SELECTIONNER LE MAIS POPULATION SUR LA TOLERANCE A LA SECHERESSE

Quels leviers de sélection mettre en œuvre pour s'adapter ?

2020, Adrien Amé, AgroBio Périgord

Ce projet bénéficie du concours du ministère de l'agriculture et de l'alimentation (CASDAR) sous convention AAP n° 5714

***Résumé** : Cet article présente les effets de la sécheresse sur la physiologie du maïs et explore des stratégies envisageables d'amélioration de la tolérance à la sécheresse par la sélection paysanne.*

Vagues de chaleur, sécheresses et autres épisodes climatiques extrêmes… Voilà ce qu'annoncent les différents rapports de prédiction du climat pour la France d'ici la fin du XXIème siècle. Ces éléments nous interrogent sur notre future capacité à cultiver du maïs en Dordogne (peut-être même en France). Il est bien entendu impossible de répondre à cette question aujourd'hui. Néanmoins, des connaissances sur la physiologie de la plante ainsi que des techniques de sélection existent déjà et peuvent constituer une partie des clés de notre réussite à faire face au changement climatique.

Le changement climatique : quelles sont les prédictions ?

Si les différents rapports de prédiction ne sont pas unanimes sur l'amplitude des changements que nous allons affronter, ils s'accordent tout du moins sur une augmentation des températures, accompagnée en été de vagues de chaleur plus nombreuses et plus fréquentes. Dans le même temps, il est probable que les épisodes de sécheresse deviennent de plus en plus récurrents. Ces phénomènes iraient alors de pair avec une baisse de niveaux des lacs et rivières et un assèchement progressif des nappes phréatiques. Malheureusement, il est bien connu qu'en été, les fortes chaleurs et le manque d'eau sont deux contraintes très fortes pour la culture du maïs grain, qui provoquent une chute drastique des rendements. Il convient alors de comprendre de manière précise comment ces stress impactent la plante pour trouver une manière de diminuer leurs effets.

Le stress hydrique et le stress thermique

*Le **stress thermique** survient lorsque la température est supérieure ou inférieure à un intervalle optimum pour la plante, ce qui a pour effet d'inhiber les réactions enzymatiques du métabolisme « classique » de la plante. Le dépassement de l'optimum induit également une augmentation de l'évapotranspiration, c'est-à-dire de la quantité d'eau perdue par évaporation depuis les feuilles.*

*Le **stress hydrique** se produit pour la plante lorsque la quantité d'eau absorbée par celle-ci ne suffit pas à compenser celle perdue par évapotranspiration. Il se traduit au niveau physiologique par une perte de turgescence (aussi appelée plasmolyse), c'est-à-dire que les cellules de la plante ne contiennent plus suffisamment d'eau pour maintenir leur paroi sous pression.*

Stress hydrique-stress thermique : comprendre les effets sur le maïs

Au niveau végétatif

Ces deux contraintes induisent une diminution de la croissance végétative. En effet, pour limiter les pertes en eau, les stomates (orifices situés sur les feuilles par lesquels le CO2 pénètre dans la plante et par lesquels l'eau s'échappe) se ferment et les feuilles se recourbent sur elles-mêmes. Il est possible que ce comportement ne suffise pas. Des parties de la

Ce projet (2018-2021) bénéficie du concours du ministère de l'agriculture et de l'alimentation (CASDAR) sous convention AAP n° 5714

