Amélioration des plantes

Étude de l'accumulation et de la remobilisation de l'azote chez l'orge (*Hordeum vulgare* L): comparaison de variétés possédant ou non le gène de semi-nanisme (*sdw*)

S Lewicki, J Chery

ENSA-M, chaire de phytotechnie et d'amélioration des plantes, 2, place Viala, 34060 Montpellier Cedex 01;
INRA, Domaine de Melgueil, station de génétique et d'amélioration des plantes, 34130 Mauguio, France

(Reçu le 20 mai 1991, accepté le 16 janvier 1992)

Résumé — Chez l'orge, le gène récessif *sdw* (semidwarf) agit sur la morphologie et le développement de la plante et détermine le type demi-nain. Il entraîne également des effets encore mal connus sur l'absorption, l'assimilation et la remobilisation. Or, 80% de la teneur en azote du grain provient du processus de remobilisation. L'objectif de l'expérimentation (en plein champ et en pots) est l'étude de caractéristiques agrophysiologiques d'un cultivar distique semi-nain, Fédora en comparaison avec 2 cultivars de taille normale (absence de l'allèle *sdw*), Sonia (type 2 rangs) et Plaisant (type 6 rangs). Il ressort que la variété semi-naine présente une importante capacité de tallage. Dans les conditions de notre expérimentation, la variété semi-naine assimile de façon efficace l'azote du sol et remobilise moins bien les substances azotées vers le grain que les variétés normales. Dans le cas de l'orge brassicole Plaisant, qui présente pourtant une forte remobilisation, on observe une faible teneur en protéines du grain (comparable à celle de Fédora) qui semble essentiellement due à un stockage moins important de l'azote dans les parties végétatives.

***Hordeum vulgare* L = orge/semi-nanisme/teneur en protéines du grain/composante du rendement/répartition de l'azote**

Summary — Investigation on nitrogen accumulation and remobilization in barley (*Hordeum vulgare* L): comparison of varieties with or without the semi-dwarfing gene (*sdw*). In barley, the *sdw* dwarfing gene has a strong effect on morphology and development but also on nitrogen absorption, assimilation and remobilization (the latter contributes 80% to final grain nitrogen content). The aim of this work (carried out under both field and semi-controlled conditions) was to study some agrophysiological characteristics of a semi-dwarf cultivar (Fedora: 2 rows), compared with 2 cultivars without the *sdw* gene (Sonia: 2 rows and Plaisant: 6 rows). Our results clearly indicated that tillering capacity was higher in the semi-dwarf cultivar. On the other hand, higher nitrogen assimilation and lower remobilization efficiency were noted when the *sdw* gene was present. In spite of a high translocation rate, the malting variety Plaisant showed a grain protein content as low as that observed in Fedora; this could be due to a low nitrogen absorption. Effects of the semi-dwarfing gene on productivity, nitrogen partitioning and grain protein content are finally discussed for their contribution to brewing quality in breeding programs.

***Hordeum vulgare* L = barley/semi-dwarfing/grain protein content/yield component/nitrogen partitioning**

INTRODUCTION

La production d'orge de brasserie s'avère délicate lorsqu'on veut obtenir un bon rendement associé à une teneur en azote du grain assez faible pour convenir aux normes qualitatives de la malterie. En effet, l'augmentation des niveaux de fertilisation azotée qui a pour but d'accroître le rendement, s'accompagne souvent d'une élévation de la teneur en azote du grain et de problèmes de verse. De plus, les résultats attendus par l'ajustement des pratiques culturales sont trop souvent modifiés par les effets climatiques.

L'utilisation de variétés à paille courte a permis d'accroître sensiblement le rendement des céréales grâce à l'intensification de la fertilisation azotée et un risque limité de verse. Certains gènes de semi-nanisme ont été introduits avec succès dans les programmes de sélection. Les modifications morphologiques qu'ils entraînent sont assez bien connues; en revanche, leur effet sur l'assimilation de l'azote nitrique et sur l'ensemble des processus physiologiques qui influencent la teneur en azote du grain, reste peu étudié.

Le semi-nanisme est dû à un gène majeur qui agit sur la hauteur de la plante mais aussi sur le port, le développement ou les racines (Nilan, 1964). Toutes ces caractéristiques physiologiques sont également influencées par l'effet de gènes additifs. Ainsi, il est parfois délicat d'associer une variété à un type de semi-nanisme par simple observation morphologique.

