne des formes ammoniacale et nitrique, conséquences sur l'utilisation de l'azote des engrais par une culture de blé. Thèse Univ. Claude Bernard-Lyon I, 189 p.
- Recous S., Darwis D., Robin D., Machet J. M., 1993. Décomposition des résidus de récolte. Interactions avec la dynamique de l'azote. p. 3-15. In *Matières organiques et agricultures*. Congrès GEMAS, COMIFER, Blois, 16-18 novembre, 178 p.
- Reed A. J., Below F. E., Hageman R. H., 1980. Grain protein accumulation and the relationship between leaf nitrate reductase and protease activities during grain development in maize (*Zea mays* L.). I. Variation between genotypes. *Plant Physiol.*, 66 : 164-170.
- Rémy J. C., Hébert, 1977. Le devenir des engrais azotés dans le sol. *C. R. Acad. Agri. Fr.*, 63 (11) : 700-710.
- Rémy J. C., Marin-Lafleche A., 1974. L'analyse de terre : réalisation d'un programme d'interprétation automatique. *Ann. Agron.*, 25 (4) : 607-632.
- Rémy J. C., Viaux P., 1983. La fertilisation azotée du blé tendre en système intensif en France. *Perspectives Agricoles*, 67 : 26-34.
- Rehm G. W., Wiese R. A., 1975. Effect of method of nitrogen application on corn (*Zea mays* L.) grown on irrigated sandy soils. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, 39 : 1217-1220.
- Rhoads F. M., Stanley R. L., 1981. Fertilizer scheduling, yield and nutrient uptake of irrigated corn. *Agron. J.*, 73 : 971-974.

- Ritchie W., Hanway J.J. 1989. How a corn plant develops. Iowa State University of Science and Technology, Ames, Special Report N° 48, 21 p.
- Rochette P., Desjardins R. L., Pattey E., 1991. Spatial and temporal variability of soil respiration in agricultural fields. *Can. J. Soil Sci.*, 71 : 189-196.
- Routchenko W., 1967. Appréciation des conditions de la nutrition minérale des plantes basée sur l'analyse des sucs extraits des tissus conducteurs. *Ann. Agron.*, 18(4) : 361-402.
- Ruget F., 1989. Relations entre matière sèche à la floraison et rendement en grains chez le maïs : importance du rayonnement disponible par la plante. *Agronomie*, 9 : 457-465.
- Ruget F., 1990. Origine des assimilats pour le remplissage des grains : importance des remobilisations. p.233-238. In *Colloque Physiologie et production du maïs*, 13-15 Novembre, Pau, France. ed. INRA, Paris, 501 p.
- Ruget F., 1991. Présentation d'une méthode simple d'estimation de la contribution des réserves pour le remplissage des grains chez le maïs. *Agronomie*, 11 : 505-510.
- Ruget F., Bonhomme R., Varlet-Grancher C., 1990. Analyse de la fonction de photosynthèse dans CERES-maize. p. 445-453. In *Colloque Physiologie et production du maïs*, 13-15 Novembre, Pau, France. ed. INRA, Paris, 501 p.
- Ruget F., Duburcq J. B., 1983. Développement reproducteur des bourgeons axillaires chez le maïs : stades de différenciation, nombre de fleurs. *Agronomie*, 3 (8) : 797-808.
- Russel G., 1993. Absorbed radiation and crop growth. p.459-470. In Eds Varlet-Grancher C., Bonhomme R., Sinoquet H.. *Crop structure and light microclimate : Characterization and applications*. INRA, Paris, 518 p.
- Russel G., Jarvis P. G., Monteith J. L. 1989. Radiation absorption by canopies and stand growth. In *Plant Canopies : Their Growth, Form and Function*. Eds G. Russel, B. Marshall and P. G. Jarvis. Cambridge University Press, Cambridge, p 21-39.
- Russelle M. P., Deibert E. J., Hauck R. D., Stevanovic M., Olson R. A., 1981. Effects of water and nitrogen management on yield and 15N-depleted fertilizer use efficiency of irrigated corn. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 45 : 553-558.
- Russelle M. P., Hauck R. D., Olson R. A., 1983. Nitrogen accumulation rates of irrigated maize. *Agron. J.*, 75 : 593-598.
- Salette J., Huché Lydie, 1991. Diagnostic de l'état de nutrition minérale d'une prairie par l'analyse du végétal : principes, mise en oeuvre, exemples. *Fourrages*, 125 : 3-18.
- Salette J., Huché Lydie, Lemaire G., 1989. Modelling nitrogen and mineral nutrient uptake by a grass sward : short term studies during the sward growth. In : *XVI International Grassland Congress*, Nice, France, 61-62.
- Salette J., Lemaire G., 1981. Sur la variation de la teneur en azote des graminées fourragères pendant leur croissance : formulation d'une loi de dilution. *C. R. Acad. Sci. Paris, Série III*, 292 : 875-878.
- Salsac L., Chaillou S., Morot-Gaudry J F., Lesaint C., Jolivet E., 1987. Nitrate and ammonium nutrition in plants. *Plant Physiol. Biochem.*, 25 (6) : 805-812.
- Sattelmacher B., Gerendas J., Thoms K., Bruck H., Bagdady N. H., 1993. Interaction between root growth and mineral nutrition. *Environmental and Experimental Botany*, 33 (1) : 63-73.
- Sayre J. D., 1948. Mineral accumulation in corn. *Plant Physiology*, 23 (3) : 267-281.
- Scarsbrook C. E., Doss B. D., 1973. Leaf Area index and radiation as related to corn yield. *Agron J.*, 65 : 459-461.
- Schepers J. S., Francis D. D., Ferguson R. B., Lohry R. D., 1990. Comparison of early season stem nitrate and leaf total nitrogen concentrations across corn hybrids. *Commun. Soil Sci. Plant Anal.*, 21 (13-16) : 1381-1390
- Schmitt M. R., Edwards G. E., 1981. Photosynthetic capacity and nitrogen use efficiency of maize, wheat and rice : a comparaison between C3 and C4 photosynthesis. *J. Exp. Bot.*, 32 : 459-466
- Sébillotte M., 1985. Rôles de l'azote dans le comportement d'un peuplement de céréales. *Réflexions sur les approches de l'agronome*. *C. R. Acad. Agri. Fr.*, 71 (3) : 292-301.
- Sébillotte M., Meynard J. M., 1990. Systèmes de culture, systèmes d'élevage et pollutions azotées. p. 289-312. In *nitrates, agriculture, eau*. International Symposium, Ed. Calvet R., 7-8 december, INRA, Paris, 576 p.
- Setter T. L., Meller V. H., 1984. Reserve carbohydrate in maize stem. (¹⁴C) Glucose and (¹⁴C) sucrose uptake characteristics. *Plant Physiol.*, 75 : 617-622.
- Shiraiwa T., Sinclair T R., 1993. Distribution of nitrogen among leaves in Soybean canopies. *Crop Sci.*, 33 : 804-808.
- Simmons S. R., Jones R. J., 1985. Contributions of pre-silking assimilate to grain yield in maize. *Crop Science*, 25 : 1004-1006.
- Sinclair T. R., De Wit C. T., 1975. Photosynthate and nitrogen requirements for seed production by various crops. *Science*, vol 189, n° 4202 : 565-567.