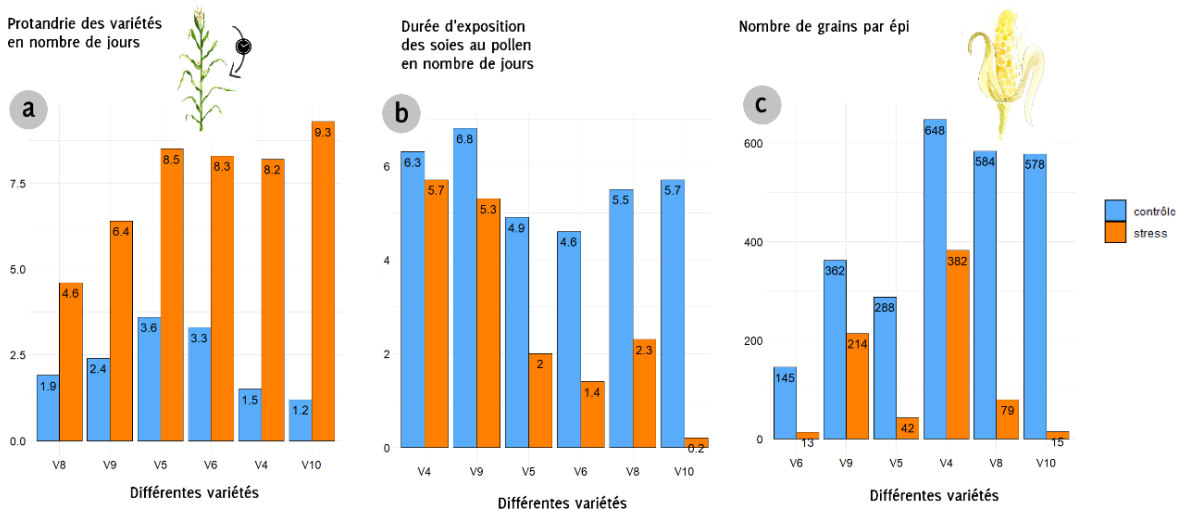
Avec la contribution financière du compte d'affectation spéciale développement agricole et rural CASDAR
MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE ET DE L'ALIMENTATION
Liberté Égalité Fraternité

plante, voire la plante entière, entrent alors en senescence. Cela signifie que les feuilles se dessèchent et perdent leurs fonctions. En cas d'exposition prolongée, les plantes sont plus petites et avec une surface foliaire moindre. Ces phénomènes induisent une diminution de l'interception de la lumière et des échanges gazeux, menant à une réduction de la photosynthèse. En cas d'arrêt de la photosynthèse, la plante ne produit plus d'éléments carbonés, ce qui l'empêche de développer son appareil végétatif. De plus, étant donné qu'un grain de maïs est essentiellement constitué d'amidon, donc de carbone, une plante ayant subi un stress dispose de moins de ressources à affecter à la production de grains.
Cependant, s'ils sont limités aux stades végétatifs de la plante, l'impact de ces stress sur le rendement grain reste relativement restreint, comparativement aux dommages qu'ils génèrent lorsqu'ils touchent les organes reproducteurs.

Au niveau reproductif

La période de floraison du maïs, en juillet et en août, est déterminante pour le rendement grain de la culture. C'est également une période susceptible de voir survenir un épisode de sécheresse ou une forte vague de chaleur, voire les deux en même temps. Cela induit une perte de rendement pouvant aller jusqu'à plus de 50%. La question qu'il faut alors se poser est : « pourquoi ces stress, lorsqu'ils surviennent dans la période de la floraison font chuter le rendement grain ? ».
Les deux composantes du rendement que nous pouvons étudier sont le PMG (« Poids de Mille Grains ») et le nombre de grains par épis. Il semblerait que le PMG soit légèrement diminué en cas de stress hydrique et très peu touché par le stress thermique. Par contre, le nombre de grains portés par un épi est largement affecté à la fois par le stress thermique et le stress hydrique. C'est donc sans doute cette composante qui serait responsable de la chute du rendement. Il parait alors déterminant de comprendre pourquoi un maïs stressé produit un nombre de grains moindre.

Un premier élément de réponse est que le stress hydrique ou thermique provoque un léger retard de l'apparition des fleurs mâles et un important retard de l'apparition des fleurs femelles. Cela se traduit donc par un plus grand décalage entre les floraisons mâles et femelles. On parle alors d'augmentation de la protandrie. Si le stress s'accentue, ce décalage devient trop grand et la pollinisation des fleurs femelles est incomplète, voire nulle. En cas de non-pollinisation, pas de fécondation et donc pas de grain. Cette situation est mise en évidence par les données recueillies dans la publication de Hall1982 (voir graphiques ci-dessous). Le même auteur considère que l'épi doit être exposé au pollen pendant quatre jours successifs pour être fécondé à 100%. Les graphes montrent que l'exposition au pollen n'atteint pas cette durée en cas de stress.