Hockett *et al* (1985) ainsi que Sogaard *et al* (1987) ont répertorié plusieurs gènes qui affectent la hauteur. Frankowiak (1987) propose une définition des gènes de semi-nanisme: ces gènes à l'état homozygote double récessif (il existe des exceptions pour les gènes qui déterminent le type «érectoïde») induisent des plantes viables, à hauteur réduite. Seuls ceux qui n'affectent pas ou peu le rendement ont été utilisés avec succès en sélection (tableau I).

— les gènes de la série *ert* déterminent le type «érectoïde»;

— les gènes *br* et *br2* déterminent le type brachytique;

— le gène *uz* détermine le type semi-brachytique ou *uzu*;

— le gène *sdw*, détermine le type «semi-dwarf». Nous proposerons la dénomination: type semi-nain (*sensu stricto*).

En effectuant des croisements entre plusieurs variétés à paille courte, Haar et von Wettstein (1976) ont mis en évidence que le même gène de semi-nanisme réapparaît chez différents mutants: Maris Mink, Diamant, Jotun, Ris No.9265. Ali *et al* (1978) proposent le symbole *sdw* pour ce gène. La lignée anglaise CH-35-3 est classée dans ce type de semi-nanisme par Hanson (1981). Les 2 lignées semi-naines, FTA-58-5 (Fida×Triple Awn Lemma×Aurore 58-5 (INRA)) et BNP-55 (mutant de Proctor) sont à l'origine de plusieurs cultivars européens, en particulier de lignées sélectionnées comme Fédora. Il est important de souligner que le gène *sdw* se distingue des 3 autres par le fait qu'il affecte le mode de développement de la plante. Au stade tallage, les plantes ont l'aspect d'une orge d'hiver, et présentent un port étalé. La montaison est retardée et, de ce fait, la paille reste relativement courte (30-40 cm de moins que la normale). Le col de l'épi (dernier entre-nœud) est généralement plus court. La longueur de l'épi est variable mais reste comparable à celle d'une orge normale (Rasmusson, 1988). Ali *et al* (1978) ont démontré les qualités agronomiques de 5 populations semi-naines (portant le gène *sdw*). Elles ont un nombre d'épis et un indice de récolte augmentés respectivement de 10% et 14% par rapport à une variété normale (ne possédant pas le gène *sdw*). En effet, le couvert végétal permet une assimilation carbonée plus efficace. Ceci se traduit finalement par une augmentation du rendement grainier. Ces résultats ont été vérifiés par Thompson (1983) et par Zahour *et al* (1987) en zone méditerranéenne.

En ce qui concerne l'effet des gènes de semi-nanisme sur l'assimilation de l'azote, la remobilisation et l'accumulation protéique dans le grain, peu de travaux ont été réalisés. Chez le blé, une faible teneur en protéines du grain est liée au semi-nanisme (Gale *et al*, 1979; Mc Clung *et al*, 1986). Thompson (1984) constate que certaines variétés d'orge de type *sdw* ont une teneur en protéines plus faible que des variétés normales. De plus, certaines variétés d'orges semi-naines répondent aux normes de qualités brassicoles qui exigent, entre autres critères, des grains pauvres en azote. C'est le cas des cultivars de type semi-nain actuellement cultivés en Europe comme Triumpf et Alexis, ou plus anciens comme Maris Mink, Claudia ou Diamant (géniteur). D'autres portent le gène *ert*: Golden

Tableau I. Symboles, localisations chromosomiques et variétés d'origine des 4 types de semi-nanisme utilisés en agronomie.

Type de plante	Symbole des gènes	Localisation chromosomique	Variété d'origine
Érectoïde	<i>ert</i>	chr1, 3, 4, 5, 7	Bonus
Brachytique	<i>br</i> ou <i>br2</i>	chr1 ou chr4	Himalaya
Semi-brachytique	<i>uz</i>	chr3	Baïtori
Semi-nain (ss)	<i>sdw</i>	?	Jotun

Promise ou Midas. L'utilisation du semi-nanisme semble donc importante pour la sélection de variétés à faible teneur en azote du grain quand on connaît la faible héritabilité de ce caractère (Chéry *et al*, 1981).