- Sinclair T. R., Horie T., 1989. Leaf nitrogen, photosynthesis and crop radiation use efficiency : a review. *Crop Sci.* 29 : 90-98.
- Smith P. F., 1962. Mineral analysis of plant tissues. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 13 : 81-108.
- Smolders E., Merckx R., 1992. Growth and shoot : root ratio partitioning of spinach plants as affected by nitrogen supply. *Plant Cell Environment*, 15 : 795-807.
- Snedecor G. W., Cochran W. G., 1971. Méthodes statistiques. Trad. de Statistical methods. 6ème édition par Boelle H. et Camhaji E., ACTA, Paris, 649 p.
- Soltanpour P. N., Malakouti M. J., Ronaghi A., 1995. Comparison of diagnosis and recommendation integrated system and nutrient sufficiency range for corn. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 59 : 133-139
- Stanley R. L., Rhoads F., 1977. Effect of time, rate and increment of applied fertilizer on nutrient uptake and yield of corn (*Zea Mays L.*). *Soil and Crop Science Soc. of Florida*, 36 : 181-184.
- Streckeman T., Ciesielski H. 1991. Principaux facteurs influençant la détermination de l'azote minéral des sols. in L'azote et le soufre dans le sol. GEMAS, Actes des troisièmes journées de l'analyse de terre, Blois, Ed. Duc P., p 101-121.
- Swank J. C., Below F. E., Lambert R. J., Hageman R. H., 1982. Interaction of carbon and nitrogen metabolism in the productivity of maize. *Plant Physiol.*, 70 : 1185-1190.
- Syed T. D., Fixen P. E., Gelderman R. H., 1992. Sufficiency level and diagnosis and recommendation integrated system approaches for evaluating the nitrogen status of corn. *Agron. J.*, 84 : 1006-1010.
- Sylvie P. W., Melsted S. W., Walker W. M., 1972. Rapid tissue tests as indicators of yield, plant composition and soil fertility for corn and soybeans. *Commun. Soil Sci. Plant Analysis*, 3 (1) : 37-49
- Ta C. T., 1991. Nitrogen metabolism in the stalk tissue of maize. *Plant Physiol.*, 97 : 1375-1380.
- Ta C. T., Weiland R. T., 1992. Nitrogen partitioning in maize during ear development. *Crop Sci.*, 32 : 443-451.
- Tanaka A., Yamaguchi J., 1972. Dry matter production, yield components and grain yield of the maize plant. *Jour. Facul. Agr., Hokkaido Univ., Sapporo*, 57 : 71-132.
- Tardieu F., Manichon H., 1987. Etat structural, enracinement et alimentation hydrique du maïs. II- Croissance et disposition spatiale du système racinaire. *Agronomie*, 7 (3) : 201-211.
- Taureau J. C., 1987. Fournitures du sol mesurées et calculées. Conséquences. perspectives Agricoles, 115 : 59-69.
- Thiagarajah M. R., Hunt L. A., Mahon J. D., 1981. Effects of position and age on leaf photosynthesis in corn (*Zea mays*). *Can. J. Bot.*, 59 : 28-33
- Terman G. L., Allen S. E., 1974. Accretion and dilution of nutrients in young corn, as affected by yield response to nitrogen, phosphorus and potassium. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, 38 : 455-460.
- Terman G. L., Giordano P. M., Allen S. E., 1972. Relationships between dry matter yields and concentrations of Zn and P in young corn plants. *Agron. J.*, 64 : 684-687.
- Tollenaar M., Aguilera A., 1992. Radiation use efficiency of an old and a new maize hybrid. *Agron. J.*, 84 : 536-541.
- Tollenaar M., Bruulsema T. W., 1988. Efficiency of maize dry matter production during periods of complete leaf area expansion. *Agron. J.*, 80 : 580-585.
- Tollenaar M., Migus W., 1984. Dry matter accumulation of maize grown hydroponically under controlled environment and field conditions. *Can. J. Plant Sci.*, 64 : 475-485.
- Tomar J. S., MacKenzie A. F., Mehuys G. R., Alli I., 1988. Corn growth with foliar nitrogen, soil-applied nitrogen and legume intercrops. *Agron. J.*, 80 : 802-807.
- Tomassone R., Dervin C., Masson J. P., 1993. Biométrie. Modélisation de phénomènes biologiques. Masson, Paris, 553 p.
- Tomassone R., Lesquoy E., Millier C., 1983. La régression. Nouveaux regards sur une ancienne méthode statistique. INRA, Actualités Scientifiques et Techniques n° 13. Masson, Paris, 180 p.
- Tsai C. Y., Huber D. M., Glover D. V., Warren H. L., 1984. Relationship of N deposition to grain yield and N response of three maize hybrids. *Crop Sci.*, 24 : 277-281
- Tsai C. Y., Huber D. M., Warren H. L., 1980. A proposed role of zein and glutelin as N sinks in maize. *Plant Physiol.*, 66 : 330-333.
- Tsai C. Y., Huber D. M., Warren H. L., Tsai C. L., 1986. Sink regulation of source activity by nitrogen utilization. p. 247-259. in Regulation of carbon and nitrogen reduction and utilisation in maize. Shannon et al. (ed). Proc. First Penn State symposium Plant Physiology (22-23 mai 1986), Pennsylvania State Univ., 372 p.
- Tyner E. H., 1946. The relation of corn yields to leaf nitrogen, phosphorus and potassium content. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 11 : 317-323

- Ulrich A., 1943. Plant analysis as a diagnostic procedure. *Soil Science*, 55 : 101-112.
- Varlet-Grancher C. 1982. Analyse du rendement de la conversion de l'énergie solaire par un couvert végétal. Thèse Doct ès Sci. Nat., Université Paris-Sud, Orsay, 144 p.
- Varlet-Grancher C., Bonhomme R., Chartier M., Artis P., 1982. Efficience de la conversion de l'énergie solaire par un couvert végétal. *Acta Oecologia-Oecol. Plant.*, 3 (17) n° 1 : 3-26
- Varlet-Grancher C., Bonhomme R., Sinoquet H., 1993. Crop structure and light microclimate : Characterization and applications. INRA, Paris, 518 p.
- Varlet-Grancher C., Gosse G., Chartier M., Sinoquet H., Bonhomme R., Allirand J. M. 1989. Mise au point : rayonnement solaire absorbé ou intercepté par un couvert végétal. *Agronomie*, 9 : 419-439.
- Vietor D. M., Ariyanayagam R. P., Musgrave R. B., 1977. Photosynthetic selection of *Zea mays* L. I. Plant age and leaf position effects and a relationship between leaf and canopy rates. *Crop Sci.*, 17 : 567-573.
- Viets F. G., Nelson C. E., Crawford C. L., 1954. The relationships among corn yields, leaf composition and fertilizers applied. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 18 : 297-301
- Voss R E., Hanway J. J., Dumenil L. C., 1970. Relationship between grain yield and leaf N, P, and K concentrations for corn (*Zea mays* L.) and the factors that influence this relationship. *Agron. J.*, 62 : 726-728
- Walworth J. L., Letzsch W. S., Sumner M. E., 1986. Use of boundary lines in establishing diagnostic norms. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 50 : 123-128
- Walworth J. L., Sumner M. E., 1987. The diagnosis and recommendation integrated system (DRIS). *Adv. in Soil Science*, 6 : 149-188
- Warrington I. J. et Kanemasu E. T., 1983. Corn growth response to temperature and photoperiod. II - Leaf-initiation and leaf-appearance rates. *Agron. J.*, 75 : 755-761.
- Wetselaar R., Farquhar G. D., 1980. Nitrogen losses from tops of plants. *Adv. in Agron.*, 33 : 263-302.
- Wilbert J. 1986. Inventaire et localisation des cartographies pédologiques en Aquitaine. *Relance Agronomique Aquitaine*. Ed. INRA Bordeaux.
- Williams W. A., Loomis R. S., Lepley C. R., 1965. Vegetative growth of corn as affected by population density. I. Productivity in relation to interception of solar radiation. *Crop Sci.*, 5 : 211-215.
- Wilson J. B., 1988. A review of evidence on the control of shoot : root ratio, in relation to models. *Annals of Botany*, 61 (4) : 433-449.

ANNEXES

ANNEXE : LA FERTILISATION AZOTEE DU MAIS

L'objectif de la fertilisation azotée est d'ajuster l'offre en azote (sol + engrais) à la demande qui est fonction de la croissance des plantes de manière à atteindre les objectifs de production quantitatifs et qualitatifs fixés et à assurer la rentabilité économique de la culture. La fertilisation doit aussi assurer le respect de la qualité de l'environnement. Ces objectifs nécessitent une utilisation rationnelle des engrais, basée sur des principes qui intègrent les différents paramètres de la dynamique de l'azote dans le système cultivé : méthode du bilan prévisionnel de l'azote. Toutefois, certaines techniques doivent parfois être utilisées pour contrôler les risques de lixiviation des nitrates qui sont surtout important pendant la période d'interculture hivernale. Dans certaines situations très vulnérables à la pollution nitrique, des solutions complémentaires ou alternatives doivent être utilisées (Meynard, 1990 ; Lacroix, 1994 : diminution raisonnée des intrants, aménagement de l'espace rural, changement de systèmes de cultures,...). Toutefois, ces mesures doivent être appréhendées à l'échelle d'un bassin versant. Dans ce travail, nous exposerons simplement les bases du raisonnement de la gestion du cycle de l'azote à l'échelle de la parcelle cultivée, en analysant les problèmes spécifiques aux systèmes à base de maïs.

1.1. APPLICATION DE LA METHODE DU BILAN PREVISIONNEL AU CALCUL DE LA FERTILISATION AZOTEE

1.1.1 Principes

a) Bilan prévisionnel de l'azote minéral dans le sol

Le calcul de la fertilisation azotée repose actuellement sur la méthode du bilan prévisionnel (Hébert, 1969 ; Rémy et Hébert, 1977) de l'azote minéral du sol. Ce bilan consiste à équilibrer les besoins en azote de la culture par de l'azote disponible (ou qui va le devenir) constitué par les fournitures du sol, les déjections animales et l'engrais. Différentes écritures ont été proposées. Une discussion sur l'évolution de ce mode de raisonnement, ainsi que des différentes écritures, est présentée par Plas (1992).

Nous présenterons la formule de Machet (1993) pour les plantes récoltées en grain (N en kg/ha) :

$$b * Y + Rf + Pl + (Pv + Pd) = Ri + Mh + Mr + Ma + Ap + (Apl + Af + Ai) + X$$

b : azote absorbé pour produire une unité de production

Y : objectif de rendement (q/ha)

Rf : reliquat d'azote minéral après la récolte

Pl : pertes par lessivage

Pv + Pd : pertes par voie gazeuse (volatilisation et dénitrification)

Ri : azote minéral à l'ouverture du bilan (reliquat d'hiver)

Mh : Minéralisation nette de l'humus du sol

Mr : Contribution nette des résidus de récolte du précédent

Ma : Contribution nette des amendements organiques (effet direct + arrière-effet)

(Apl + Af + Ai) : Apports incontrôlés (Ai : pluies, Af : fixation non symbiotique, Ai : eau d'irrigation chargée en nitrate)

X : azote de l'engrais minéral

Certaines hypothèses simplificatrices ont été retenues :

- les apports par les pluies et la fixation non symbiotique compensent les pertes par voie gazeuse,
- le bilan étant effectué sur une période qui couvre les prélèvements importants des cultures, les pertes par lessivage sont négligeables (Pl sert surtout à corriger le résultat de Ri s'il y a eu des pluies importantes entre la date de mesure de Ri et la date d'apport de X),
- l'ouverture et la fermeture du bilan se situent dans des périodes de relative stabilité des quantités de N minéral dans le sol (surtout pour Ri, mesure avant la reprise de la minéralisation de N organique),
- l'azote provenant des différents postes a le même coefficient d'utilisation par la plante,
- c'est un modèle additif qui suppose l'absence d'interactions entre les différents termes.

L'intérêt de cette approche réside dans la possibilité de modéliser de manière indépendante chaque poste du bilan, Mh par exemple (Rémy et Marin-Laflèche, 1974). Ceci facilite l'adaptation aux différents contextes de production.

