"Le Sélectionneur Français" 2000 (51), **53-66**

TENEUR CRITIQUE EN AZOTE CHEZ LE MAÏS : INTERET POUR CARACTERISER LA DYNAMIQUE DE PRELEVEMENT ET LE FONCTIONNEMENT DES PLANTES.

Daniel PLENET [(1)] , Philippe DESVIGNES [(2),] Gilles LEMAIRE [(3)]

(1) : INRA, Plantes et Systèmes de Culture Horticoles, Domaine St Paul, Site Agroparc, 84914 Avignon cedex 9
(2) AGPM, Responsable fertilisation et environnement, Station expérimentale, 91720 Boigneville,
(3) INRA, Ecophysiologie des Plantes Fourragères, 86600 Lusignan

INTRODUCTION

De nombreuses études montrent que la teneur en azote total (%N) dans les parties aériennes des plantes diminue durant le cycle végétal en situation de peuplement. Ceci est le résultat de 2 processus : (i) l'auto-ombrage des feuilles qui induit une répartition non uniforme de la teneur en N des feuilles (les feuilles éclairées du sommet ont une teneur en N plus élevée que les feuilles ombrées situées à la base de la tige) et (ii) l'augmentation de la proportion de tissus de soutien (structure) et de stockage qui ont généralement une teneur plus faible que les tissus métaboliquement très actifs.
Quand la diminution de la teneur en N est exprimée en fonction du temps, on observe des cinétiques de dilution très différentes selon les conditions de croissance pour une même variété. Lemaire et Salette (1984)ont montré en situation non limitante en azote que la teneur en azote dans les fourrages était liée à la quantité de matière sèche aérienne accumulée selon la relation :

$$\%N = \alpha\ (MSA)^{-\beta} \qquad (1)$$

où MSA est la quantité accumulée de matière sèche aérienne (en t/ha) et %N est la teneur en azote totale des parties aériennes (en g N/100 g de matière sèche). Le coefficient α représente la teneur en N des plantes pour 1 t/ha de MSA accumulée et le coefficient β caractérise la manière dont %N décroit au cours de la croissance.
Cette relation peut être transformée en multipliant les 2 termes de l'équation (1) par MSA. On obtient une relation entre la quantité d'azote prélevée par les parties aériennes (QN, en kg N/ha) et la quantité de matière sèche accumulée (MSA, en t/ha) :

$$QN = 10\alpha\ (MSA)^{1-\beta} \qquad (2)$$

Où le coefficient 10α représente la quantité de N accumulée dans les parties aériennes pour un niveau de production de 1 t MSA/ha (le facteur 10 convertit le résultat en kg/ha) et 1 – β est le facteur d'allométrie entre QN et MSA dans les parties aériennes de la plante.
L'intérêt de cette équation est de relier la dynamique du prélèvement de l'azote à la dynamique de la croissance des peuplements cultivés.
Des travaux antérieurs ont montré qu'il existe généralement, pour une espèce végétale donnée et quelles que soient les conditions expérimentales, une relation critique %N – MSA (souvent appelée courbe critique de dilution). Lorsque la teneur est en-dessous de la courbe critique, l'azote est le facteur limitant pour la croissance en matière sèche. La relation critique %N – MSA peut donc être utilisée pour construire un outil de diagnostic du statut azoté des cultures. Cependant, pour pouvoir établir des diagnostics précis et fiables, il est nécessaire de

déterminer très précisément la relation critique %N-MSA pour chaque culture et dans établir le domaine de validité. Des relations critiques ont été établies pour les graminées fourragères (Lemaire et Salette, 1984 ; Duru et al, 1997), le blé (Justes et al, 1994), les protéagineux (Ney et al, 1997), le colza (Colnenne et al., 1998), etc. Nous présentons dans cet article la relation critique %N – MSA pour les cultures de maïs (Plénet, 1995 ; Plénet et Cruz, 1997 (maïs et sorgho) ; Plénet et Desvignes, 2000), son domaine de validité et les informations écophysiologiques qu'il est possible de dégager sur la dynamique du prélèvement d'azote par le maïs (Plénet et Lemaire, 1999).

1. MATERIELS ET METHODES

La relation critique %N-MSA a été établie avec les données provenant de 5 expérimentations réalisées dans le Sud-Ouest de la France avec la variété Volga. Pour valider cette relation critique, nous avons mis en place et utilisé les données de 17 essais N réalisés par différentes structures techniques (AGPM, ITCF, Lycée,…) dans différentes régions en utilisant 3 variétés (Volga, Furio, Déa). Le nombre de doses d'azote varie suivant les essais (3 à 6 doses). Dans chaque expérimentation, 1 ou 2 doses sont considérées comme non limitantes, alors que les autres doses doivent devenir limitantes pour la croissance du maïs à différents stades de la culture. Sur chaque essai, la dose optimale d'azote (N_{opt}) permettant d'obtenir le rendement maximal en grains a été déterminée par analyse statistique. Nous avons aussi vérifié statistiquement que cette dose optimale vis-à-vis du rendement grains était non limitante pour la croissance en biomasse des plantes tout au long du cycle de culture (les traitements recevant 40 ou 50 kg N/ha supplémentaire au traitement N_{opt} ne conduisent pas à une augmentation significative (au seuil de 10%) de la production en biomasse ou du rendement grain). L'engrais (ammonitrate) est apporté en 2 fois : 30 à 50 kg N/ha au semis, le reste de la dose au stade 6 à 8 feuilles du maïs. Les dispositifs expérimentaux sont des essais avec 3 à 4 blocs et chaque parcelle expérimentale est constituée au minimum de 12 rangs de maïs de 10 à 20 m de long. Chaque essai est conduit avec les techniques optimales conseillées localement pour obtenir le rendement potentiel (pas de facteur limitant autre que N). Les essais sont tous irrigués pour éviter une interaction azote - eau dans cette première phase d'étude. Pour déterminer la production en biomasse aérienne et la teneur en N de la plante, des prélèvements de plantes (12 à 15 plantes collectées sur des micro-placettes de 2 mètres de long dans chaque parcelle élémentaire) sont réalisés tous les 7 à 14 jours entre la levée et le stade floraison femelle. Des mesures ont aussi été réalisées 2 à 4 fois entre la floraison et le stade ensilage dépassé (35 % MS dans les parties aériennes) ou la maturité des grains. Les plantes sont coupées au ras du sol, pesées en frais, séparées en 2 compartiments si nécessaire (organes végétatifs et épis, à partir de la floraison), broyées en frais et une aliquote est passée à l'étuve (80 °C) pendant 72 h pour déterminer le % d'humidité. Après séchage, l'échantillon est broyé en fine poudre et la teneur en azote total est déterminée par un laboratoire spécialisé. Sur les essais utilisés pour construire la relation critique (5 essais), la surface des feuilles a été mesurée à chaque date de prélèvement de plantes pour établir l'indice foliaire (m² de feuilles/m² de sol). Le rendement en grains est mesuré à maturité sur 1 ou 2 rangs de 8 à 10 m de long, et une aliquote est prélevée pour déterminer les composantes du rendement.