Les études qui abordent la remobilisation de l'azote et les composantes du remplissage du grain en substances azotées, donnent des résultats parfois contradictoires. En effet Montaut (1983) montre que la variété semi-naine Fédora (=LM-844), présente une teneur en NO_3^- de la dernière feuille plus élevée que des cultivars normaux et une activité protéolytique plus faible. En revanche, Zenisceva (1982) met en évidence une meilleure efficacité de remobilisation de l'azote vers le grain pour la variété semi-naine KM-1952.

L'ensemble de ces observations a guidé nos recherches vers les objectifs suivants :

- étudier les caractéristiques agronomiques d'une variété semi-naine en la comparant à des cultivars « normaux »;
- parallèlement, mieux comprendre les transferts d'azote chez ces cultivars et caractériser leur stratégie d'accumulation de l'azote dans le grain.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Matériel végétal

Les variétés étudiées ont été choisies en fonction de leur type de développement et leur teneur en protéines du grain (tableau II).

Sonia, orge à 2 rangs

Elle présente une teneur en protéines élevée en particulier lorsqu'elle est cultivée dans le Sud de la France. Elle possède un assez bon niveau de rendement.

Plaisant, une orge à 6 rangs ou escourgeon

Elle est utilisée en malterie; la teneur en protéines de son grain est faible.

Fédora

C'est la variété semi-naine qui sera comparée aux 2 autres; son grain est relativement pauvre en protéines.

Expérimentation au champ

Dispositif expérimental

L'expérimentation a été menée sur le domaine de Melgueil à la station de génétique et d'amélioration des plantes INRA-Montpellier. Il s'agit d'un essai factoriel en 3 blocs comprenant 2 traitements :

- variétés (3);
- fertilisation azotée (3 niveaux).

Les parcelles sont de 9 m². Le précédent culturel est le blé.

Conditions de culture

Le semis a été effectué le 23 novembre 1988. La densité du semis est de 300 grains/m². La date de levée est le 10 décembre 1988, et la date moyenne d'épiaison est le 20 avril 1989.

Des protections fongicides (propiconazole et carbendazime) et insecticide (fenvalérate) ont été apportées le 4 janvier 1989; le 13 février 1989 et le 28 mars 1989. Un régulateur de croissance (mépiquat-chlorure et éthéphon) a été appliqué le 13 février 1989 et le 28 mars 1989. Le sol est alluvial, argilo-calcaire (25% d'argile en surface), à texture limono-argilo-sableuse fine. Entre 50 cm et 100 cm, on trouve une molasse sablo-limoneuse (argile 5-15%) avec de légères traces d'hydromorphie. Le sol reste très poreux en profondeur (140 cm à 180 cm); il est donc très filtrant (Augé,

1981). La pluviométrie pendant la période culturale a été de 195 mm. L'apport d'eau sous forme d'irrigation a été de 175 mm au total (7 apports de 25 mm).

Les températures moyennes des mois de janvier (7,3 °C), février (8,8 °C), mars (12,3 °C) ont été plus élevées que la moyenne calculée sur 30 ans : respectivement de +1,5 °C, +1,9 °C, +2,4 °C. Ces conditions climatiques de la période hivernale douce et relativement sèche en début de cycle ont favorisé une forte minéralisation de l'azote du sol; ceci, comme nous le verrons, a fortement influencé les effets attendus par les quantités d'azote apportées. Afin de comparer le comportement des variétés face à une forte fertilisation azotée, le traitement azote comprenait 3 niveaux : traitement I = 50 kg·ha⁻¹, traitement II = 100 kg·ha⁻¹ et traitement III = 200 kg·ha⁻¹ (= Unités d'azote = U). L'apport d'engrais a été fait sous forme d'ammonitrate 33% et de façon fractionnée : le 4 janvier 1989, à la fin du tallage (50 U pour les 3 traitements), le 22 février 1989, au début de la montaison (50 U pour les traitements II et III), et le 28 mars 1989, à la fin de la montaison (100 U pour le traitement III).

Échantillonnage

Les prélèvements sont réalisés en cours de maturation à 4 stades de développement : au stade B (épi 1 cm), à la floraison, au stade laitieux et à maturité. L'échantillonnage est fait sur 2 lignes de 50 cm, pour les 3 premiers stades et de 1 m, à maturité. Les pesées de matière fraîche et de matière sèche (48 h à l'étuve à 80 °C) ont été faites systématiquement.