Cette méthode de raisonnement est bien adaptée aux céréales d'hiver dans le Nord de la France (Rémy et Viaux, 1983) et a permis l'élaboration d'un logiciel d'aide à la décision en matière de fertilisation azotée (AZOBIL, Machet et al, 1990). Des difficultés d'adaptation existent cependant quand il est impossible de mesurer les reliquats d'azote minéral (Ri) et lorsque la variabilité des fournitures d'azote par le sol est importante (Plas, 1992).

b) Bilan d'azote prélevé par la culture

Devant la difficulté d'approcher expérimentalement les différents termes du bilan (Ri, Mh, Mr sont toujours présents ensemble au minimum), des méthodes d'évaluation globale des fournitures du sol peuvent être utilisées.

La technique la plus précise repose sur l'emploi d'un marqueur (isotope 15N). Elle présente l'avantage de pouvoir estimer la fourniture du sol dans les mêmes conditions que la culture normalement fertilisée. Le coût de cette technique limite cependant son utilisation aux travaux de recherches.

L'utilisation de témoins non fertilisés (témoin 0 N) permet de connaître la quantité d'azote minéral provenant du sol qui a pu être prélevée par la culture. Cependant, l'emploi de cette technique conduit à changer la notion du bilan. Il ne s'agit plus d'un bilan de l'azote minéral dans le sol, mais d'un bilan prévisionnel d'azote prélevé par la culture qui s'écrit :

$$b * Y = N_{pré0} + CAU * X$$

$b * Y$: azote prélevé par la culture (kg N/ha), souvent appelé besoin (b, azote absorbé pour produire une unité de production et Y, objectif de rendement)

$N_{pré0}$: azote prélevé par une culture non fertilisée, souvent appelé fournitures du sol FS (kg N/ha)

CAU : coefficient apparent d'utilisation de l'engrais

X : fumure minérale (kg N/ha)

Les fournitures d'azote, mesurées par cette technique, correspondent à de l'azote intercepté par la plante dans le sol. En faisant l'hypothèse que les fournitures d'azote par le sol, mesurées par le témoin 0N, sont représentatives des quantités prélevées par une plante fertilisée, cette technique permet une cartographie des fournitures d'azote par le sol et une connaissance sur leurs variabilités spatiales et annuelles en fonction d'une typologie sol-système de culture. On sait cependant que cette hypothèse n'est pas toujours vérifiée (Machet et al., 1987 ; Machet, 1987 ; Taureau, 1987 ; Plas, 1992).

Le coefficient apparent des engrais (CAU) nécessite la mesure des quantités d'azote prélevées par la plante avec et sans engrais :

$$CAU = (N_{préX} - N_{pré0}) / X$$

avec : $N_{préX}$: azote prélevé par une culture ayant reçu une dose d'engrais X (kg/ha)

$N_{pré0}$: azote prélevé par un témoin 0 N (kg/ha)

X : dose d'engrais permettant d'obtenir le rendement optimal.

Les quantités d'azote prélevées doivent intégrer l'azote contenu dans le système racinaire. Cette mesure n'étant pas envisageable systématiquement, une modélisation de cette quantité apparaît nécessaire. Les

mesures de CAU disponibles montrent que ce paramètre peut varier entre 0,40 et 1,00, avec des effets sols et année non négligeables (Collectif 1994).

La mesure expérimentale des paramètres de ce bilan apparaît plus facile. Cette technique a tendance à se développer. Mais elle nécessite un très grand nombre de références pour pouvoir entreprendre une modélisation sur FS et CAU (réseaux pluriannuels, typologies,...). Le caractère synthétique de ces paramètres peut toutefois conduire à des confusions d'effet rendant difficile une modélisation.

Actuellement, un raisonnement basé sur l'équation du bilan N prélevé est en cours de validation dans certaines régions sur les systèmes de culture à base de maïs (Desvignes, 1992). Les fournitures d'azote par le sol sont paramétrées par des études régionales. En l'absence d'informations locales sur les CAU, nous préconisons des valeurs différentes selon les dates d'apport (le fractionnement de la dose en 2 apports étant conseillé dans les sols filtrants, les sols battants et froids,...) :

CAU = 0,60 pour les apports réalisés au semis (apport de 30 à 50 kg/ha dans les sols filtrants)

CAU = 0,80 pour les apports réalisés au stade 6-8 feuilles du maïs (apport principal).

1.1.2. Application aux cultures de maïs : intérêt et limites

a) Difficultés rencontrées

Les nombreux travaux expérimentaux réalisés pour tester la validité de la méthode du bilan sur la culture de maïs (sous ces différentes écritures) permettent de dégager les principales difficultés liées à son utilisation.

⚡ *Estimation de la fourniture en azote par le sol*

Le cycle de la culture couvre la période de minéralisation intense de l'azote organique. Une erreur d'estimation de ce poste n'aura pas du tout les mêmes conséquences, en valeur absolue, que sur une céréale d'hiver. Les valeurs de fournitures du sol peuvent être extrêmement différentes selon les situations (de 40 à plus de 300 kg/ha/an). Les erreurs d'estimation peuvent provenir notamment :

- des différences de taille et de composition biochimique des compartiments organiques du sol ayant des temps de demi-vies très distincts (Jenkinson et Rayner, 1977 ; Mary et Guerif, 1993),
- des conditions édaphiques : effet de la texture (Delphin, 1986), de l'humidité (Rochette et al, 1991), de la température, du pH, de l'aération,...
- du précédent et des rotations qui peuvent modifier les taux apparents de la minéralisation annuelle de la matière organique des sols (Plénet et al., 1993),
- des techniques culturales : travail du sol, irrigation, drainage,
- de la gestion des résidus de récolte (Linères et Lubet, 1990 ; Recous et al, 1993),
- des quantités et de la composition des déjections animales, etc....

L'estimation du pouvoir minéralisateur des sols, à partir d'études au laboratoire ou *in situ*, n'apparaît pas encore comme opérationnelle, même si des voies semblent prometteuses pour définir un potentiel de minéralisation (Delphin et al, 1991 ; Mengel, 1991 ; Mary et Recous, 1993 ; Chaussod et Houot, 1993). Toutefois, l'effet très important des paramètres écologiques (humidité, température, aération), donc du climat annuel, sur les cinétiques de minéralisation sera difficilement contrôlable, même si des références moyennes sont établies par type de sols et par systèmes de cultures. Il est à noter que sur les cultures d'été, une "erreur d'estimation" sur ce poste conduit généralement à une sous ou sur-estimation du bilan beaucoup plus conséquente que sur les céréales d'hiver, du fait des quantités potentiellement minéralisables au cours de cette période de l'année.

⚡ *Détermination de l'objectif de rendement*

Le rendement du maïs est très fortement influencé par la pluviométrie estivale en cultures non irriguées. A titre d'exemple, nous pouvons citer nos observations réalisées sur 2 essais de longues durées en

Chalosse (Lubet et al., 1993). Les rendements peuvent varier de 46 à 120 q/ha ($76,6 \pm 15,1$ q/ha, $n = 21$ ans) et de 45 à 98 q/ha ($76,4 \pm 16,2$ q/ha, $n = 24$ ans). Dans ces situations, le choix d'un objectif "raisonnable" de rendement est très délicat. L'irrigation a tendance à régulariser les rendements, ce qui va permettre de réduire les erreurs sur ce poste.

☞ *Détermination du Coefficient Apparent d'Utilisation de l'engrais*

De très nombreux paramètres interviennent dans l'estimation du CAU. Les pertes d'azote "incontrôlées" de type volatilisation, dénitrification, lixiviation des nitrates provenant des engrais vont diminuer les CAU. Par exemple, les émissions de composés azotés gazeux ont été sous-estimées dans certains agrosystèmes (Jambert et al., 1993). Les dates d'apport des engrais, les doses, les formes d'azote apportées, les conditions de croissance de la plante et tout ce qui va conditionner l'interception racinaire (états structuraux, vitesse de dessiccation du sol, hydromorphie,...) interviennent sur les CAU (Plas, 1992). Le rôle prépondérant du stress hydrique sur les cultures de maïs augmente les difficultés de prévision. L'azote du sol et de l'engrais semble avoir une disponibilité différente dans l'espace et le temps (Machet, 1987) ce qui introduit un biais dans les estimations du CAU. Une modélisation de ce paramètre risque donc d'être difficile.

b) Intérêt et limites

Dans les systèmes de cultures céréalières, sans apports d'amendements organiques et en l'absence d'accidents climatiques importants, les prévisions par la méthode du bilan des doses d'engrais doivent être assez précises lorsque les différents postes ont été correctement paramétrés. Les doses d'engrais déterminées par la méthode du bilan sont généralement inférieures à celles utilisées par les agriculteurs. *La méthode du bilan doit donc être actuellement la base du raisonnement de la fertilisation azotée.* Les effets positifs sur la qualité de l'eau et sur l'économie d'intrants azotés peuvent être non négligeables sur le long terme.

La méthode des bilans présente cependant des limites. Les études régionales des fournitures des sols à l'aide de "témoin 0 N" mettent en évidence une très grande variabilité des quantités d'azote prélevées par la culture sans engrais pour le même type de sol et de systèmes de cultures, à laquelle s'ajoute généralement un effet année. L'origine de cette variabilité demanderait des études particulières.