2. DETERMINATION DE LA RELATION CRITIQUE %N – MSA

2.1 Teneur critique en azote

A partir des données collectées sur les 5 essais, nous avons utilisé une procédure statistique précise pour sélectionner les données et calculer la teneur critique $\%N_{crit}$ à différentes dates de mesures (se reporter à Plénet et Lemaire, 1999). Cette procédure repose sur le concept de la

teneur critique en azote dans une plante ($\%N_{crit}$) définie comme la teneur minimale en azote dans la plante permettant d'assurer la croissance maximale de la culture à un instant donné. A partir des 49 dates de mesures disponibles sur les 5 essais, nous avons obtenu 26 points critiques (17 valeurs pour la période 9 feuilles visibles à la floraison : 0.95 à 12.5 t MSA/ha et 9 valeurs pour la période post-floraison au stade ensilage : 13.4 à 26.0 t MSA/ha).

2.2 Relation critique %N-MSA

A partir de ces 26 valeurs de $\%N_{crit}$ (figure 1), nous avons utilisé une procédure de régression non linéaire pour calculer les paramètres du modèle correspondant à l'équation (1) en réalisant les calculs sur différentes périodes (levée-floraison, levée-floraison + 25 jours, levée-stade ensilage). Les ajustements sont excellents sur la période 9 feuilles visibles – floraison + 25 jours (99% de la variance expliquée par le modèle).

L'introduction des données observées du stade floraison + 25 jours au stade ensilage provoque une légère distorsion dans la répartition des résidus, même si les paramètres du modèle ne sont pas statistiquement différents. Sur la période levée – stade 10 feuilles visibles, du fait du protocole expérimental, nous avions peu de données disponibles. Cependant, en dessous de 1 t MSA/ha (10 feuilles visibles approximativement), la compétition pour la lumière est réduite. Lemaire et Gastal (1997) ont démontré que la diminution de la teneur en N dans les plantes isolées était très faible. Aussi, nous avons considéré en première approximation, que $\%N_{crit}$ demeure constant sur cette période et est égale à 3.4 %. Cette valeur est cohérente aux données de la littérature.

Ainsi, pour les cultures de maïs, la relation critique %N – MSA peut être décrite par les 2 équations (figure 2) :

De 0 à 1 t MSA/ha : $\%N_{crit} = 3.40$

(levée au stade 10 feuilles environ)

De 1 à 22 t MSA/ha $\%N_{crit} = 3.40\ (MSA)^{-0.37}$ (3)

(10 feuilles visibles à floraison + 25 jours environ)

2.3 Validation de la relation critique %N-MSA

Les données de 17 essais azote ont été utilisées pour tester la validité de cette relation critique. Les données ont été séparées en 2 groupes grâce à des analyses statistiques effectuées sur chaque essai et pour chaque date de mesures : (i) déficient en N quand la biomasse aérienne du traitement considéré était significativement inférieure (au seuil de 10%) de la biomasse aérienne mesurée sur le traitement N_{opt} et (ii) non déficient en N quand MSA n'était pas significativement différent du traitement N_{opt}. La figure 2 montre les résultats de cette analyse pour les variétés Volga, Furio et Déa. Les groupes déficients (symbole vide sur la figure) et non-déficients (symbole plein) sont bien discriminés par la courbe critique pour toutes les variétés.

Ces résultats valident donc la relation critique %N – MSA pour des maïs cultivés dans des conditions expérimentales (3 génotypes) et pédo-climatiques assez larges. Le domaine de validité du modèle est compris entre 0 et 22 t MSA/ha (levée au stade floraison + 25 jours). Cependant, le modèle peut être extrapolé avec certaines précautions jusqu'au stade ensilage ou maturité pour une utilisation de type diagnostic du statut N des plantes.

La figure 2 montre aussi la très large variabilité de la concentration en azote qui peut être observée pour une biomasse donnée. Deux courbes enveloppes ont été calculées :

$\%Nmin = 2.05\ (MSA)^{-0.56}$

$\%Nmax = 6.30\ (MSA)^{-0.42}$

Pour une biomasse donnée, la teneur en azote d'une plante de maïs peut donc varier de ± 70 % autour de la teneur critique.

2.4 Indice de nutrition azotée (INN)

Grâce à la relation critique %N – MSA, il est donc possible de connaître, pour chaque stade de croissance de la culture (donné par le niveau de production en biomasse aérienne), la teneur critique en azote c'est à dire la teneur au-dessous de laquelle la croissance de la plante va être affectée. Lemaire et al. (1989) et Justes et al (1993) ont proposé l'indice de nutrition azotée (INN) :

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

où $\%N_{obs}$ correspond à la teneur en N mesurée dans les parties aériennes pour une biomasse mesurée (MSA_{obs}) sur une parcelle donnée et $\%N_{crit}$ correspond à la teneur critique en N calculée avec la relation critique %N-MSA pour le même niveau de biomasse (MSA_{obs}).

L'indice est voisin de 1 quand la teneur en N est optimale. La nutrition azotée est non limitante voire excessive quand INN est supérieure à 1. La croissance est réduite quand INN < 1. Cet indice permet de quantifier l'intensité du stress azoté et rend possibles les comparaisons entre différents sites et niveaux de nutrition azotée. A titre d'exemple, la figure 3 montre les différents statuts azotés obtenus avec des doses d'azote identiques sur une même parcelle pour 2 années. Cette observation montre la difficulté d'interpréter et d'extrapoler les résultats des essais « dose d'azote » quand on n'utilise pas d'indicateurs du statut N des plantes.

2.5 Relations entre INN et certaines variables de fonctionnement du maïs

Pour étudier l'effet de la fertilisation azotée sur le maïs on peut utiliser une méthode simple d'analyse de la croissance du végétal développée par Monteith (1977). Les différences de production de MS sont expliquées par la quantité de rayonnement absorbée (PARa) par la culture (qui est fonction de l'indice foliaire) et la conversion de ce rayonnement absorbé en biomasse (RUE : Radiation Use Efficiency). Les variables de fonctionnement du couvert peuvent être exprimées en valeur relative i.e. le rapport entre leur valeur à chaque niveau de fertilisation azotée et la valeur potentielle caractérisée par le traitement non limitant en azote. Ceci élimine les informations spécifiques aux sites et aux années. Ces variables de fonctionnement sont étudiées en fonction du statut azoté du couvert, déterminé par l'INN.

A titre d'exemple, la figure 4 montre les relations entre INN et 3 variables : indice foliaire, PAR absorbé et le coefficient de conversion du rayonnement en biomasse (Plénet, 1995 : maïs cv Volga, 4 années d'expérimentation). La relation entre l'indice foliaire relatif (IF/IFmax) et INN indique un fort effet de la déficience sur la mise en place du couvert foliaire. D'autant plus que la déficience en N ne pouvait pas s'installer très précocement (seulement à partir du stade 9-10 feuilles). Par contre, dans ces conditions expérimentales, la contrainte azotée a peu d'effet sur la quantité de PAR absorbée par la culture. Ceci est lié à l'utilisation d'une variété tardive ayant un IF potentiel de 6 m2 feuilles/m2 sol au stade floraison. L'interception du PAR augmentant très faiblement dès que le LAI est voisin de 3, la réduction de près de 30 % de LAI à la floraison a donc peu d'influence sur PARa. Les résultats seraient sans doute très différents avec des variétés précoces à IFmax voisin de 3 ou 4. La contrainte azotée intervient très fortement sur la RUE. A titre d'exemple, dans nos conditions expérimentales, RUEmax est de 4.40 g MSA/MJ sur la période comprise entre le stade 15 feuilles et la floraison femelle. Une forte contrainte azotée (INN = 0.60) réduit RUE de 45-55 % (RUE = 2.0-2.5 g MSA/MJ. Ainsi, dans nos conditions expérimentales, les très fortes diminutions de production de biomasse aérienne (jusqu'à 50 %) observées sous contrainte azotée sont essentiellement liées à la réduction du coefficient de conversion du rayonnement en biomasse. La figure 4 montre aussi la réaction des composantes du rendement à la déficience en N. Une contrainte azotée modérée (0.7<INN<1.0) affecte avec la même intensité le nombre de grains m-2 et le poids moyen d'un grain. Lorsque la nutrition est très limitante (INN<0.7), la très forte réduction du rendement s'explique surtout par une très forte régulation au niveau du nombre de grains m^{-2}.