Expérimentation en pots

Cette expérience supplémentaire menée en pots a pour but d'étudier l'évolution au cours du développement, d'une part des biomasses aérienne et racinaire, et d'autre part de la teneur en azote des racines, ceci à 2 niveaux de fertilisation contrastés. Les pots sont placés à l'extérieur afin de se rapprocher des conditions naturelles. Les variétés testées sont les mêmes que celles étudiées au champ (tableau II), auxquelles s'ajoute une variété seminaie à 6 rangs : LM-458-1 issue d'un croisement entre Fedora et Hâtif de Grignon. Cette dernière variété présente une paille très haute (130 cm) et l'effet de ses gènes additifs confère à LM-458-1 une taille comparable à celle de Plaisant (105 cm).

L'expérimentation comprend 4 répétitions par traitement. Quatre prélèvements ont été réalisés au stade B, à la floraison (pots de 3,8 l) et à maturité (pots de 30 l).

Les semis ont été faits sur sable, le 21 novembre 1988, à raison de 10 graines par pots.

Les éléments nutritifs sont apportés par la solution de Hoagland et Arnon (1950), une fois par semaine. La concentration en NO₃ est de 5 mmol. l⁻¹ pour le traitement T1 et de 10 mmol. l⁻¹ pour T2.

Méthode de dosage

La plupart des dosages d'azote total ont été effectués par la méthode Kjeldhal (Bradstreet, 1965). Les teneurs en protéines sont obtenues en multipliant par 6,25 les teneurs en azote dosées.

Les teneurs en protéines des pailles et du grain à maturité ont été dosées par spectrométrie dans le proche infrarouge (Infra Analyseur Technicon) après un étalonnage préalable référencé par la méthode Kjeldhal.

Calcul des indices d'efficacité d'utilisation de l'azote

L'objectif du modèle de calcul de Moll *et al* (1982) est d'estimer l'efficacité d'utilisation de l'azote fourni pour l'élaboration du rendement en grain chez le maïs. Le même type d'approche a été utilisé par Van Sanford et Mac Kown (1987) chez le blé. À partir de composantes facilement mesurables, ils ont construit des indices sous forme de rapports rendant compte des différentes étapes physiologiques qui contribuent à la teneur en azote du grain. L'utilisation de cette méthode a permis en particulier d'estimer l'importance de la remobilisation et d'autres processus tels que l'absorption et l'assimilation. Les composantes mesurées, exprimées en g·plante⁻¹, sont :

- NT: quantité d'azote des parties aériennes à maturité;
- NF: quantité d'azote des parties aériennes à la floraison;
- NA: quantité d'azote assimilée pendant la maturation ($NA = NT - NF$);
- NG: quantité d'azote du grain;
- GW: rendement en grain (*Grain Weight*);
- NS est la quantité d'azote fournie sous forme d'engrais. Elle est également exprimée en g·plante⁻¹.

Les indices estimés sont :

- GW/NS: efficacité d'utilisation de l'azote fourni pour l'élaboration du rendement en grain;
- NT/NS: efficacité d'assimilation de l'azote fourni;
- GW/NT: efficacité d'utilisation de l'azote de la plante pour l'élaboration du rendement en grain;

Tableau II. Présentation des variétés étudiées.

Variété	Type d'épis	Type de hauteur	Type de dév	Teneur en protéines (*)	Hauteur (cm)
Sonia	2	normale	hiver	6,5	115
Fédora	2	semi-naine	alter	4,5	85
Plaisant	6	normale	hiver	4,5	105

(*) = note du CTPS (1 = faible teneur, 9 = forte teneur).

Tableau III. Teneurs en azote et biomasses des parties aériennes au stade B sur les 3 niveaux de fertilisation. $\bar{x}$ = Valeurs moyennes. $Pr > F$ = Probabilité de signification (seuil à 5%). ^a, ^{ab}, ^b = classement par le test de Duncan (Expérimentation au champ).