Les niveaux de FS prescrits proviennent d'études fréquentielles : le niveau de risque retenu est généralement faible pour l'agriculteur (1er quintile) pour ne pas le pénaliser économiquement. Ceci signifie que la fertilisation sera soit optimale, soit plus ou moins excédentaire 8 années sur 10. Il est à noter que la médiane se situe à environ 40 - 50 kg N/ha au-dessus des valeurs du 1er quintile dans de nombreuses études régionales (Collectif, 1994). Dans les régions où la variabilité des FS est forte (systèmes de culture avec des protéagineux, retournement de prairie, apports de déjections animales (Desvignes et Taureau, 1987) ou de déchets urbains,...), les excédents de fertilisation peuvent encore être, en valeurs absolues, relativement importants. Les risques sont donc encore essentiellement supportés par l'environnement.

La méthode des bilans est un raisonnement basé sur la prévision, à l'échelle du cycle cultural, de paramètres qui sont tous très fortement influencés par le climat de l'année : les quantités d'engrais calculées par cette technique seront toujours entachées d'un intervalle de confiance d'autant plus important dans les régions où les conditions climatiques peuvent être très contrastées selon les années (déficit hydrique notamment). De plus, la pratique de la monoculture de maïs sur des sols superficiels ou très filtrants, associée à l'irrigation, va accentuer ces risques car les sols sont nus pendant la période hivernale et la phase de drainage redémarre plus rapidement à l'automne qu'après un maïs non irrigué.

La méthode du bilan est donc une technique de raisonnement nécessaire mais pas toujours suffisante pour respecter la qualité de l'eau et optimiser au maximum les intrants azotés, surtout dans les situations à fortes variabilités des rendements, des fournitures d'azote par le sol et des CAU des engrais.

1.2 GESTION DE L'INTERCULTURE

Deux possibilités existent pour réduire les pertes en nitrates par lessivage au cours de la période hivernale. Les conseils pratiques ont été synthétisés par le CORPEN (1991).

a) Gestion raisonnée des résidus de récolte.

L'incorporation de résidus de récolte à fort rapport C/N provoque une immobilisation temporaire de l'azote minéral du sol par la microflore au cours des processus de décomposition. Pour la décomposition des pailles de blé, les micro-organismes hétérotrophes peuvent avoir besoin de 15 kg N/tonne de paille pour assurer leur croissance (Recous et al, 1993). Cet azote provient du stock minéral présent dans la couche de sol où sont enfouis les résidus et des tissus végétaux. Cependant, les capacités d'immobilisation sont conditionnées au champ par la gestion technique des résidus (mulch, mode d'incorporation, taille des résidus) et les facteurs humidité-température (Darwis, 1993).

Pour le maïs, la quantité plus importante de composés hydrosolubles (25 à 40%) fortement mobiles, à rapport C/N bas (Parker, 1962 ; Linères et Lubet, 1990), peut modifier les capacités d'immobilisation. Ceci expliquerait peut-être la faible immobilisation observée en cases lysimétriques par Decau et al., (1993). Des travaux sont en cours à l'INRA Laon et Bordeaux pour préciser les conditions d'incorporation permettant d'améliorer les capacités d'immobilisation des nitrates. Toutefois, celle-ci n'intervient que sur l'azote minéral présent dans les 10-15 premiers centimètres du sol.

b) Cultures intermédiaires comme piège à nitrates

De nombreux travaux ont montré l'efficacité d'une couverture hivernale du sol pour réduire la lixiviation (Juste et al, 1982 ; Martinez, 1989 ; Chapot, 1990 ; Cosserat, 1991). Nous ne discuterons donc pas l'inérêt de cette technique pour piéger les nitrates.

Cette technique entraîne cependant un surcoût économique, accentué parfois par une perte de rendement pour la culture qui suit (Martinez, 1989). Lorsque la culture intermédiaire est répétée dans le temps, nous avons observé des augmentations de production de 4,2 et 5,8 q/ha en moyenne sur 2 dispositifs de longues durées (Lubet et al, 1993). La consommation d'eau par la culture intermédiaire peut être un frein au développement de cette technique dans les régions où la disponibilité en eau est réduite.

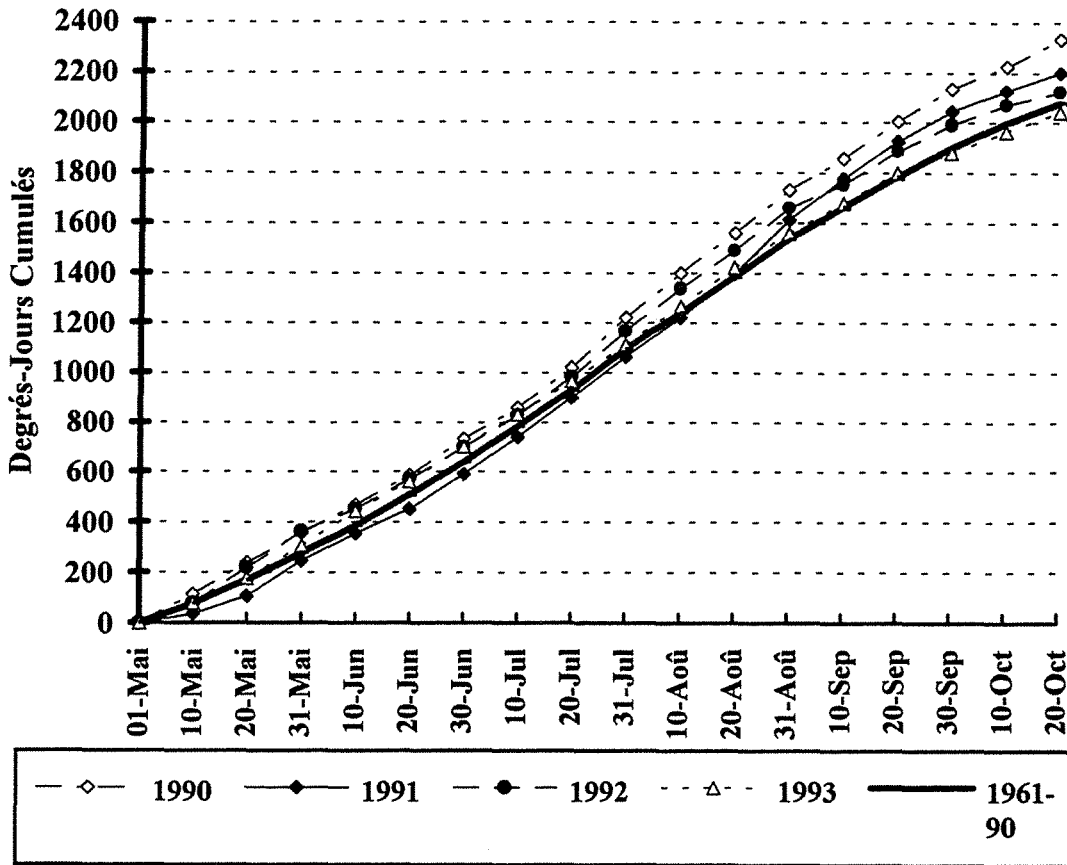
Cette technique nécessite aussi une bonne connaissance des cinétiques de libération de l'azote provenant de la décomposition de la culture intermédiaire après sa destruction. Un taux de libération de 30 % semble une valeur proche du maximum théorique (Mary, 1992). Une utilisation systématique de ces cultures peut augmenter le compartiment de N labile dans le sol, avec une augmentation possible des risques de fuite de nitrates du système à des périodes difficilement contrôlables (Mary, 1992).

Les cultures intermédiaires sont souvent installées tardivement du fait des dates de récolte du maïs-grains. Leur efficacité pour intercepter les nitrates pendant la période fin d'automne-début d'hiver est réduite (Plénet et Desvignes, résultats non publiés). L'utilisation des cultures intermédiaires devra être surtout conseillée dans le cas de récolte plus précoce (maïs doux, maïs ensilage) ou lorsque l'agriculteur a de fortes présomptions de libérations importantes de N minéral. Mais ceci suppose d'avoir des indicateurs pertinents de tels risques.

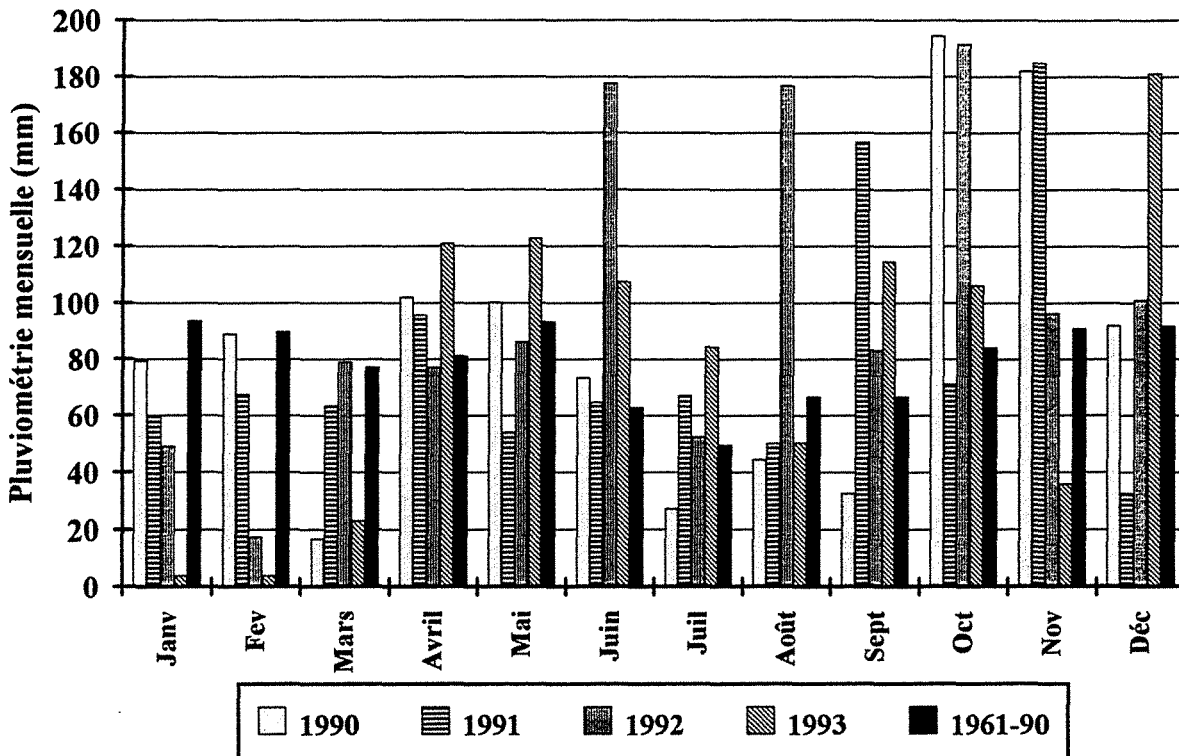
Annexe 1.1

Données climatiques des 4 années d'expérimentations à Onard (40). Comparaison avec les normales de Mont-de-Marsan (1961-1990). Sources Météo France.

