

PHYSIOLOGIE DU MAÏS

LE JEUNE MAÏS

est plutôt armé contre le froid



e L. Pizarrovecchia - Université de Liège

Le comportement de jeunes plants de maïs soumis pendant une semaine à un froid modéré a été comparé à celui de plants témoins soumis à une température « normale » (24°C le jour, 18°C la nuit).

L'analyse des réactions de jeunes plants de maïs à quelques jours d'un froid modéré révèle plusieurs mécanismes efficaces de lutte contre un stress froid. Autant de pistes pour les sélectionneurs, à cibler selon la durée présumée du froid.

Depuis les années 1970, les dates de semis du maïs ont été, en moyenne, avancées d'environ 20 jours. Cet avancement, permis par l'augmentation des sommes de températures, figure parmi les stratégies de maximisation des rendements nets⁽¹⁾ et d'esquive des risques de déficits hydriques en période de floraison. Le risque d'exposition à des températures froides en début de culture est donc accru.

De ce fait, la tolérance des variétés au froid en début de cycle est redevenue une préoccupation pour les évaluateurs de variétés d'ARVALIS-Institut du végétal, les chercheurs et les sélectionneurs. Or la caractérisation des variétés passe par la connaissance des processus de tolérance et par la mise au point de méthodes de phénotypage des variétés vis-à-vis de leur tolérance au froid au stade plantule.

De multiples stress froids

Au champ, les plantes peuvent être confrontées à plusieurs types de stress froid, selon l'intensité, la durée et le stade développemental auquel le froid intervient. Le projet⁽²⁾ d'ARVALIS, conduit en collaboration avec l'Université de Liège et l'INRA d'Estrées-Mons, s'est intéressé au froid d'intensité modérée et de durée assez courte tel que parfois subi au champ au printemps. Les hybrides de maïs étudiés, issus de lignées différenciées du point de vue de leurs comportements, ont été soumis pendant une semaine à des températures de 10°C le jour et 4°C la nuit au stade « 6 feuilles visibles », et suivis jusqu'au stade « 12 feuilles » puis comparés à une modalité témoin.

Ces stades foliaires ont été choisis afin de s'écarter des phases précoces très dépendantes de la qualité du lot de semences utilisé ainsi que de la

STRESS FROID : une reprise de croissance plus rapide après un arrêt total

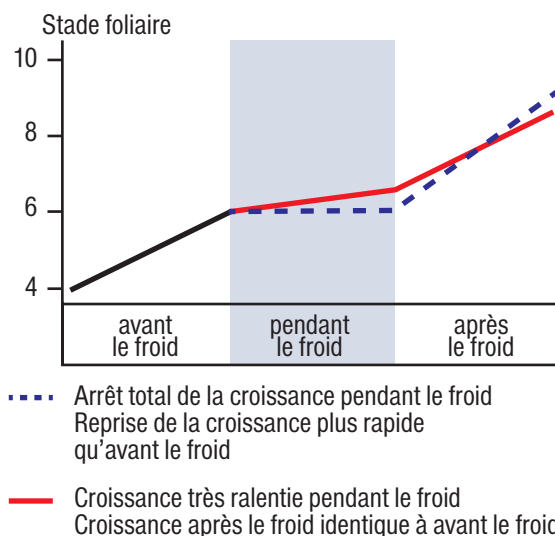


Figure 1 : Effet d'une semaine de froid sur la croissance de jeunes maïs au stade « 6 feuilles » (deux types de réactions).
Thèse ARVALIS – ULG – INRA de L. Riva-Roveda.

transition florale, caractérisée par la mise en place des organes reproducteurs. Les vitesses d'émergence et de croissance des feuilles, la biomasse mais aussi la photosynthèse ont été étudiées et mises en lien avec des analyses moléculaires et biochimiques.

Un arrêt de la croissance plus ou moins marqué

La croissance foliaire subit un arrêt quasi instantané lors de l'exposition au froid (figure 1). Au niveau cellulaire, cela se traduit par un arrêt de la division et de l'élongation des cellules. Cependant, chez certains génotypes, cet arrêt

est plus ou moins marqué. La reprise de la croissance après le stress est très rapide également ; il semblerait même qu'une plante qui a totalement stoppé sa croissance pendant le stress présente une meilleure reprise ensuite.

De façon assez surprenante, cet arrêt de la croissance des feuilles n'est pas corrélé, au niveau moléculaire, avec la répression de gènes impliqués dans la division cellulaire. L'expression de certaines protéines impliquées dans l'élongation cellulaire semble même activée. Ceci suggère une « mise en veille » des tissus pendant le stress froid, et une préparation de la machinerie cellulaire au retour de conditions plus favorables.

Au stade « 10 feuilles visibles », soit environ 10-15 jours après la fin du stress, la taille des feuilles 4, 5 et 6 a été mesurée. Les feuilles 5 et 6 n'avaient pas terminé leur croissance au moment du stress, et une diminution de leur longueur finale, faible mais significative, a été observée (de l'ordre de 9 %). En revanche, la feuille 4, qui était déjà ligulée (*encadré*), n'a pas vu sa longueur diminuer. Ces diminutions ont peu influencé la biomasse aérienne, également mesurée. Cependant, en augmentant la durée du stress à deux semaines, le froid a alors un effet négatif fort sur la biomasse aérienne, puisque plus de 30 % est perdue au stade « 10 feuilles visibles ».

Les hybrides répondent différemment au froid

Pendant le froid, le métabolisme de toute la plante est ralenti, et les activités enzymatiques baissent fortement. On observe notamment une accumulation de sucres dans les feuilles matures (figure 2), qui ne sont plus assez consommés par la plante. Concrètement, après le stress froid, les feuilles sont moins longues mais plus lourdes.