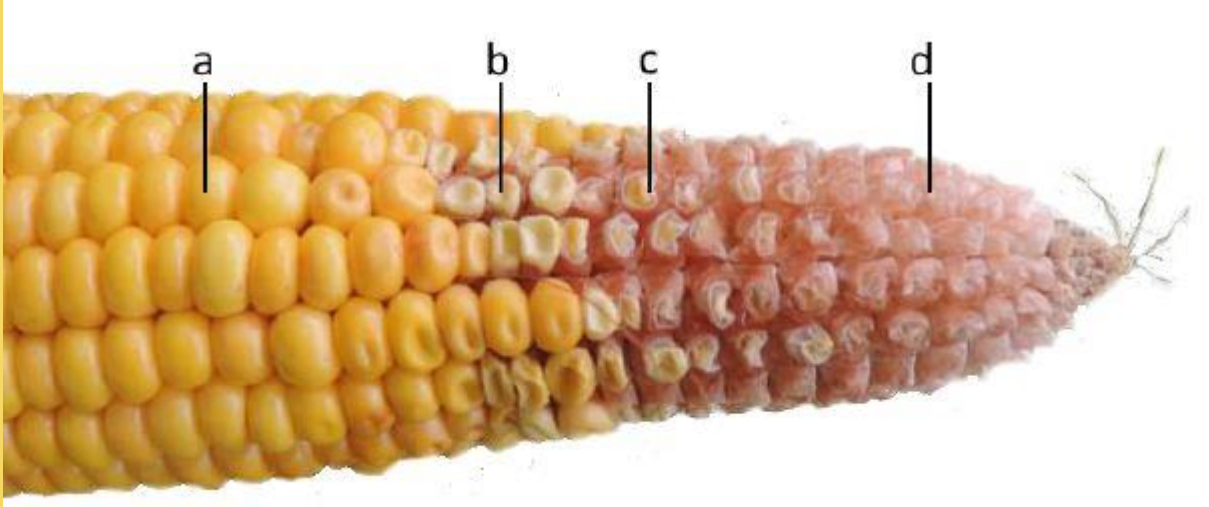
Hall montre les réactions de six variétés différentes au stress hydrique (a : augmentation de la protandrie en cas stress ; b : diminution de la durée d'exposition au pollen ; c : diminution du nombre de grains par épi)[1]

Le décalage des floraisons n'explique pas à lui seul la baisse de rendement.
Il se trouve que la physiologie de la reproduction de la plante est affectée bien plus en profondeur qu'un simple décalage de floraison par les contraintes hydriques et thermiques. La viabilité des organes reproducteurs est également touchée. En effet, les fortes chaleurs empêchent les anthères, la partie de la fleur mâle qui produit le pollen, d'émerger et de disperser le pollen. Ce dernier, s'il est tout de même disséminé malgré l'épisode de forte chaleur, est de toute manière fortement altéré. Il a été démontré que, lorsqu'il est exposé à des fortes températures, le grain de pollen perd sa capacité de germination. Cela signifie que, même s'il est déposé sur une soie d'un épi, il ne sera pas capable d'aller jusqu'à l'étape de la fécondation. De la même manière, un stress hydrique survenant au moment de la formation des grains de pollen, peut rendre la panicule stérile. Le gamétophyte mâle (le grain de pollen) n'est pas le seul à être affecté par ces stress. Le gamétophyte femelle (appelé sac embryonnaire, placé à l'extrémité de la soie, autour duquel doit se développer le futur grain de maïs une fois la fécondation effectuée), lorsqu'il est soumis à des hautes températures ou un déficit hydrique, se développe de manière anormale et n'est pas apte à être fécondé.

Une fois la fécondation opérée, même sans avoir connu de stress, le rendement grain de la culture n'est pas assuré. La plante est toujours sensible aux contraintes hydriques et thermiques durant les deux semaines suivant la fécondation. L'occurrence de stress hydriques ou thermiques à ce moment réduit ou empêche le transport d'assimilas vers le grain, pouvant fortement affecter le PMG. Un stress prolongé ou sévère peut mener jusqu'à l'avortement complet du grain. Cette sensibilité menant à l'avortement persiste jusqu'à ce que la plante ait passé l'étape du SLAG (Stade Limite d'Avortement des Grains).