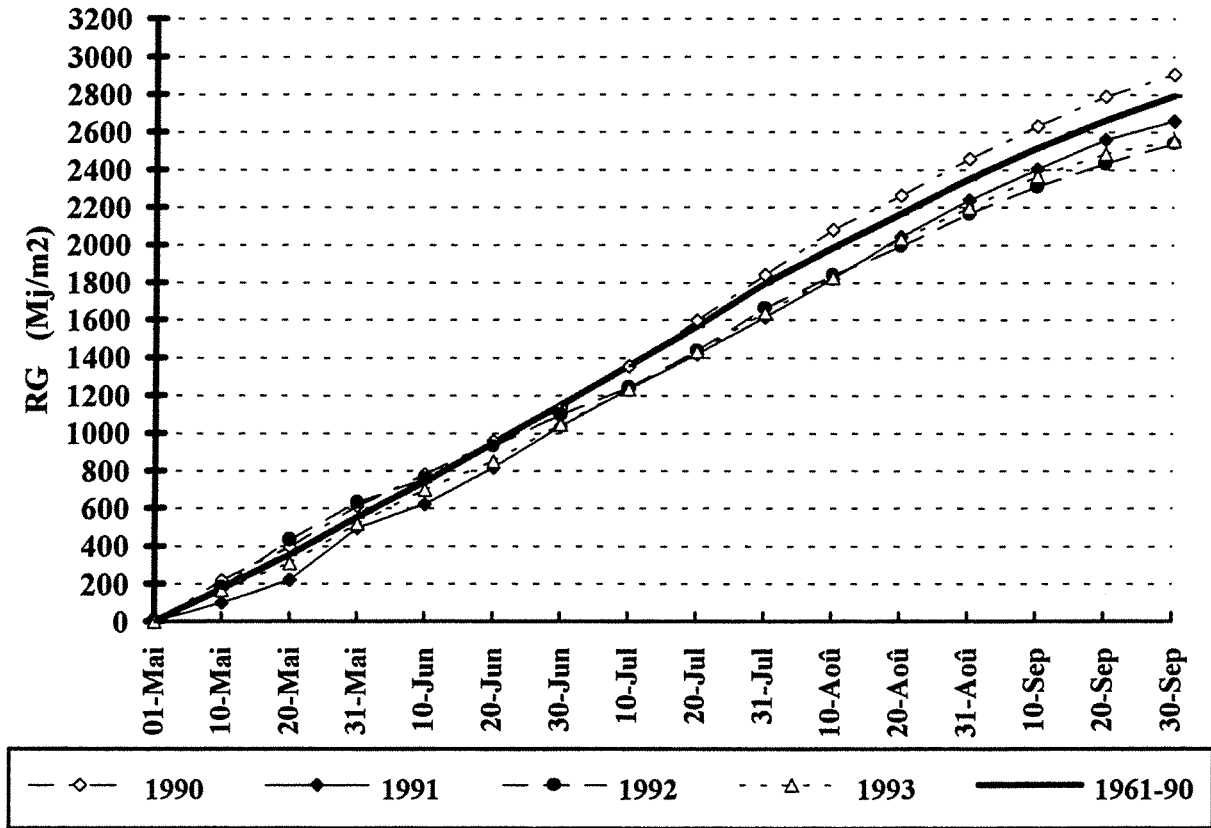
SOMMES DE TEMPERATURE 1er Mai - 20 Octobre Base 6°C



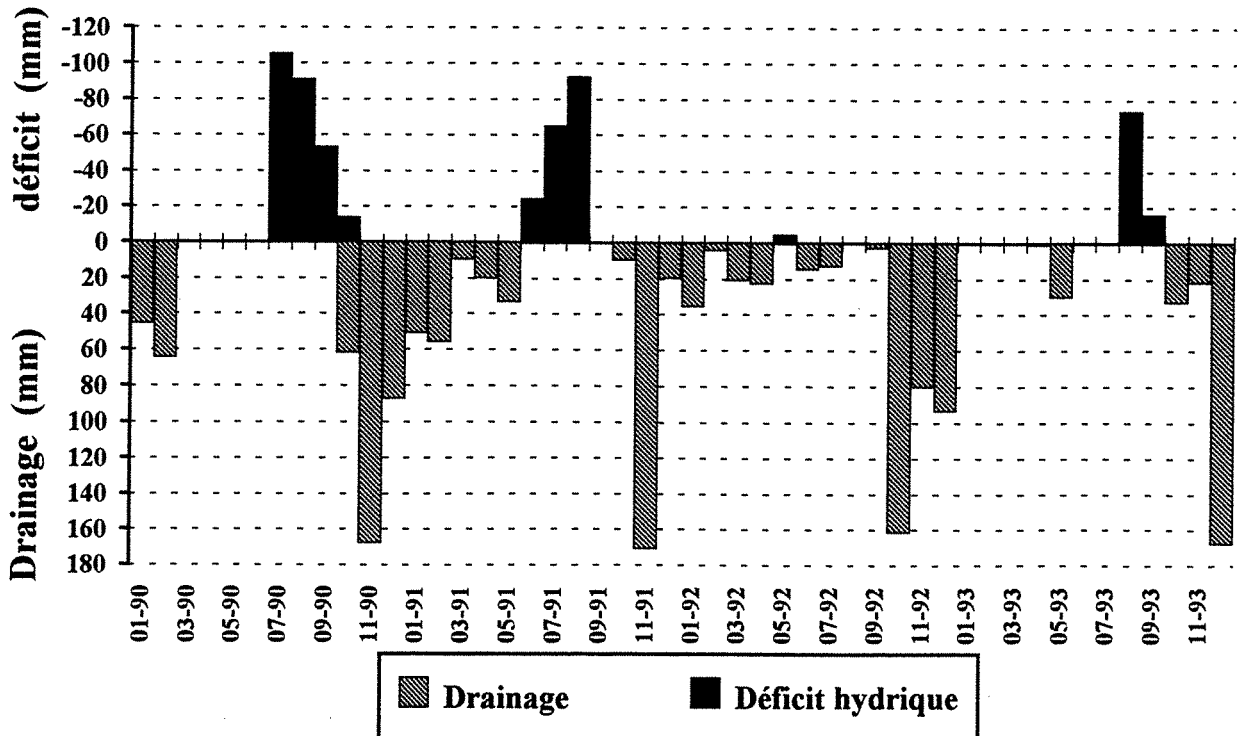
PLUVIOMETRIE MENSUELLE



RAYONNEMENT GLOBAL CUMULE
1er Mai - 30 Septembre



BILAN HYDRIQUE MENSUEL
Période de drainage et de déficit hydrique
Réserve du sol : 100 mm



ANNEXE 2.1

BIOMASSE RACINAIRE ET QUANTITE D'AZOTE DANS LE SYSTEME RACINAIRE

Détermination des biomasses racinaires (MSR) et des quantités d'azote prélevées par le système racinaire (QN MSR) à différentes dates. Mesures de la biomasse aérienne (MSA) et des quantités d'azote prélevées par le système aérien (QN MSA) du maïs.