Variété	Teneur en azote des parties aériennes (%)	Biomasse sèche des parties aériennes ($t \cdot ha^{-1}$)	Rendement en azote ($kg \cdot ha^{-1}$)
Sonia	3,75 ^b	1,86 ^a	76,7 ^a
Fédora	4,67 ^a	1,56 ^{ab}	80,1 ^a
Plaisant	4,39 ^a	1,42 ^b	68,6 ^a
$\bar{x}$	4,27	1,61	75,1
$Pr > F$	0,003 2	0,076 8	0,377 8

— $NG/NT = NHI$: Nitrogen Harvest Index: indice de répartition de l'azote ou fraction d'azote transloquée vers le grain;

— GW/NG : masse de grain produit par unité d'azote présente dans le grain;

— NA/NT : fraction d'azote total accumulée après la floraison;

— NG/NA : proportion d'azote transloquée vers le grain à partir de l'azote accumulé après la floraison.

Ces différents rapports sont liés entre eux comme suit:

$$GW/NS = (NT/NS) \times (GW/NT);$$

$$GW/NT = (GW/NG) \times (NG/NT);$$

$$NG/NT = (NA/NT) \times (NG/NA)$$

Analyse statistique

Les données ont été traitées à l'aide du logiciel Statistics Analyses System (SAS Institute, 1985).

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Stade B

Les différentes mesures effectuées au stade B nous renseignent sur la capacité d'assimilation de l'azote des cultivars étudiés.

La biomasse aérienne estimée au champ, ne varie pas de façon significative en fonction

des variétés et des niveaux de fertilisation (tableau III). Cependant sur l'ensemble des traitements et bien que les valeurs ne soient pas statistiquement significatives, Fédora présente une accumulation d'azote plus importante; ceci s'explique par une biomasse comparable aux variétés normales et une teneur en azote plus élevée. Cette accumulation de l'azote au stade B, non seulement pour Fédora mais aussi pour LM-458-1 (qui porte également le gène *sdw*) est confirmée par les résultats obtenus en pots: les teneurs moyennes d'azote entre T1 et T2 des parties aériennes, est significativement supérieure chez ces variétés (tableau IV).

Par ailleurs si l'on considère les quantités d'azote par plante au stade B dans l'expérimentation en pots (fig 1), on constate qu'il existe une interaction entre le niveau de fertilisation et les variétés pour les quantités d'azote des parties aériennes ($Pr > F = 0,000 2$). En d'autres termes, tous les cultivars n'ont pas le même comportement lorsqu'on augmente la quantité d'azote apportée: la figure 1 met en évidence ces différentes caractéristiques génotypiques: Sonia est capable d'accroître considérablement la quantité d'azote par plante si la disponibilité en azote du sol est augmentée. Fédora et Plaisant ont des réactions intermédiaires et comparables. LM-458-1 (semi-naine à 6 rangs) n'augmente presque pas sa quantité d'azote par plante entre les 2 niveaux de fertilisation, T1 et T2.

Tableau IV. Masses de matière sèche par pot (gMS/pot), teneurs en azote (N%) et quantités d'azote par plante (mgN/plante), des racines et des parties aériennes au stade B. $\bar{x}$ = Valeurs moyennes. $Pr > F$ = Probabilité de signification (seuil à 5%). a, ab, b, c = classement par le test de Duncan. (Expérimentation en pots).

Variétés	Racines			Parties aériennes		
	gMS/pot	N%	mgN/plante	gMS/pot	N%	mgN/plante
Sonia	5,37 ^a	1,72 ^b	11,5 ^a	7,95 ^a	2,85 ^b	29,3 ^a
Fédora	2,44 ^c	1,87 ^{ab}	6,2 ^b	2,29 ^c	4,46 ^a	14,4 ^b
Plaisant	4,00 ^b	1,78 ^{ab}	9,2 ^a	4,27 ^b	3,20 ^b	17,7 ^b
LM-458-1	1,34 ^d	2,46 ^a	3,8 ^b	1,26 ^d	4,14 ^a	7,0 ^c
$\bar{x}$	3,29	1,87	7,7	3,94	3,02	17,1
$Pr > F$	0,000 1	0,106 9	0,000 1	0,000 1	0,000 1	0,000 1
Traitements						
T1	3,45 ^a	1,66 ^b	6,5 ^b	4,62 ^b	3,02 ^b	11,0 ^b
T2	3,12 ^a	2,07 ^a	8,8 ^a	3,27 ^a	4,31 ^a	23,2 ^a
$Pr > F$	0,201 0	0,001 0	0,012 1	0,000 3	0,000 1	0,000 1

Fig 1. Quantités d'azote par plante au stade B (Expérimentation en pots).