Le rougissement des feuilles est un système de protection efficace contre le stress lumineux associé au froid.

Il s'avère que l'hybride de maïs qui avait un arrêt de croissance plus marqué pendant le froid ainsi qu'une meilleure reprise était aussi celui qui accumulait le plus de sucres, tous les paramètres photosynthétiques étant identiques ou non discriminants par ailleurs. Les sucres accumulés en plus grande quantité auraient donc été utilisés pour permettre une meilleure reprise de la croissance après le stress.

La photosynthèse est affectée négativement par le stress froid, comme l'indiquent de nombreux marqueurs. Certains marqueurs sont exploitables au champ, comme le rapport Fluorescence variable/Fluorescence maximale, qui permet d'estimer la capacité photosynthétique des feuilles matures à l'aide d'un fluorimètre. Une diminution nette du rapport Fv/Fm s'observe dès le 3^e jour de stress. Toutefois, le niveau du marqueur Fv/Fm revient à la normale 7 jours après le stress.

Au niveau pigmentaire, une baisse de la quantité de chlorophylle est visible à l'œil nu au champ par la chlorose des feuilles.

Si le froid est accompagné d'une forte luminosité, un rougissement des feuilles apparaît, caractéristique de l'accumulation de pigments photoprotecteurs comme les anthocyanes.

La machinerie photosynthétique des hybrides de maïs étudiés est donc globalement bien adaptée au froid modéré en début de culture.

Des indicateurs de comportement au froid

Aucun des indicateurs de réponse au stress par le froid étudiés n'est, à lui seul, prédictif du comportement au champ des hybrides analysés. En effet, alors que certains hybrides arrêtent leur développement durant le froid, ils compensent par un fonctionnement très efficace lors du retour de conditions plus clémentes.

Ces résultats montrent l'intérêt de s'intéresser aux différents processus emboîtés qui s'enchaînent

SUCRES : leur accumulation favoriserait la reprise de la croissance

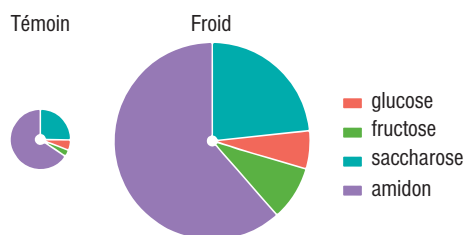


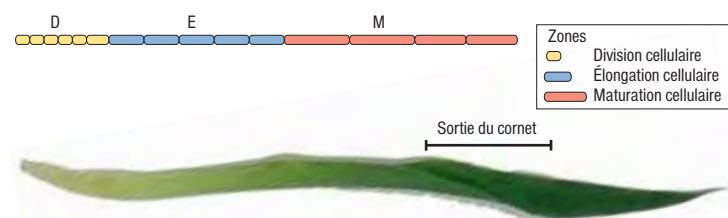
Figure 2: Dosage des sucres solubles et de l'amidon dans la 4^e feuille à la fin du froid, comparé au témoin. Le rayon des disques est proportionnel à la quantité de sucres par unité de surface. (Thèse ARVALIS- ULG - INRA de L. Riva-Roveda.)

La croissance de la feuille de maïs

La feuille de maïs en développement subit des modifications morphologiques et physiologiques qui s'étalent de sa base à sa pointe. À la base de la feuille se trouve une zone où les divisions cellulaires sont très nombreuses. Après cette zone, le nombre de divisions diminue pour laisser place à l'élongation des cellules. À la sortie du cornet, une zone de maturation photosynthétique se met en place et aboutit jusqu'à la pointe à la zone mature de la feuille. Le froid influence les processus qui interviennent tout le long de ce gradient de développement.

Lorsque la feuille est ligulée*, sa croissance est terminée. La feuille comporte alors en trois parties : la gaine, permettant la formation de la tige, le collet, comprenant la ligule et donnant l'angle de courbure de la feuille, et le limbe, qui participe majoritairement à la photosynthèse. Cette morphologie s'avère très pratique pour réaliser des prélèvements.

(* La ligule est la membrane située à l'articulation du limbe et de la tige.



Le gradient de développement de la feuille de maïs permet une étude fine des effets du froid à différents niveaux : macroscopique, cellulaire, moléculaire et biochimique.

© L. Riva-Roveda - Université de Liège

pour maximiser l'adaptation du maïs au froid aux stades jeunes. Une connaissance plus fine de ces stratégies présenterait aussi un avantage en matière de profil de variétés à recommander vis-à-vis du froid en début de cycle. Il faut en effet privilégier les profils de variétés à arrêt de croissance plus marqué pendant un stress court mais ayant une reprise plus efficace avec le retour de températures plus élevées. Toutefois, en cas de scénarios de stress froid plus durable, il serait préférable de privilégier des génotypes capables de conserver un certain taux de croissance pendant la période froide afin de minimiser les réductions de biomasse et d'indice foliaire.

La connaissance de ces propriétés, difficiles à caractériser en routine, doit toutefois être relativisée avec les autres facteurs limitants du rendement du maïs tout au long du cycle.

(1) Rendement net : rendement pondéré par les coûts de séchage.
 (2) Projet de recherche initié par ARVALIS et mené en collaboration avec Claire Périlleux (Laboratoire de Physiologie Végétale, Université de Liège) et Catherine Giauffret (UMR Stress Abiotiques et Différenciation des Végétaux cultivés, INRA Estrées-Mons).

Laëtiti Riva-Roveda - laeti.rr@gmail.com
 Université de Liège

Brigitte Escale - b.escale@arvalisinstitutduvegetal.fr

Josiane Lorgeou

ARVALIS-Institut du végétal