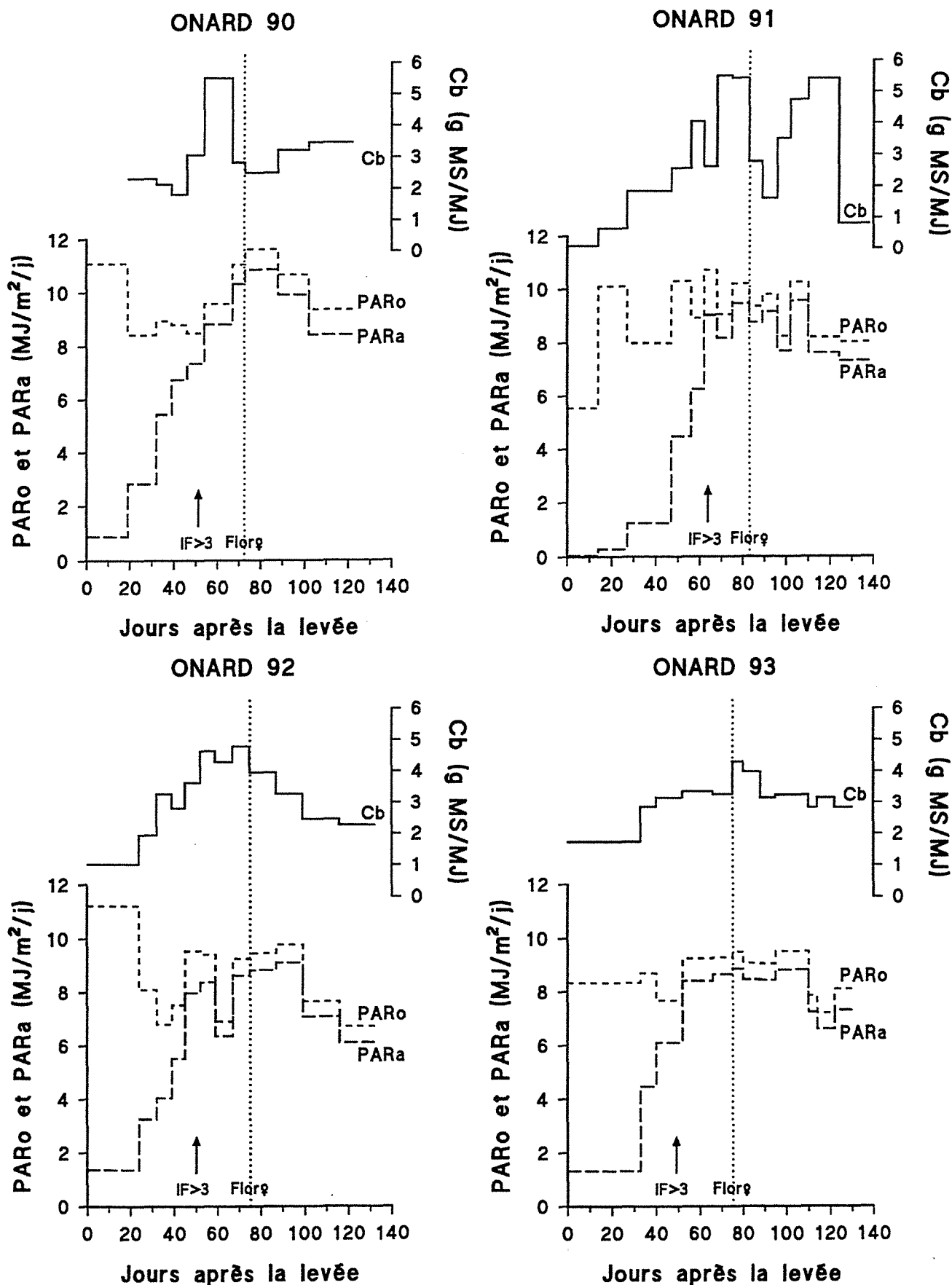
Calculs des rapport MSR/MSA et QN MSR/QN MSA

Données Onard 1990 et 1991.

Trait	BIOMASSE RACINAIRE (MSR)						Teneur N racines en %	Quantité N pré par les racines	Biomasse aérienne (MSA) kg MS/ha	Teneur N biomasse aérienne	Quantité N pré biomasse aérienne	Rapport MSR / MSA	Rapport QN MSR/ QN MSA
	kg MS/ha TOTAL	en % total /horizon*											
ESSAI 1990 : 10 juillet 1990 (floraison femelle)													
50 N	Moyenne	1932	80.4%	12.6%	7.1%	-	0.77	14.90	11421	1.33	151.34	17.00%	9.90%
	S	297	2.5%	0.1%	2.5%	-	0.01	2.56	517	0.01	7.65	3.37%	2.19%
240 N	Moyenne	2471	73.5%	9.6%	11.5%	5.5%	1.36	33.46	12188	1.73	210.26	20.28%	15.95%
	S	218	3.0%	2.7%	4.0%	1.7%	0.02	2.44	44	0.06	8.52	1.87%	1.81%
ESSAI 1991													
Stade 10 feuilles : 11/06/1991													
30 N	Moyenne	92	-	-	-	-	1.90	1.75	151	3.23	4.90	61.24%	36.26%
	S	7					0.15	0.17	16	0.24	0.76	4.26%	5.70%
9 juillet (stade 16 feuilles)													
30 N	Moyenne	1138	-	-	-	-	0.87	9.89	3040	1.38	41.67	37.41%	23.70%
	S	152					0.04	1.23	348	0.12	1.93	1.44%	2.37%
240 N	Moyenne	1446	-	-	-	-	1.35	19.51	4453	2.18	97.10	32.90%	20.37%
	S	131					0.05	1.82	703	0.07	15.16	4.53%	2.82%
16 juillet 91 (7 jours avant floraison)													
30 N	Moyenne	1618	88.3%	9.3%	2.4%	-	0.65	10.59	4723	1.20	56.52	34.4%	18.7%
	S	135	3.7%	1.8%	2.3%	-	0.06	1.60	639	0.09	6.97	1.8%	0.7%
240 N	Moyenne	2018	86.1%	9.1%	4.1%	0.7%	1.33	26.76	7936	1.84	145.81	25.6%	18.5%
	S	216	1.1%	0.3%	0.9%	0.5%	0.02	2.61	536	0.11	14.25	4.3%	2.9%
24 septembre 91 (ensilage dépassé)													
30 N	Moyenne	1833	78.1%	12.8%	9.1%	-	0.46	8.44	13538	0.70	94.63	13.6%	9.1%
	S	195	3.9%	5.4%	4.0%	-	0.06	0.98	1934	0.01	12.17	1.4%	2.0%
240 N	Moyenne	2485	84.7%	8.5%	5.2%	1.7%	0.86	21.33	24694	0.95	235.87	10.1%	9.1%
	S	117	1.8%	1.7%	1.4%	0.8%	0.02	0.98	1658	0.05	26.13	0.4%	0.6%

ANNEXE 2.2

Evolution du rayonnement utile à la photosynthèse incident (PARo) et du rayonnement absorbé (PARa) par le couvert végétal au cours du cycle cultural. Evolution des coefficients de conversion (Cb) du PARa en biomasse aérienne. Onard 1990 - 1993.



ANNEXE 4.1

Rendement-grains et composantes du rendement à Onard de 1990 à 1993.

ETR : Ecart-type résiduel ; Prob. F : Probabilité du test F ; LSD 0.05 : Plus petite différence significative à 5 %

Cont. vs : contraste trait.x versus trait.y ; Signif. : si P > 0.05 = ns ; 0.05 > P > 0.01 = * ; 0.01 > P > 0.001 = ** ; P < 0.001 = ***

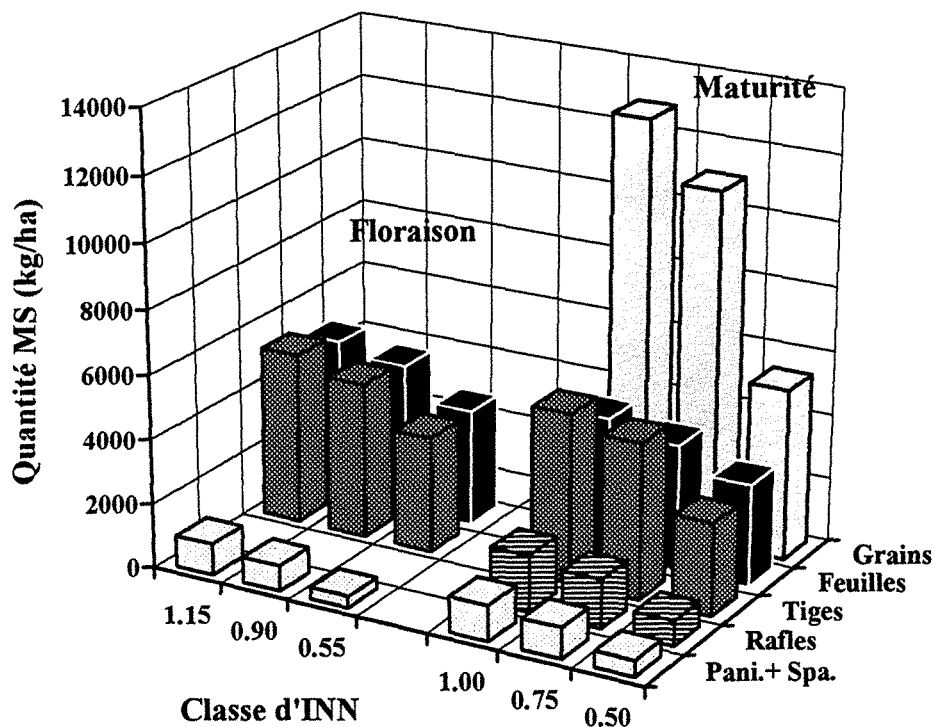
a,b,... : Dans une colonne, les moyennes suivies par une même lettre, ne sont pas significativement différentes (test de Newman-Keuls, seuil 5%).