Pour résumer cette première partie, les éléments importants à retenir sont donc que les stress hydriques et thermiques:

- *ralentissent ou arrêtent la croissance végétative, en impactant particulièrement les feuilles*
- *font chuter le rendement, notamment par la composante du nombre de grains par épis à cause du décalage de floraison et de la perte de viabilité des organes reproducteurs.*



Effet du stress sur la formation des grains

d : Grain non fécondé
c : Grain fécondé et avorté lors du SLAG
b : Grain fécondé mais dont le remplissage a été limité par le manque d'eau
a : Grain fécondé normal

La sélection comme moyen de réponse au changement climatique

Une fois ces problèmes clairement identifiés au niveau physiologique, il est possible d'entrevoir des éléments permettant de limiter les effets de ces stress.
Les semences paysannes de maïs présentent certains atouts pour répondre au problème du changement climatique. Leur diversité génétique leur confère un haut niveau d'adaptabilité. Cela signifie qu'elles sont capables, au cours des années, d'être adaptées par sélection à de nouvelles conditions climatiques.

Avant tout, définir ses objectifs de sélection

Sélectionner les plantes pour répondre à un stress n'est pas une démarche anodine. L'objectif à atteindre doit être clairement défini pour établir une stratégie et un protocole de sélection. Dans ce contexte, quatre grands types d'objectifs sont possibles :

- **Résistance** : sélectionner les individus dont le métabolisme n'est pas affecté par la contrainte
- **Tolérance** : sélectionner les individus dont le métabolisme est moyennement affecté mais continue d'être assuré, même de manière moins efficace
- **Résilience** :
  - à l'échelle de l'individu : sélectionner les individus dont le métabolisme est fortement affecté, parfois jusqu'à l'arrêt total, mais bénéficiant d'un retour à la normale dès lors que la contrainte s'arrête
  - à l'échelle du peuplement : sélectionner les individus favorisant un retour à l'équilibre de la population dès lors que la contrainte s'arrête
- **Esquive** : faire en sorte que la plante ne rencontre pas le stress

Un élément important à ressortir de ces objectifs est qu'il n'existe pas, dans l'état actuel des connaissances, de maïs résistant au stress thermique ou hydrique, qu'il soit d'origine paysanne ou commerciale. Le meilleur état que l'on puisse atteindre est la tolérance, à des niveaux variables selon le fond génétique, à la durée et l'intensité du stress.
La suite de ce dossier présente des méthodes de sélection permettant de tendre vers ces objectifs

Une première étape « gratuite » : la sélection naturelle

Niveau: végétatif Stratégie: résilience à l'échelle de l'individu

Les plantes se sont, jusqu'à aujourd'hui, toujours adaptées aux variations de leur environnement, que ce soit avec ou sans sélection par l'Humain. Cette adaptation a été rendue possible grâce à un seul mécanisme : la sélection naturelle. Cette théorie avance que les individus les mieux adaptés à leur environnement ont plus de chance de se reproduire et, de ce fait, devenir plus nombreux au sein d'une population au cours des générations. Cette théorie s'applique également au maïs. Comme expliqué en première partie, les individus non-adaptés aux stress hydriques et thermiques disséminent peu ou pas de pollen et porteront des épis avec peu ou pas de grains, menant au fil des générations à leur disparition. Les épis non-adaptés laisseraient alors naturellement place à ceux possédant les caractères les plus avantageux face à ces contraintes. La question qui survient alors est: « Est-ce que cette sélection naturelle est assez efficace pour répondre aux contraintes du changement climatique ? ».

Il semblerait que non, la sélection naturelle est un processus lent, surtout au vu de la rapidité avec laquelle le climat devrait évoluer au cours de ce siècle. Heureusement, nous pouvons agir, par sélection consciente, sur d'autres leviers.