3. DEMANDE CRITIQUE EN AZOTE DU MAÏS

3.1 Relation entre la quantité prélevée d'azote et la biomasse aérienne

A partir de la relation (3), il est possible de calculer la relation entre la quantité critique d'azote prélevée (QN_{crit}) et la biomasse aérienne accumulée (selon l'équation 2) :

$$QN_{crit} = 34\ (MSA)^{0.63} \qquad (4)$$

Avec QN_{crit} en kg N/ha et MSA en t/ha. Le coefficient 34 correspond à la quantité d'azote nécessaire pour produire la première tonne de biomasse (en kg N/ha). Le coefficient 0,63 (= 1 – 0.37) représente le ratio entre le taux relatif d'accumulation d'azote dans les parties aériennes et le taux de croissance relative. La relation critique QN_{crit}-MSA est présentée figure 5. La dérivée de cette relation, si on ne tient pas compte du système racinaire (cf § suivant), correspond à la « demande critique », c'est à dire à la quantité de N strictement nécessaire pour la fabrication de chaque nouvelle unité de matière sèche. Le prélèvement de N n'est pas proportionnel à la biomasse accumulée car, au fur et à mesure que la plante se développe, elle met en place de plus en plus de tissus de soutien (la proportion de compartiments métaboliquement actifs diminue par rapport aux compartiments structuraux et de stockages d'assimilats comme les grains) et optimise sa répartition de l'azote par rapport à l'éclairement. Dans cette même figure, nous avons reporté les quantités d'azote prélevées observées (QN_{obs}) dans les traitements N_{opt} au cours de 4 années (1990 à 1993) sur un essai réalisé à Onard (40). A partir du stade floraison, nous avons représenté aussi la quantité de N présente dans les organes végétatifs ($QN_{vég}$) et dans les épis ($QN_{épi}$). Les données de QN_{obs} qui correspondent à la dynamique de prélèvement de l'azote observée pour obtenir le rendement grain maximal dans nos conditions expérimentales, ont été ajustées avec une courbe exponentielle asymptotique :

$$QN_{obs} = 270\ (1 - e^{-0.105\ MSA})$$

Avec R^2=0.99, ddl=27 et un domaine de validité de 0 à 26 t MSA/ha.

L'analyse de la courbe QN_{crit} sur la figure 5 montre que l'extrapolation de l'équation 4 à des valeurs plus grandes que 23 t MSA/ha pose un problème parce que ce modèle n'est pas asymptotique. La limite d'utilisation de cette équation a été fixée au stade floraison + 30 jours (QN_{crit} = 250 kg N/ha, MSA = 24 t/ha). Après cette date, l'absorption de N dans le sol est négligeable et le remplissage des épis est essentiellement assuré par la remobilisation de l'azote des feuilles et des tiges (voir § suivant).

Une analyse des processus sous-jacents à ces courbes QN_{crit} et QN_{obs} est présentée dans les paragraphes qui suivent en séparant les périodes de croissance végétatives et reproductrices.

3.2 Période de croissance végétative : relation avec la mise en place de la surface foliaire

Durant la période de croissance végétative (levée au stade floraison), la mise en place de la surface foliaire joue un rôle majeur dans la dynamique de prélèvement d'azote par le maïs. A titre d'exemple, la figure 6 présente la relation entre l'indice foliaire (IF) et la quantité prélevée de N sur 4 essais (Onard, 1990 à 1993) durant la période de croissance comprise entre la levée et 1 semaine avant la floraison femelle (stade où IF maximum est atteint). Au cours de cette période, QN est relié linéairement à l'indice foliaire :

$$QN = 28.9\ IF$$

où QN est la quantité prélevée d'azote par les parties aériennes du maïs (kg N/ha) et IF est l'indice foliaire (m² feuilles/m² sol), n= 23, R^2=0.98.

Il faut donc en moyenne 29 kg N/ha pour mettre en place l'ensemble des organes du maïs pour chaque augmentation de 1 unité de IF. Cette relation n'est cependant établie que pour la variété Volga (à confirmer sur d'autres variétés). Après le stade 1 semaine avant la floraison femelle, le prélèvement d'azote n'est plus lié à la mise en place de la surface foliaire (toutes

les feuilles sont développées), mais va être essentiellement fonction de la croissance des parties reproductrices (épi et organes qui l'entourent comme les spathes). Dans les traitements déficients en azote, la relation entre QN et IF est fonction de l'intensité du stress N. En 1990, la déficience en N est modérée : QN est lié à IF avec une pente similaire à celle observée dans le traitement N_{opt}. Pour les autres années, la déficience en N est forte et la quantité prélevée de N par le maïs se situe à 10 kg N /IF quand IF est supérieure à 1.5.

3.3 Période de croissance reproductrice

a) Répartition de l'azote dans les différents organes du maïs et remobilisation

Du stade floraison au stade maturité des grains, la biomasse aérienne est constituée de 2 grands compartiments : organes végétatifs (feuilles, tiges, etc.) et les organes reproducteurs (épis avec grains). Le tableau 1 montre la répartition de la matière sèche et de l'azote dans les plantes de maïs à 3 stades de croissance : floraison femelle, floraison + 28 jours et stade ensilage dépassé (35 % MS dans la plante). Ces valeurs sont des moyennes obtenues sur la variété Volga (essai Onard, 5 années de mesures). Des estimations sur le système racinaire (matière sèche racinaire, MSR et quantité N dans les racines, QN_{rac}) ont été réalisées pour ces 3 stades en utilisant le modèle que nous avons établi dans les mêmes conditions expérimentales avec la variété Volga (Plénet, 1995). On constate qu'en moyenne le rapport MSR/MSA est de 20 % à la floraison et de 10 % au stade ensilage et que le rapport $QN_{rac}/QN_{\text{parties aériennes}}$ est de 16 % à la floraison et de 9 % au stade ensilage. Ces chiffres confirment quelques données de la littérature obtenues avec d'autres variétés et justifient la formule généralement retenue pour évaluer le prélèvement total d'azote d'une culture de maïs à maturité à partir des mesures réalisées sur les parties aériennes (PA) :