Fig 2. Nombres de tiges fertiles au m² au stade laitueux en fonction du niveau de fertilisation. (Expérimentation au champ).

Anthèse

À la floraison, et sur l'ensemble des traitements, Fédora présente 950 tiges épiées au m², soit 14% de plus que Sonia et 39% de plus que Plaisant et ceci de façon hautement significative ($Pr > F = 0,000 1$). De plus, des dosages d'azote des tiges, des feuilles et des épis ont été faits sur les plantes prélevées au champ. Il existe un effet traitement dans tous les cas, avec $Pr > F$ égal respectivement à 0,000 1, 0,002 5 et 0,000 1. Cependant le comportement variétal n'est pas significativement différent (tableau V).

Tableau V. Teneurs en azote des tiges, des feuilles et des épis au stade floraison sur les 3 niveaux de fertilisation. $\bar{x}$ = Valeurs moyennes. $Pr > F$ = Probabilité de signification (seuil à 5%). a, ab, b = classement par le test de Duncan. (Expérimentation au champ).

Variétés	Teneurs en azote (%)		
	Tiges	Feuilles	Epis
Sonia	1,34 ^a	4,09 ^a	2,10 ^a
Fédora	1,27 ^a	4,15 ^a	1,99 ^a
Plaisant	1,34 ^a	4,07 ^a	2,11 ^a
$\bar{x}$	1,30	4,12	2,05
$Pr > F$	0,663 4	0,868 9	0,103 9

Les plantes échantillonnées sur l'expérimentation en pot au stade floraison étaient atteintes de jaunisse nanisante (BYDV) et d'helminthosporiose (*Helminthosporium gramineum*). Les résultats obtenus n'ont pas pu être exploités en raison de leur trop grande variabilité.

Stade laiteux

Pour l'expérimentation au champ au stade laiteux, on constate que le nombre de talles épiées de Fédora et Plaisant augmente avec le niveau de fertilisation azotée (fig 2) : ceci est conforme aux résultats de Rémy (1983) et Sébillotte (1985). En revanche, Sonia subit déjà des problèmes de verse qui influencent de façon négative l'intensité du tallage. Là encore, Fédora confirme sa capacité de tallage.

La teneur en azote des feuilles de Fédora est de 15% plus faible que celle de Sonia et de Plaisant sur l'ensemble des traitements azotés. Les effets variété et traitement sont significatifs avec $Pr > F = 0,0001$ et un coefficient de variation de 8,32. En revanche, les teneurs en azote des tiges et des épis ne permettent pas de distinguer un comportement variétal particulier.

Maturité du grain

Les différentes composantes du rendement à maturité sont données dans la figure 3. Au niveau de fertilisation de 200 unités, les plantes ont subi les effets de verse et de maladies, rendant les résultats inexploitable. En effet, la campagne 1988-1989 se caractérise par un climat très doux avec peu de pluie, qui n'a pas assuré le lessivage normal des nitrates et a plutôt favorisé la nitrification. De plus, un contrôle des nitrates présents dans le sol avant les différents apports d'azote n'a pas été effectué; ainsi, les quantités de nitrates du sol étaient sans doute excessives. Ceci met l'accent sur l'importance de l'ajustement de la fertilisation azotée dans les pratiques culturales. Aux niveaux de fertilisation 50 et 100 U, la variété semi-naine, Fédora, présente pour la plupart des paramètres mesurés, des valeurs plus élevées que Sonia. Son principal atout semble être sa capacité de tallage (nombre d'épis par m²) que l'on confirme en tant que caractéristique génotypique. Plaisant semble être le cultivar qui répond le mieux à l'augmentation de la fumure

azotée avec un rendement globalement meilleur que les 2 autres variétés. Son indice de récolte est plus élevé que celui des 2 autres cultivars : ceci est conforme à la tendance générale des variétés hexastiques par rapport aux distiques.