Le « recovery overnight » ou « récupération nocturne »

Niveau : végétatif Stratégie : tolérance

Comme expliqué précédemment, les feuilles se recourbent sur elles-mêmes pour limiter les pertes en eau en cas de stress thermique ou hydrique. Mais cet état n'est pas forcément définitif. A la nuit tombée, lorsque la température redescend, si la plante a su conserver suffisamment de ressources, les feuilles retrouvent leur état normal. Ce phénomène est appelé le recovery overnight.

Il est alors possible d'imaginer un schéma de sélection tirant parti de ce caractère. Pendant une journée de forte chaleur et en conditions non-irriguées, tous les pieds de maïs recourbent leurs feuilles. La nuit, seuls les pieds ayant montré un certain niveau de résilience voient leurs feuilles retrouver un état « normal ». L'agriculteur passe alors le lendemain au petit matin dans sa parcelle de production de semence et élimine les pieds dont les feuilles n'ont pas retrouvé un état normal. De cette façon, il ne sélectionne que les pieds capables de faire face à la chaleur et à la sécheresse. Il cherche alors à atteindre un objectif de résilience des individus.

Eliminer les pieds aux feuilles sénescentes

Niveau : végétatif Stratégie : tolérance

Si le recourbement des feuilles n'est pas suffisant pour limiter les pertes en eau, la plante entre alors en sénescence. De la même manière que pour le recovery overnight, un agriculteur peut sélectionner son maïs en éliminant les pieds entrant en sénescence précoce, c'est-à-dire les pieds dont les feuilles commencent à s'assécher avant que ne commence la période de remplissage du grain. Il faut cependant faire attention à ne pas éliminer des pieds entrant en sénescence de manière

classique (lorsque la plante se dessèche et remobilise ses ressources vers les grains). Il est donc déconseillé de pratiquer cette méthode si la saison est avancée (après les floraisons). Ce schéma de sélection vise à favoriser les individus tolérants face aux contraintes hydriques et thermiques.

Comparaison de deux pieds de maïs : à gauche avec des feuilles vertes classiques, à droite avec des feuilles sénescentes

Eliminer les panicules stériles

Niveau : reproductif *Stratégie : tolérance*

Panicules stériles - A : Symptômes de leaf firing ; B : panicules stériles avec dessèchement ; C : panicules stériles sans dessèchement

Les panicules « foudroyées » par la chaleur présentent des symptômes de « leaf firing » (littéralement feuilles brulées, se traduisant par dessèchement de la panicule et des feuilles adjacentes) et sont facilement repérables dans une parcelle (photo). Il s'agit d'un bon indicateur de pieds non-tolérants à la chaleur. Les panicules sont stériles et ne dispersent pas de pollen. Mais les fleurs femelles de l'épi sont susceptibles d'être fécondées par le pollen d'autres individus et ainsi faire perdurer dans la population une génétique désavantageuse face aux hautes températures. Les pieds portant des panicules présentant des symptômes de « leaf firing » peuvent donc être éliminés dans le cadre d'une sélection pour la résistance aux hautes températures. Avec ce protocole de sélection, l'agriculteur ne conserve que les individus tolérants.

Favoriser l'enracinement profond

Niveau : végétatif *Stratégie : tolérance*

Un enracinement profond permet à la plante d'augmenter son volume de prospection pour l'eau et les nutriments et de réduire ainsi la probabilité de se trouver en situation de stress hydrique. Il est cependant impossible de sélectionner l'enracinement de manière directe. Mais il est possible de favoriser ce caractère par un passage de herse-étrille au stade 3-4 feuilles, relativement agressif sans pour autant être trop destructeur, permettant ainsi d'éliminer les pieds de maïs dont l'enracinement est faible ou superficiel. Ce caractère permet de favoriser la tolérance des individus.