$$QN_{total} = QN_{PA} + 10\% * QN_{PA}.$$

A la floraison, la quantité de N dans les parties aériennes représente 190 kg N/ha (76 % du total prélevé au stade ensilage par PA). Si on intègre le système racinaire, les 220 kg N/ha prélevés au stade floraison correspondent à environ 80 % du total prélevé en fin de cycle. Au stade floraison + 28 jours, la culture a prélevé 96 % (sans les racines) à 99% (avec les racines) de l'azote prélevé au stade ensilage. Durant cette période, la quantité de N qui va dans les épis est en moyenne de 173 kg N/ha (pour un rendement épi de 14 t/ha). La remobilisation « apparente » d'azote des organes végétatifs et des racines vers l'épi représente 122 kg N/ha ((190+31) – (77+22)) et 51 kg N/ha proviennent du prélèvement dans le sol (272-221) au cours de cette période. Ainsi, 70% de l'azote des épis provient de la remobilisation. A noter que l'intensification des processus de remobilisation de N à partir du stade floraison + 28 jours (70 kg N sont exportés des feuilles + tiges vers l'épi entre floraison + 28 jours et le stade ensilage) réduit progressivement les capacités d'assimilation du carbone par les feuilles (l'activité photosynthétique est fortement dépendante de la teneur en N des feuilles) et donc les quantités d'assimilats qui servent au remplissage des grains. La compétition entre ces 2 grands processus métaboliques (remobilisation de N qui améliore l'efficience de l'utilisation du N par la plante et la photosynthèse qui génère la source en carbone pour le remplissage des grains), ainsi que la sensibilité de ces mécanismes aux conditions du milieu, expliquent sans doute les différences importantes observées entre génotypes dans l'efficience de l'utilisation de l'azote (quantité de matière sèche produite par unité d'azote absorbé).

b) Dilution de l'azote dans les épis de maïs

A partir des données observées sur les traitements N_{opt} pendant la période de remplissage des grains de maïs dans les essais Onard (1990 à 1993), nous avons calculé la relation entre la teneur en N optimale ($\%N_{opt,épi}$, en g N/100 g épi) et la quantité de matière sèche accumulée dans les épis ($MS_{épi}$, en t/ha) (figure 7) :

$$\%N_{opt,épi} = 2.30\ (MS_{épi})^{-0.25}$$

(n=18, R^2=0.97, pour $MS_{épi}$ compris entre 0.36 et 15.0 t/ha).
La teneur en N dans les épis diminue très rapidement au cours de la période de croissance des jeunes épis qui correspond à la phase de la croissance en volume (phase de latence, de la floraison femelle à la floraison + 20 jours) c'est à dire à la période de division et d'expansion cellulaire (de 3 % Népi pour 0.1 t $MS_{épi}$/ha à 1.6 % $N_{épi}$ pour 4 t $MS_{épi}$/ha). Après cette date, $\%N_{épi}$ décroit lentement de 1.6 %N ($MS_{épi}$ = 4 t/ha) à 1.2 % N ($MS_{épi}$ = 15 t/ha). En moyenne, 14 kg N/ha sont donc alloués à l'épi pour chaque tonne de matière sèche accumulée dans l'épi au cours de la période de remplissage des grains par de l'amidon.
En parallèle, durant la croissance des épis, la teneur en N des organes végétatifs diminue. Cette diminution est d'abord lente jusqu'au stade floraison + 30-32 jours (quantité de $MS_{épi}$ = 8 à 9 t/ha), puis s'accélère. A maturité, $\%N_{vég}$ se situe vers 0,6-0,7 % N. Ainsi, du stade floraison au stade floraison + 28 jours environ, la dilution de la teneur en N dans la plante entière, qui suit la même loi que celle observée avant la floraison (équation 3), correspond à la résultante des différentes cinétiques de N dans les différents compartiments de la plante.

c) Azote de réserve

La comparaison des courbes QN_{crit} et QN_{obs} vers le stade floraison (figure 5) montre que dans nos conditions expérimentales (4 années), la culture a prélevé 30 kg N/ha de plus que ce qui lui est strictement nécessaire pour assurer la vitesse de croissance maximale au cours de cette période. L'apport des engrais azotés en début de cycle (forte augmentation de la disponibilité de N minéral dans le sol) conduit sans doute à une absorption d'azote en excès par rapport aux besoins stricts de la plante. Cet azote peut être considéré comme un pool de réserve. Dans de nombreux cas testés, la disponibilité en N dans le sol vers la fin du cycle végétal était généralement insuffisante par rapport à la demande de la plante. La « consommation de luxe » temporaire permet donc à la culture d'atteindre son potentiel de croissance lorsque l'azote du sol devient limitant. Ces observations des différences de cinétiques QN_{crit} et QN_{obs} ont pour le moment été réalisées essentiellement sur des sols « légers » (sol sableux du Sud-Ouest). Les cinétiques de minéralisation de l'azote organique dans d'autres conditions pédo-climatiques peuvent modifier ce « schéma » (apports importants d'amendement organique conduisant à une minéralisation plus tardive de N,….). Toutefois pour confirmer ces observations, nous avons analysé sur le réseau d'essais de cette étude, les relations entre le rendement grains et les valeurs de INN mesurées au stade floraison (tableau 2). Le rendement optimal (qui permet de définir la dose N optimale en azote : N_{opt}) est obtenue avec un INN = 1.22 (moyenne sur 17 essais). Un apport supplémentaire de 50 kg N/ha par rapport à N_{opt} ne provoque pas d'augmentation significative de rendement, même si INN est augmenté au stade floraison (INN=1.31). Par contre, en moyenne, on observe une diminution du rendement grains quand INN est en dessous de 1.2 (perte moyenne et significative de rendement de 11.5 q/ha pour des INN floraison = 1.10 ; pertes de 29 q/ha quand INN floraison = 0.89). Le diagnostic du statut azoté des cultures de maïs durant la période de croissance végétative doit donc intégrer la nécessité de constituer un pool d'azote de réserve (jusqu'à 30 kg N/ha, ce qui correspond approximativement à un INN=1.2 pour une MSA=12 t/ha au stade floraison). En effet les apports d'engrais en cours de saison ne sont pas possibles sur les cultures de maïs après le stade 12 feuilles (date limite de passage d'un tracteur conventionnel), exception faite des possibilités d'apport avec l'eau d'irrigation dans certaines situations (pivot,…). A noter que cet azote de réserve est important puisque cela est équivalent à un rendement de 21 q/ha (poids sec) si on considère que la teneur en N des grains de maïs est en moyenne de 1.4 % N.