Les dosages d'azote du grain et des pailles permettent de calculer le *Nitrogen Harvest Index* (NHI) = Azote accumulé dans le grain/azote accumulé dans la biomasse aérienne. Le test de Fisher appliqué à la teneur en azote du grain, à la teneur en azote des pailles et au NHI met en évidence des effets variété et traitement toujours hautement significatifs ($Pr > F = 0,0001$), (fig 4). Le classement des variétés pour leur teneur en azote du grain est conforme à celui qui était attendu et n'est pas modifié en fonction du niveau de fertilisation. La variété semi-naine Fédora se distingue par une teneur en azote des pailles plus élevée, ce qui lui confère un NHI toujours inférieur aux variétés normales.

Le NHI aussi appelé « indice de répartition de l'azote » est souvent considéré comme un indice de remobilisation (Desai et Bhatia, 1978). Ainsi ces résultats mettent en évidence une efficacité de remobilisation de l'azote plus

Fig 3. Composantes du rendement en grain à maturité. a, ab, b = Classement des variétés par le test de Duncan (seuil de signification à 5%). (Expérimentation au champ).

Fig 4. *Nitrogen Harvest Index* (NHI) et teneurs en azote du grain et des pailles à maturité. a, ab, b = Classement des variétés par le test de Duncan (seuil de signification à 5%). (Expérimentation au champ).

faible pour Fédora. Ceci confirme les données de Montaut (1983) qui soulignait une activité protéasique plus faible pour cette variété. Cependant la définition du *NHI* tient compte non seulement de la fraction d'azote du grain provenant de la remobilisation mais aussi de la fraction provenant de l'assimilation directe pendant la maturation; celle-ci varie en fonction de l'azote disponible du sol, du cultivar et n'est pas toujours négligeable (Lefèvre 1980). La méthode de calcul de Moll *et al* (1982) permet, comme nous le verrons, de préciser l'importance relative des fractions d'azote du grain correspondant aux différents processus physiologiques mis en jeu.

Un façon de mieux comprendre les interactions entre la production de matière sèche et celle de protéines est d'étudier la corrélation entre le *NHI* et le *HI*. La figure 5 donne la droite de régression du *NHI* en fonction du *HI* pour l'ensemble des niveaux de fertilisation. La corrélation significative ($p = 0,000\ 1$) obtenue entre ces 2 variables montre que l'efficacité de la remobilisation de l'azote et celle du transfert de substances carbonées vers le grain sont étroitement liées (Austin *et al*, 1977; Desai et Bathia, 1978; Dubois et Fosati, 1981; Loffer *et al*, 1985). De plus la variété Sonia présente un *NHI* toujours plus élevé que celui des autres variétés. Ainsi, ce type de corrélation semble être une caractéristique génotypique intéressante à étudier pour la sélection d'orge brassicole: on chercherait par exemple à obtenir une droite de régression avec une pente et des valeurs de *NHI* les plus faibles possibles.

La méthode de calcul de Moll *et al*, (1982) permet d'une part de préciser le comportement des variétés étudiées en fonction de l'azote fourni sous forme d'engrais et d'autre part de montrer l'influence du génotype et/ou du milieu sur la stratégie d'utilisation de l'azote. Les mesures effectuées (tableau VI) sont utilisées pour calculer les différents indices d'efficacité d'utilisation de l'azote (tableau VII).

Pour les 3 variétés étudiées, l'efficacité d'utilisation de l'azote du sol (*GW/NS*), de la plante (*GW/NT*) pour l'élaboration du rendement grainier, la masse de grain produit par unité d'azote du grain (*GW/NG*), ainsi que l'efficacité de l'absorption de l'azote (*NT/NS*), diminuent lorsque la fertilisation s'intensifie. Autrement dit, le rendement et la quantité d'azote absorbée ne sont pas proportionnels

à la quantité d'azote apportée dans le cas de cette expérimentation. En revanche, en moyenne sur les 3 variétés, plus le niveau de fertilisation est élevé et plus la remobilisation de l'azote vers le grain à partir de l'azote accumulé après l'anthesis (*NG/NA*) est efficace: 0,99 (c) à 50 U, 1,41 (b) à 100 U et 1,72 (a) à 200 U.

En ce qui concerne le comportement de chacune des variétés en moyenne sur les 3 niveaux de fertilisation:

— Fédora se caractérise par un indice de transfert d'azote (*NG/NT*) le plus faible;

— Sonia présente une moindre efficacité d'utilisation de l'azote pour la production de grains (*GW/NS*, *GW/NT* et *GW/NG*). La fraction d'azote transloquée vers le grain (*NG/NT*) est comparable à celle de Plaisant;

— Plaisant est le cultivar qui a la meilleure efficacité d'utilisation de l'azote apporté, de la plante et du grain pour l'élaboration du rendement (*GW/NS*, *GW/NT* et *GW/NG*).