Sélectionner sur la précocité : maitriser le cycle de vie de la plante

Au vu de ce qui a été évoqué dans la première partie (comprendre les effets du stress au niveau reproductif), une des clés de la réussite de la culture du maïs est de faire en sorte que la floraison ne coïncide pas avec une période de stress. Il est possible pour l'agriculteur d'influer sur la date de floraison de son maïs en sélectionnant, selon son objectif, les individus les plus précoces ou les plus tardifs, en procédant à des castrations. A partir de là, plusieurs stratégies sont envisageables :

• **Effectuer une sélection directive vers la précocité**

Niveau : reproductif Stratégie : esquive

en castrant les individus les plus tardifs et en ne sélectionnant que les plus précoces (avec un taux de sélection à ajuster en fonction des objectifs et des contraintes), l'agriculteur peut faire survenir les floraisons mâles et femelles plus tôt dans l'été. Le premier avantage de ce schéma de sélection est de diminuer la probabilité que la réserve utile du sol soit épuisée au moment de la floraison. En cherchant à éviter que la floraison ne survienne pendant une période de stress, l'agriculteur met en place une stratégie d'esquive. Le second avantage est que sélectionner sur la précocité a tendance à réduire le décalage entre les floraisons mâles et femelles, favorisant une meilleure pollinisation. En effectuant une telle sélection, il est probable que la floraison se produise sur une période plus courte. L'ensemble des floraisons presque au même moment sur une période brève et avec une probabilité de stress moindre pourrait donc constituer un caractère avantageux. Il faut cependant avoir à l'esprit le risque présent en contrepartie des avantages : si un stress survient malgré tout pendant cette période, c'est l'ensemble de la parcelle qui peut être gravement impacté.

• **Effectuer une sélection favorisant l'étalement de la floraison**

Niveau : végétatif Stratégie : résilience à l'échelle du peuplement

Une autre stratégie peut consister à diversifier les dates de floraison en sélectionnant sur le cycle de vie dans différentes directions. De cette manière, la floraison est très étalée dans le temps. Dans ce contexte, il est peu probable qu'une vague de chaleur ou qu'un épisode de sécheresse perdure sur la totalité de la période de floraison. Ainsi, la perte induite par les individus ayant subi le stress peut être compensée par ceux l'ayant évité. Ce schéma de sélection permet de favoriser la résilience au niveau du peuplement. Il faut cependant préciser que la période de floraison des variétés population de maïs est déjà très étalée. C'est alors à l'agriculteur d'estimer si cet étalement est suffisant pour ses pratiques et les contraintes climatiques auquel il fait face.

Conclusion

Les agriculteurs vont faire face, au cours du XXIème siècle, à des bouleversements climatiques annoncés comme sans précédent. Ces changements vont sans doute remettre en cause notre manière de produire, en particulier pour le maïs. Nous espérons, grâce à ce dossier axé sur la sélection, vous avoir donné des informations utiles pour adapter les variétés de maïs au changement climatique.

Il est à préciser que les techniques décrites ici sont surtout connues de manière théorique mais n'ont pas (pas encore ?) été expérimentées sur le terrain. Il faut également garder à l'esprit que l'amélioration variétale n'est qu'une des clés de la réussite de cette adaptation, parmi beaucoup d'autres, comme la modification de l'itinéraire technique ou le recours à d'autres formes d'agricultures telles que l'agroforesterie ou le strip-till.

Sources

Illustrations et majorité du contenu issus du rapport bibliographique produit par les étudiants de VetAgroSup en projet tutoré en partenariat avec AgroBio Perigord. Identification de traits phénotypiques de tolérance à la sécheresse pour la sélection de maïs population, 2019, Bouchet Péroline, Cauty Audrey, Hereil Alexandre, Mineiro Maria.

[1] A. J. Hall, F. Vilella, N. Trapani, et C. Chimenti, « The effects of water stress and genotype on the dynamics of pollen-shedding and silking in maize », *Field Crops Research*, vol. 5, p. 349-363, janv. 1982, doi: 10.1016/0378-4290(82)90036-3.

Document réalisé dans le cadre du projet COVALIENCE

Adrien Amé, AgroBio Périgord (2020). Sélection le mais population sur la tolérance a la sècheresse. Projet Casdar COVALIENCE. 6 pages

Contact mail auteur·s : biodiversite@agrobioperigord.fr

http://itab.asso.fr/programmes/re-covalience.php

Avec la contribution financière du compte d'affectation spéciale développement agricole et rural CASDAR

MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE ET DE L'ALIMENTATION
Liberté
Égalité
Fraternité