CONCLUSION

La relation critique %N – MSA pour les cultures de maïs a été déterminée en utilisant une procédure précise pour sélectionner les teneurs critiques en N. Cette relation d'allométrie est en accord avec des modèles biologiques théoriques de fonctionnement des plantes ce qui renforce son intérêt pour une utilisation comme outil de diagnostic du statut azoté des peuplements de maïs. Elle a aussi le grand avantage de lier la dynamique de prélèvement de l'azote à la dynamique de croissance qui correspond à la demande. Actuellement, les modèles de croissance des plantes deviennent de plus en plus précis : il est donc possible de réaliser un diagnostic à un instant donné sur l'état de croissance de la culture par rapport au potentiel de croissance permis par les conditions pédo-climatiques (diagnostic de la croissance accumulée qui correspond à l'axe X de la relation %N – MSA). La relation critique %N – MSA fournit un indicateur fiable sur le statut N des plantes (axe Y). L'utilisation de cette relation critique doit permettre d'affiner les références locales pour une meilleure gestion de la fertilisation azotée. La réalisation pratique d'une mesure de l'indice de nutrition azotée dans une parcelle agricole est cependant assez lourde (détermination précise de la biomasse aérienne, de la teneur en N de la plante entière,…). Cette méthode doit donc être considérée, pour le moment, comme la méthode de diagnostic de référence (méthode bien validée, basée sur l'ensemble des compartiments N de la plante, reposant sur des lois « écophysiologiques »,…) pouvant être utilisée dans des expérimentations réalisées par les instituts techniques et les organismes de développement pour augmenter les possibilités d'interprétation et d'extrapolation des résultats des réseaux d'essais mis en place pour construire les références régionales. Cette relation critique doit aussi servir de référence pour mettre au point des outils de diagnostic plus rapides et plus simples à mettre en œuvre, utilisable par les agriculteurs, pour faire un diagnostic instantané de la culture (comme par exemple JUBIL® INRA ITCF AGPM).

BIBLIOGRAPHIE

COLNENNE C., MEYNARD J. M., REAU R., JUSTES E. ET MERRIEN A. 1998. Determination of a critical nitrogen dilution curve for winter oilseed rape. Ann. Bot. 81, 311-317.

DURU M., LEMAIRE G. ET CRUZ P. 1997. Grasslands. In: Diagnosis of nitrogen status in crops. Ed. Lemaire G. pp 59-72. Springer-Verlag, Berlin

JUSTES E., MARY B., MEYNARD J. M., MACHET J. M. ET THELIER-HUCHE L. 1994. Determination of a critical nitrogen dilution curve for winter wheat crops. Ann. Bot. 74, 397-407.

LEMAIRE G.ET GASTAL F. 1997. N uptake and distribution in plant canopies. In: Diagnosis of nitrogen status in crops. Ed. Lemaire G. pp 3-43. Springer-Verlag, Berlin.

LEMAIRE G., GASTAL F. ET 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, pp. 179-180.

LEMAIRE G. ET SALETTE J. 1984. 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, 423-430.

MONTEITH J.L. 1977. Climate and the efficiency of crop production in Britain. Philos. Trans. R. Soc. Lond. Ser. B, 281, 277-294

NEY B., DORÉ T. ET SAGAN M. 1997. Grain legumes. In: Diagnosis of nitrogen status in crops. Ed. Lemaire G. pp 107-117. Springer-Verlag, Berlin.

PLENET D. 1995. Fonctionnement des cultures de maïs sous contrainte azotée. Détermination et application d'un indice de nutrition. Thèse INPL, Université Nancy-Metz, France, 247 pp.

PLENET D. ET CRUZ P. 1997. Maize and sorghum. In: Diagnosis of nitrogen status in crops. Ed. Lemaire G. pp 93-106. Springer-Verlag, Berlin.

PLENET D. ET DESVIGNES Ph. 2000. Teneur critique en azote du maïs : dynamique de prélèvement de l'azote et de croissance de la plante. Perspectives Agricoles, 261, 69-74.
PLENET D. ET LEMAIRE G. 1999. Relationships between dynamics of nitrogen uptake and dry matter accumulation in maize crops. Determination of critical concentration. Plant and Soil, 216, 65-82.

Tableaux

Tableau 1. Quantité de matière sèche (MS) et quantité prélevée d'azote (QN) par les différents compartiments des plantes de maïs pour 3 stades de la floraison femelle à la maturité. Moyennes (± standard erreur de la moyenne) des données observées dans les traitements N_{opt} sur 5 expérimentations (Onard).

Compartiments De la plante	Stade floraison femelle ‡		Stade floraison + 25 jours		Stade ensilage	
	MS t ha^{-1}	QN kg N ha^{-1}	MS t ha^{-1}	QN kg N ha^{-1}	MS t ha^{-1}	QN kg N ha^{-1}
végétatif	11.7 ± 0.4	190 ± 6	13.4 ± 0.5	148 ± 11	11.4 ± 0.4	77 ± 5
épis	-	-	7.4 ± 0.7	92 ± 8	14.1 ± 0.2	173 ± 5
Total parties aériennes (PA)	11.7 ± 0.4	190 ± 6	20.8 ± 0.4	240 ± 7	25.5 ± 0.3	250 ± 4
% du stade ensilage †	*46 %*	*76 %*	*82 %*	*96 %*	*100 %*	*100 %*
Racines	2.4	31	2.9	28	2.6	22
Total Plante Entière	**14.1**	**221**	**23.7**	**268**	**28.1**	**272**
Ratio Racines / PA	*21 %*	*16 %*	*14 %*	*12 %*	*10 %*	*9 %*

† en % des resultants observes au stade ensilage (55 jours après la floraison).
‡ le stade floraison est observé autour de 75 jours après la levée.

Tableau 2. Relation entre le rendement en grains du maïs et l'indice de nutrition azotée (INN) mesuré au stade floraison pour différentes doses d'engrais N. Résultats moyens provenant d'un réseau d'essais (17 essais). La dose Nopt correspond à la dose d'azote procurant le rendement optimal(déterminé essai/essai) : cette dose varie sur chaque essai (comprise entre 150 et 250 kg N/ha). Les doses Nopt ± 50 ou 100 ou 150 kg N correspondent aux traitements qui encadrent le traitement Nopt.

	Quantités d'azote en ± par rapport à la dose Nopt				
	Nopt – 150N	Nopt – 100N	Nopt – 50N	**Nopt**	Nopt + 50 N
Nbre d'essais	14	16	17	**17**	17
Rendement en grains (q/ha)	75.2 ***	101.5 ***	118.8 *	**130.3**	132.6 ns
Différence par rapport Nopt (%)	-42 %	-22 %	-8.8 %	**-**	+1.7 %
INN au stade floraison	0.66	0.89	1.10	**1.22**	1.31
Différence par rapport à Nopt	-46 %	-27 %	-9.8 %	**-**	+6.9 %

: différence de rendement par rapport à Nopt non significative (ns), significative (*) ou très hautement significative (***)

Légendes des figures

Figure 1 : Relation entre la teneur critique en azote ($\%N_{crit}$) et la biomasse aérienne (MSA) dans les cultures de maïs pour la période comprise entre la levée et la floraison + 25 jours. Les stades phénologiques sont donnés pour des maïs cultivés dans le Sud-Ouest de la France : 10F, 15F, 17-18F correspond aux stades 10, 15, 17 ou 18 feuilles visibles respectivement.

Figure 2 : Relation entre la teneur en azote (%N) et la biomasse aérienne (MSA) observé dans 17 expérimentations réalisées en France pour valider la relation critique %N – MSA pour des variétés demi-précoces (Déa et Furio) et tardives (Volga). Non significatif : traitements où N n'était pas significativement limitant pour la croissance en biomasse, significatif : traitements où N était significativement limitant pour la croissance, Critique : relation critique %N – MSA, %Nmin et %Nmax : courbes enveloppes.

Figure 3 : Comparaison de l'évolution de l'indice de nutrition azotée (INN) dans des cultures de maïs cultivées avec 3 doses d'azote sur la même parcelle en 1990 et 1991.