Variables	Rendement-grains 15% H2O en q/ha		Humidité grains en %		Nombre Grains /m2		Nombre Grains /épi		Nombre rang /épi		Nombre grains /rang		Poids 1000 grains en g	
Traitements														
1990														
T1 : 50N	118.6	c	26.36		4218	b	472	c	15.16		31.2	c	301.4	b
T2 : 120N	146.3	ab	26.13		4623	a	518	ab	15.51		33.5	ab	341.7	a
T3 : 240N	152.0	a	26.33		4719	a	528	a	15.41		34.3	a	345.8	a
T4 : 120CAR	140.3	b	26.40		4258	b	477	c	15.18		31.4	bc	344.3	a
T5 : 240CAR	144.7	ab	26.79		4362	b	489	bc	15.30		31.9	bc	346.2	a
STATISTIQUES														
ETR	4.95		1.27		123		13.7		0.32		0.9		10.18	
CV %	3.5		4.8		2.8		2.8		2.1		2.8		3	
Prob. F	0.0000		0.9500		0.0003		0.0003		0.5000		0.0013		0.0002	
Signif.	***		ns		***		***		ns		**		***	
LSD 0.05	7.63		-		189		21		-		1.39		15.69	
Cont. T2T3vsT4T5	0.019		ns		***		***		ns		***		ns	
Cont. T2vsT3	ns		ns		ns		ns		ns		ns		ns	
1991														
T1 : 30N	69.7	c	32.24	b	3128	d	348	c	13.25	b	25.9	e	227.7	d
T2 : 100N	115.8	b	32.51	ab	4357	b	472	ab	14.69	a	32.1	bc	266.4	c
T3 : 240N	141.5	a	33.14	ab	4910	a	530	a	15.01	a	35.3	a	307.2	a
T4 : 240AT4	137.3	a	32.85	ab	4785	a	513	a	14.86	a	34.5	ab	293.6	b
T5 : 240CAR1	119.6	b	33.08	ab	4224	bc	462	ab	14.79	a	31.1	cd	290.4	b
T6 : 240CAR2	110.5	b	33.31	a	3858	c	424	b	14.68	a	28.7	d	286.5	b
STATISTIQUES														
ETR	5.17		0.45		267		28.6		0.3		1.69		8.58	
CV %	4.5		1.4		6.3		6.2		2		5.4		3.1	
Prob. F	0.0000		0.0320		0.0000		0.0000		0.0000		0.0000		0.0000	
Signif.	***		*		***		***		***		***		***	
LSD 0.05	7.79		0.68		403		43		0.45		2.54		12.94	
Cont. T3vsT4	ns		ns		ns		ns		ns		ns		0.03	
1992														
T1 : 30N	57.7	d	28.43		2635	c	308	c	14.18		21.7	c	249.0	d
T2 : 80N	88.9	c	27.35		3128	b	364	b	14.51		25.0	b	269.2	c
T3 : 130N	110.5	b	27.87		3836	a	436	a	14.44		30.2	a	300.4	b
T4 : 180N	122.6	a	28.34		3848	a	447	a	14.50		30.8	a	329.2	a
T5 : 230N	127.7	a	28.33		3968	a	451	a	14.48		31.2	a	338.5	a
T6 : 280N	132.0	a	28.60		4040	a	460	a	14.74		31.2	a	339.2	a
T7 : 180AT2	125.6	a	28.25		3928	a	451	a	14.58		31.0	a	329.6	a
T8 : 230AT2	128.0	a	27.98		4018	a	462	a	14.53		31.8	a	333.1	a
STATISTIQUES														
ETR	4.65		0.64		230		21.73		0.27		1.35		9.82	
CV	4.2		2.3		6.3		5.1		1.8		4.7		3.2	
Prob. F	0.0000		0.2100		0.0000		0.0000		0.2600		0.0000		0.0000	
Signif.	***		ns		***		***		ns		***		***	
LSD 0.05	6.83		-		338		31.96		-		1.99		14.44	
Cont. T4T5vsT7T8	0.5		0.5		0.58		0.499		0.63		0.58		0.61	
Cont. T4T7vsT5T8	0.115		0.66		0.37		0.509		0.8		0.43		0.2	
1993														
T1 : 30N	63.6	d	30.67		2754	d	314	c	12.70	b	24.5	b	232.5	d
T2 : 80N	94.7	c	31.05		3743	bc	410	ab	14.53	a	28.2	ab	252.8	c
T3 : 130N	116.3	b	30.30		4194	ab	468	a	14.63	a	32.2	a	277.5	b
T4 : 180N	134.2	ab	29.67		4447	ab	498	a	15.00	a	33.2	a	301.5	ab
T6 : 280N	136.0	a	29.90		4515	ab	497	a	15.13	a	32.9	a	301.8	ab
T7 : 180AT1	128.9	ab	29.83		4458	ab	495	a	15.10	a	32.8	a	289.3	ab
T8 : 230AT1	134.3	ab	29.83		4592	a	493	a	14.97	a	32.9	a	293.3	ab
T9 : 230SEM	140.9	a	30.02		4526	ab	504	a	15.57	a	32.4	a	311.3	a
T10 : 230CAR	102.5	c	29.30		3549	c	390	b	14.60	a	26.7	ab	290.0	ab
STATISTIQUES														
ETR	9.43		0.90		361		43.46		0.57		3.3		13.56	
CV %	8.1		3		8.8		9.6		3.9		10.8		4.8	
Prob. F	0.0000		0.2400		0.0000		0.0000		0.0000		0.0043		0.0000	
Signif.	***		ns		***		***		***		**		***	
LSD 0.05	13.77		-		527		63.45		0.84		4.81		19.79	
Cont. T4vsT7	ns		ns		ns		ns		ns		ns		ns	
Cont. T6vsT8	ns		ns		ns		ns		ns		ns		ns	

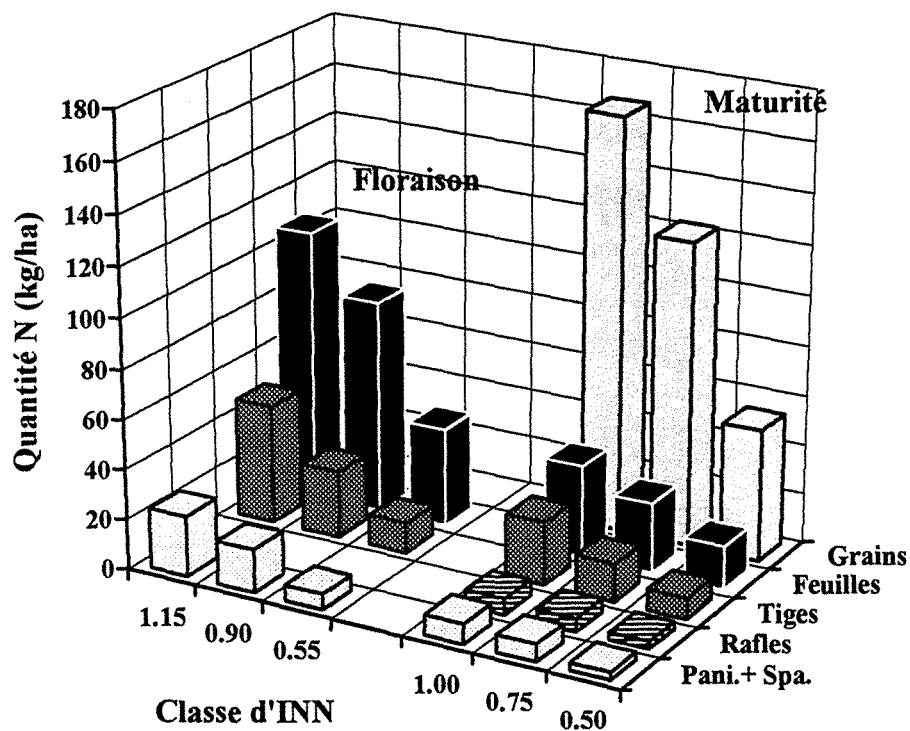
ANNEXE 4.2

Annexe 4.2a : Quantité de matière sèche et d'azote par compartiments de la plante au stade floraison femelle et au stade maturité (en kg /ha) en fonction de 3 classes d'indice de nutrition azotée : N non limitant (INN >1), déficience modérée (INN = 0,90 à la floraison et INN = 0,75 à maturité) et carence sévère (INN = 0,55 à floraison et INN = 0,50 à maturité). Chaque donnée est la moyenne de 3 années (avec 4 répétitions par année). Onard 1991-1993.

Quantité de matière sèche par organe (en kg/ha)



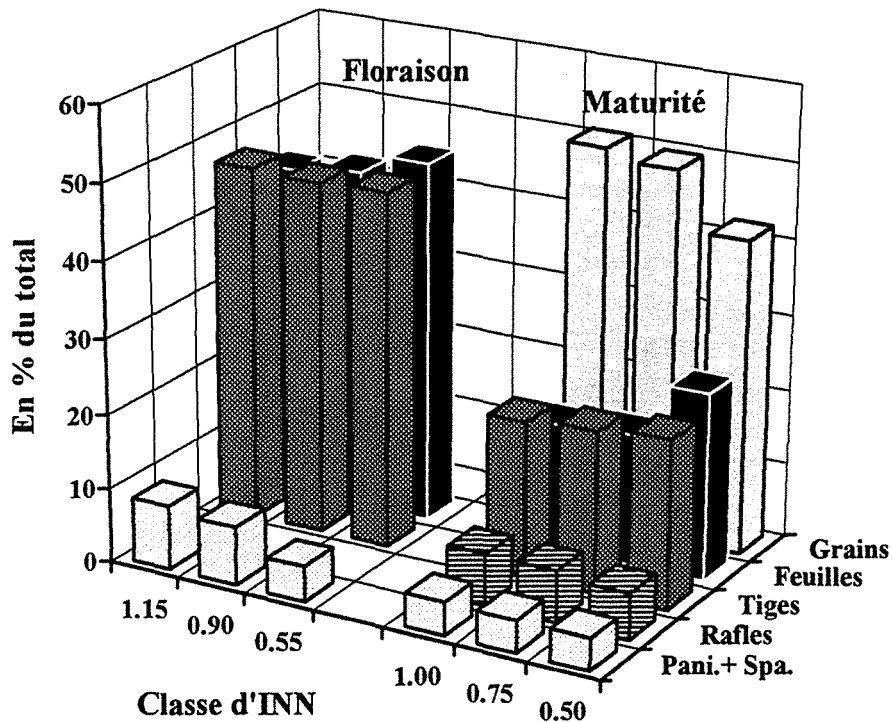
Quantité d'azote par organe (en kg/ha)