Figure 4 : Relations entre l'indice de nutrition azotée (INN) pondéré en fonction du temps et différentes variables de fonctionnement du maïs pour 4 années d'expérimentation. Les variables relatives sont calculées comme le ratio entre leurs valeurs sous conditions limitantes en N et leurs valeurs mesurées à l'optimum de N : Indice foliaire (IF/IFmax), quantité de rayonnement absorbé (PARa/PARamax), coefficient de conversion du rayonnement en biomasse (RUE : Radiation Use Efficiency), composantes du rendement (nombre de grains/m² : GRM2, poids de 1000 grains : PMG et rendement grains : RDT).

Figure 5. Relation entre la quantité d'azote dans les parties aériennes (QN en kg N/ha) et la biomasse aérienne accumulée (MSA en t/ha) dans les cultures de maïs. (——) modèle caractérisant la demande critique en N, (- - - -) quantité N prélevée observée sur les traitements Nopt dans les essais 1990-1993 à Onard. A partir du stade floraison, QNobs est décomposé en 2 composantes : quantité N dans les parties végétatives (QNvég) et quantité N dans les épis (QNépi), la somme étant égale à QNtot.

Figure 6. Relation entre la quantité prélevée d'azote par les parties aériennes (QN) et l'indice foliaire (IF, m² feuilles /m² sol) dans les cultures de maïs sur la période levée à une semaine avant la floraison (IFmax) pour 2 groupes de données : traitement non limitant en azote (Nopt) et traitement limitant en N (30N ou 50N) dans les essais de Onard 1990-1993. (——) régression linéaire calculée sur les traitements Nopt : QN = 28.87 IF, n=23, R^2=0.98, les données marquées par une flèche ne sont pas intégrées. (- - - - -) régression linéaire calculée sur les traitements déficients en N quand IF > 1.5 : QN = 10.2 IF + 20.3.

Figure 7. Relation entre la teneur en N des épis (%Népi) et la quantité de matière sèche accumulée dans les épis de maïs durant la période de remplissage des grains dans les traitements Nopt (Onard, 1990-1993). Le modèle allométrique : $\%Népi = 2.30\ (MSépi)^{-0.25}$ pour MSépi compris entre 0.36 à 15 t/ha.

Figure 1

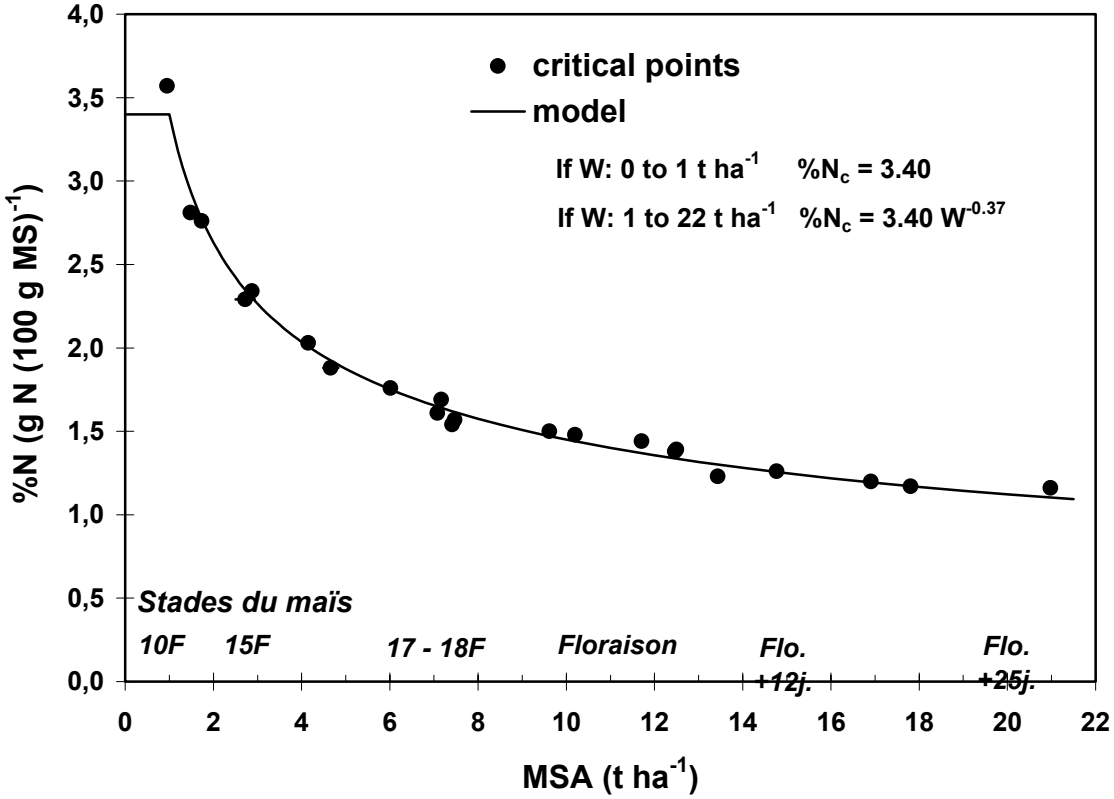


Figure 2

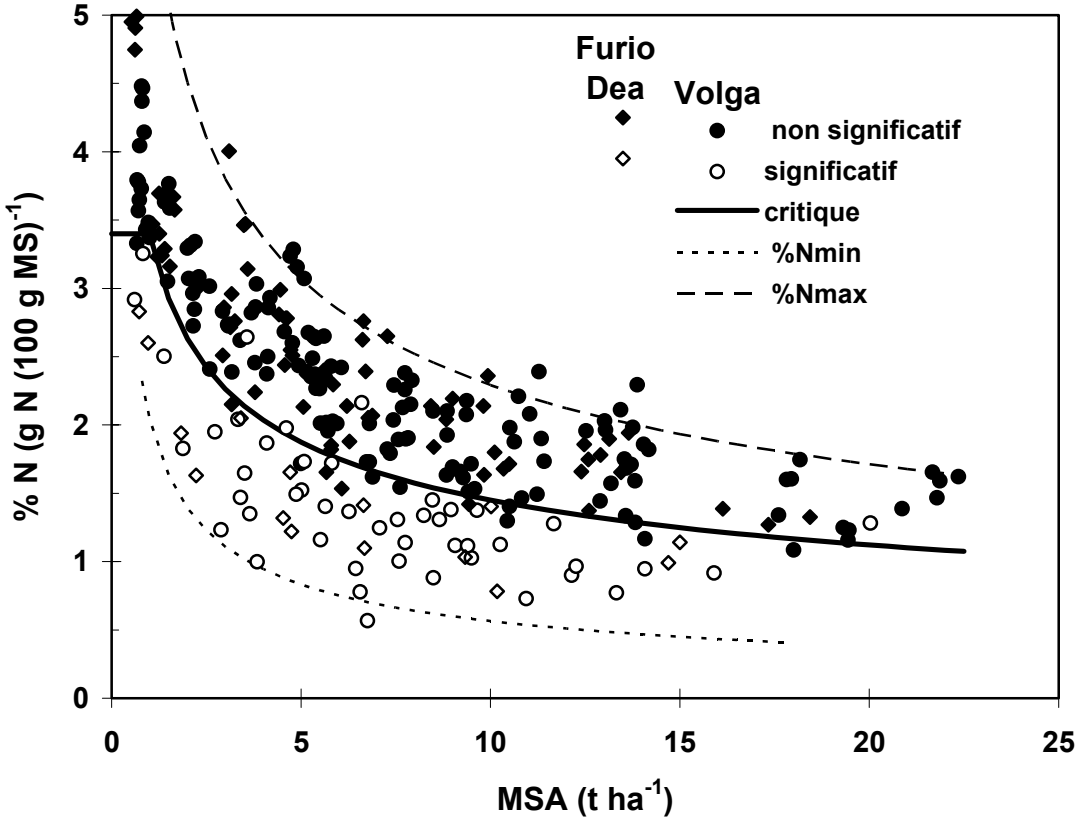


Figure 3

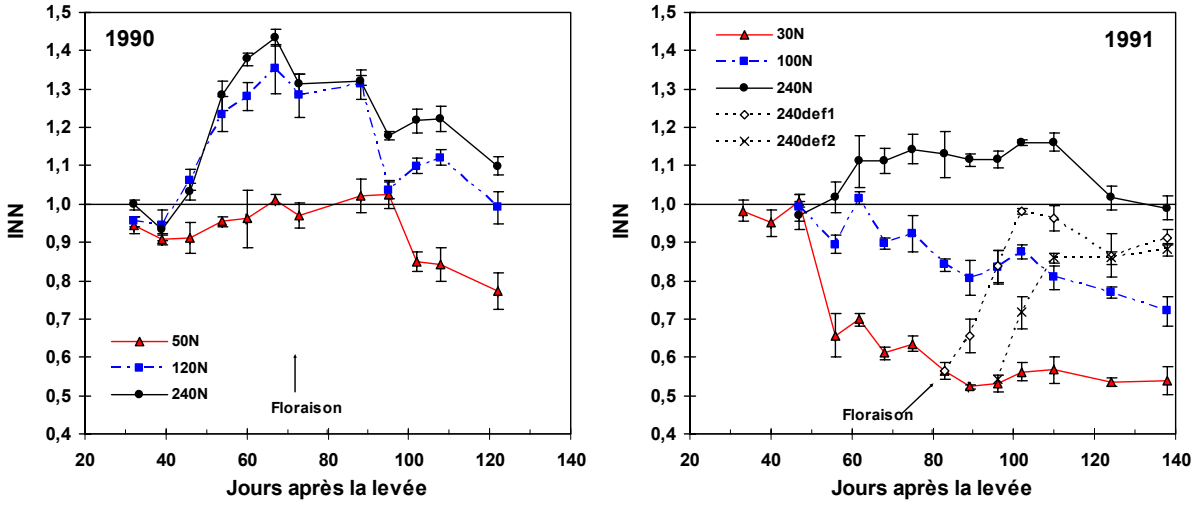


Figure 4

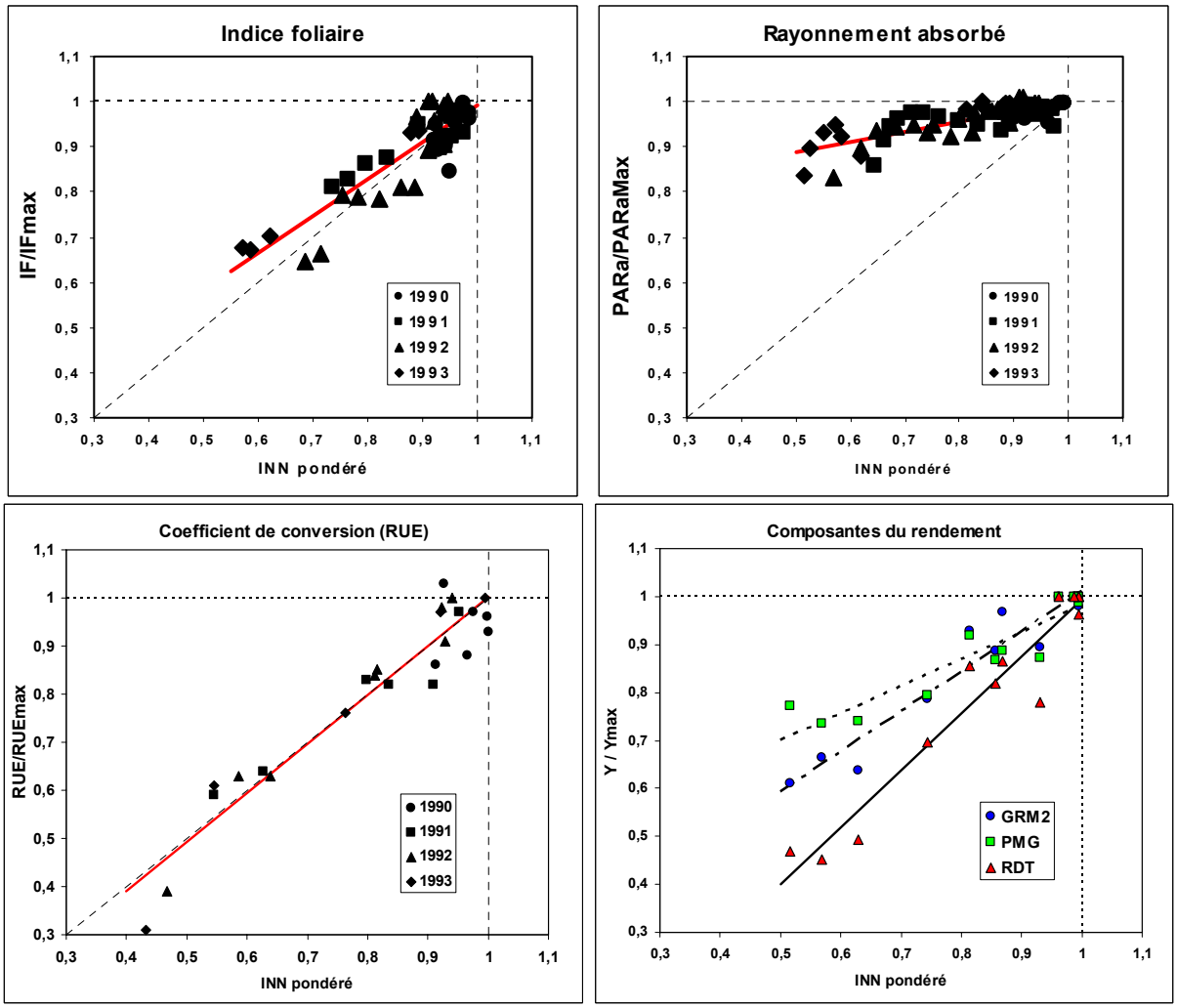


Figure 5

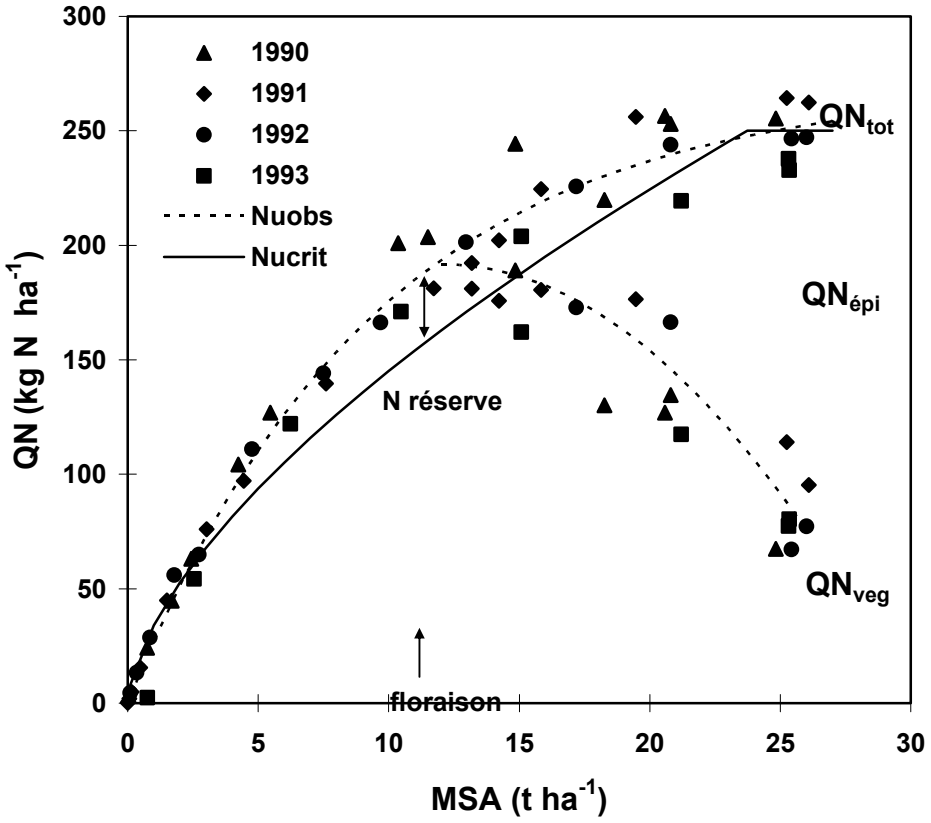