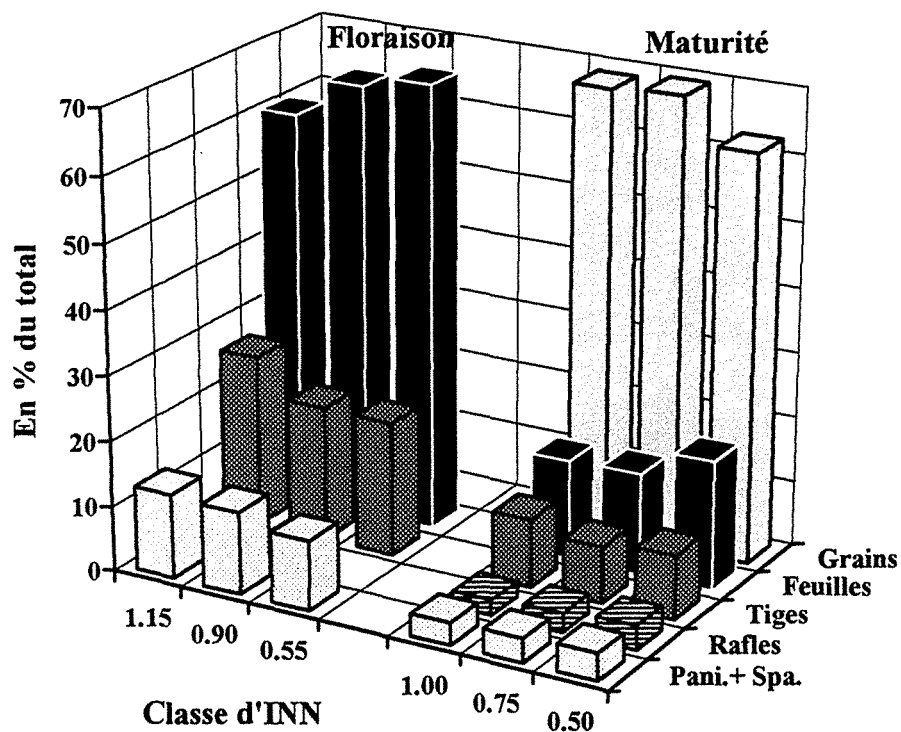
ANNEXE 4.2

Annexe 4.2b : Répartition de la quantité de matière sèche et d'azote par compartiments de la plante au stade floraison femelle et au stade maturité (en % du total des parties aériennes) en fonction de 3 classes d'indice de nutrition azotée : N non limitant (INN >1), déficience modérée (INN = 0,90 à la floraison et INN = 0,75 à maturité) et carence sévère (INN = 0,55 à floraison et INN = 0,50 à maturité). Chaque donnée est la moyenne de 3 années (avec 4 répétitions par année). Onard 1991-1993.

Répartition de la quantité MS par organe (en % du total)



Répartition de la quantité d'azote par organe (en % du total)



Annexe 5.1 : Mode opératoire du test nitrate plante sur maïs et problèmes rencontrés

- Prélèvement d'une dizaine de plante par placette. Dans les essais azote, on a travaillé avec 4 placettes (4 blocs) par traitement azoté. Les plantes sont sectionnées au niveau du sol (1er entre-noeud visible). On coupe ensuite la tige au niveau du 3ème entre-noeud de manière à conserver seulement le 2ème entre-noeud (débarrassé des gaines). Les échantillons sont conservés dans une glacière en attendant le retour au laboratoire. A noter que pour les prélèvements réalisés avant le stade 12-13 feuilles, les tissus sélectionnés correspondent à une pseudo-tige.
- l'heure de prélèvement se situe en cours de matinée. Des mesures pour suivre l'évolution de la concentration en nitrate au cours de la journée montrent de très faibles variations, largement inférieures aux variations entre les répétitions. D'autre part, si ce test doit être utilisé à grandes échelles, des prélèvements en cours de matinée sont plus compatibles à des suivis de groupes de parcelles par des techniciens.
- l'extraction des jus est réalisée par écrasement des entre-noeuds à l'aide d'une presse manuelle. Pour ceci, on prélève sur chaque tige, un disque de 1 à 2 cm d'épaisseur au milieu du 2ème entre-noeud. Les jus extraits correspondent donc à un mélange des liquides contenus dans le xylème, le phloème et les cellules constitutives de la tige.
- le dosage de la concentration des ions nitrates est réalisé soit par colorimétrie en flux continu soit par une technique rapide de dosage : bandelette Merck + colorimètre (Nitracheck de QuodMed ou RQflex de Merck). Les résultats sont exprimés en mg NO₃/l de jus extrait de la base des tiges (JBT - Justes, 1993)

Des malles sont actuellement commercialisées avec tout le matériel nécessaire pour effectuer ces opérations.

Les problèmes rencontrés avec cet outil sont les suivants :

- la variabilité importante entre les répétitions qui est due en grande partie à la variabilité de la répartition spatiale des nitrates dans le sol.
- il peut exister un différentiel très important selon le numéro d'ordre de l'entre-noeud de la tige, surtout avant les stades 14 feuilles. Sur le terrain, la sélection de l'entre-noeud n° 2 s'avère parfois délicate ce qui peut augmenter la variabilité entre répétition.
- le dosage des nitrates avec des bandelettes + réflectomètre donne un niveau de précision (5 à 10 %) acceptable pour une utilisation agronomique. Cependant, l'utilisation de rapport de dilution très élevé (1/20 ou 1/40) avec du matériel de terrain (seringues) va diminuer la précision pour les concentrations en nitrate très importantes.

Sur le plan statistique, une transformation de variable avec \sqrt{x} permet généralement de normaliser les distributions des résidus pour effectuer une analyse de variance permettant de comparer les teneurs en nitrate des JBT selon les différents traitements azotés. Globalement sur maïs, les coefficients de variation se situent entre 10 et 50 % (écart-types résiduels ≈ 500 mg NO₃/l). Toutefois, le différentiel de teneur en nitrate selon les traitements est très élevé. Cette variabilité pose un problème lorsque les concentrations sont voisines de la teneur utilisée comme seuil d'intervention. Des mesures répétées dans le temps (étude dynamique) permettent de maîtriser en partie cette difficulté.

**AUTORISATION DE SOUTENANCE DE THESE
DU DOCTORAT DE L'INSTITUT NATIONAL POLYTECHNIQUE
DE LORRAINE**

o o o

VU LES RAPPORTS ETABLIS PAR :

**Monsieur BONHOMME, Directeur de Recherche, INRA Thiverval
Grignon,**

Monsieur LEMAIRE, Directeur de Recherche, INRA Lusignan.

Le Président de l'Institut National Polytechnique de Lorraine, autorise :

Monsieur PLENET Daniel

à soutenir devant l'INSTITUT NATIONAL POLYTECHNIQUE DE LORRAINE,
une thèse intitulée :

**" Fonctionnement du maïs sous contrainte azotée,
détermination et application d'un indice de nutrition"**

en vue de l'obtention du titre de :

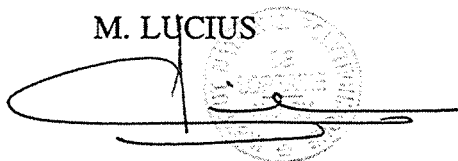
**DOCTEUR DE L'INSTITUT NATIONAL POLYTECHNIQUE DE
LORRAINE**

Spécialité : **"SCIENCES AGRONOMIQUES"**

Fait à Vandoeuvre le, **16 Mai 1995**

Le Président de l'I.N.P.L.,

M. LUCIUS



NANCY BRABOIS
2, AVENUE DE LA
FORET-DE-HAYE
BOITE POSTALE 3
F - 5 4 5 0 1
VANDŒUVRE CEDEX

*Service Commun de la Documentation
INPL
Nancy-Brabois*

Reproduction
Aquitaine Copie Service et Distribution
571, cours de la Libération
33400 TALENCE
tél : 56 37 34 49

Résumé

Fonctionnement des cultures de maïs sous contrainte azotée. Détermination et application d'un indice de nutrition. D. Plénet

Nos objectifs sont de déterminer la demande en azote des cultures de maïs et d'analyser l'impact de la contrainte azotée sur leur fonctionnement. Pour comparer différentes doses d'azote et le fractionnement des apports, nous avons étudié les cinétiques de croissance des cultures irriguées pendant 4 années dans le Sud-Ouest de la France.

Nous avons déterminé une relation allométrique critique entre la teneur en azote et la biomasse aérienne accumulée pour diagnostiquer le statut azoté du maïs. Nous définissons un indice de nutrition azotée (INN) pour étudier les effets des traitements azotés. Il est comparé à des techniques rapides de diagnostic comme le diagnostic foliaire ou un test nitrate plante.

Un modèle de croissance potentielle est élaboré à partir de nos résultats. Il décompose les processus de production en 3 grandes fonctions : installation du couvert foliaire, absorption et conversion du rayonnement solaire en biomasse, répartition des assimilats dans les racines et les épis. Il permet de simuler la croissance et de caractériser les indicateurs de fonctionnement dans leur état potentiel en fonction des températures et du rayonnement solaire.

En utilisant INN, nous avons quantifié les effets de la contrainte azotée sur les principales variables du modèle de croissance et sur les composantes du rendement. En 1991, des cinétiques d'utilisation des engrais marqués (^{15}N) sont comparées pour analyser les effets du fractionnement et des doses d'azote.

Nous proposons une modélisation de la demande critique en azote du peuplement et des transferts dans la plante. Des simulations de la croissance potentielle et de la demande en azote des cultures de maïs, en fonction d'études climatiques fréquentielles, permettront d'améliorer les recommandations de la fertilisation azotée pour préserver la qualité de l'environnement.

Mots-clefs : *Zea mays* L., diagnostic plante, teneur critique en azote, test nitrate plante, déficience azotée, demande en azote, couvert foliaire, coefficient de conversion du rayonnement solaire en biomasse, rapport matière sèche racinaire sur matière sèche aérienne, remobilisation d'azote, fertilisation azotée, fractionnement des apports d'engrais, ^{15}N , coefficient réel d'utilisation, composantes du rendement, modèle de croissance potentielle.