Figure 6

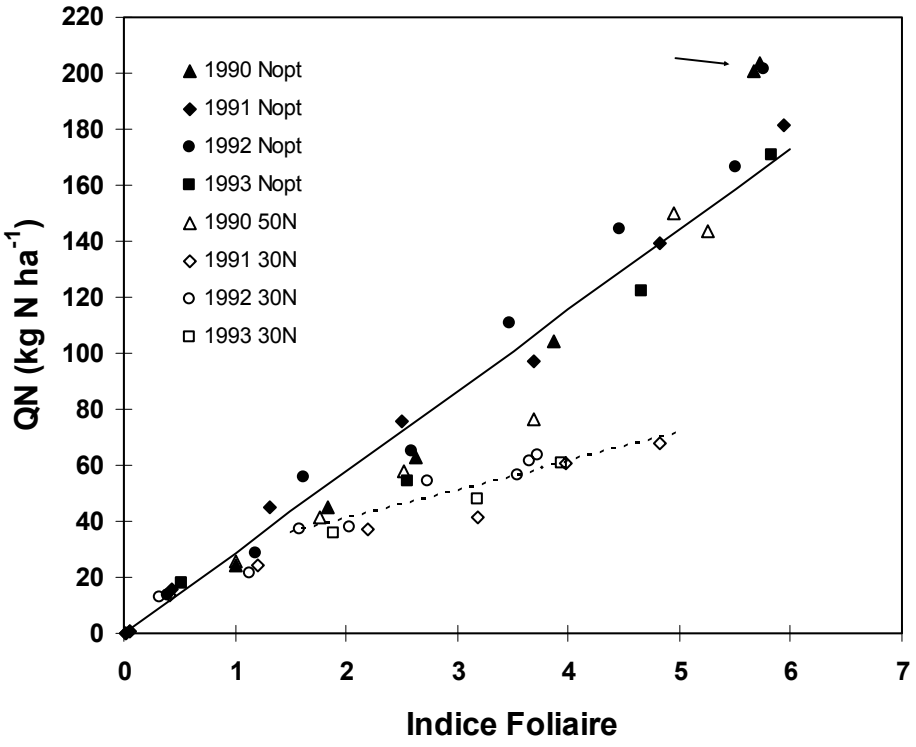
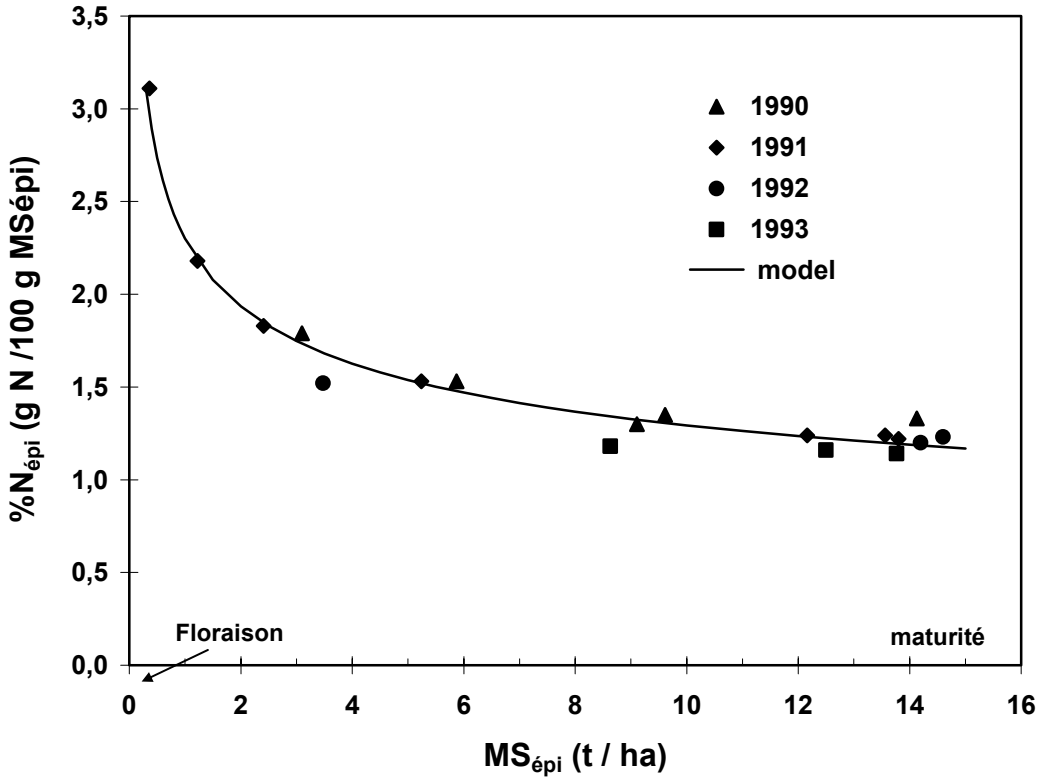


Figure 7


3,5
3,0
2,5
2,0
1,5
1,0
0,5
0,0
%Népi (g N /100 g MSépi)
1990
1991
1992
1993
model
Floraison
maturité
0
2
4
6
8
10
12
14
16
MSépi (t / ha)