Par ailleurs, le classement des variétés pris d'un niveau de fertilisation à l'autre ou tous traitements confondus, ne varie pas significativement. Ceci tend à montrer que les processus physiologiques intervenant sur l'efficacité d'utilisation de l'azote sont plus influencés par le génotype que par les quantités d'azote appliquées.

CONCLUSION

À l'issue de ces travaux, la variété semi-naine Fédora se caractérise par une bonne capacité de tallage. Son indice de récolte est également plus élevé que celui de la variété de taille normale à 2 rangs étudiée. Ceci est conforme aux résultats de Ali *et al*, 1978 sur d'autres cultivars du même type.

En ce qui concerne la stratégie d'utilisation de l'azote, on observe que le semi-nanisme de type *sdw* qui influence l'intensité du tallage, entraîne finalement une bonne absorption de l'azote fourni. De plus, l'expérience en pots montre que les 2 variétés semi-naines ont des teneurs et des quantités d'azote qui augmentent peu lorsqu'on intensifie la fertilisation: ceci semble être une caractéristique de ce type de semi-nanisme (Ecochard et Sarraffi, comm pers). L'efficacité des transferts des substances azotées vers le grain est plus

Tableau VI. Quantités d'azote accumulées (g/plante) et rendements en grain (g/plante) en fonction de l'azote fourni (g/plante) pour les 3 variétés étudiées au champ. *NT*: quantité d'azote des parties aériennes à maturité. *NF*: quantité d'azote des parties aériennes à la floraison. *NA*: quantité d'azote absorbée après l'anthèse ($NA = NT - NF$). *NG*: quantité d'azote du grain à maturité. *GW*: rendement en grain. *NS*: azote fourni sous forme d'engrais (g-plante^{-1}). $\bar{x}$ = Valeurs moyennes. $Pr > F$ = Probabilité de signification (seuil à 5%).

Variétés	NT	NF	NA	NG	GW	NS
Sonia	0,167	0,045	0,122	0,110	4,53	0,035
Fédora	0,171	0,049	0,116	0,110	4,91	
Plaisant	0,157	0,049	0,108	0,107	5,19	
Sonia	0,163	0,098	0,066	0,107	4,10	0,070
Fédora	0,192	0,092	0,099	0,113	4,81	
Plaisant	0,190	0,097	0,093	0,130	5,71	
Sonia	0,207	0,148	0,058	0,110	3,77	0,140
Fédora	0,203	0,140	0,063	0,095	3,55	
Plaisant	0,207	0,132	0,074	0,120	4,88	
$\bar{x}$	0,191	0,094	0,088	0,109	4,48	
$Pr > F$	0,119 3	0,845 9	0,432 9	0,356 9	0,007 8	

Tableau VII. Efficacités d'utilisation de l'azote et ses composantes à 3 niveaux de fertilisation azotée, pour les 3 variétés étudiées. *GW/NS*: efficacité d'utilisation de l'azote fourni pour l'élaboration du rendement en grain. *NT/NS*: efficacité d'absorption de l'azote fourni. *GW/NT*: efficacité d'utilisation de l'azote de la plante pour l'élaboration du rendement en grain. *NG/NT*: indice de répartition de l'azote ou fraction d'azote transloquée vers le grain. *GW/NG*: masse de grain produit par unité d'azote présente dans le grain. *NA/NT*: fraction d'azote accumulée après la floraison. *NG/NA*: proportion d'azote transloquée vers le grain à partir de l'azote accumulé après la floraison. *NS*: azote fourni sous forme d'engrais (g-plante^{-1}) $\bar{x}$ = Valeurs moyennes. $Pr > F$ = Probabilité de signification (seuil à 5%, * = significatif). ^a, ^{ab}, ^b = Classement par le test de Duncan.

Variétés	GW/NS	NT/NS	GW/NT	GW/NG	NG/NT	NA/NT	NG/NA	NS
Sonia	129,43 ^a	4,76 ^a	27,37 ^a	41,24 ^a	0,68 ^a	0,73 ^a	0,91 ^a	0,035
Fédora	140,35 ^a	4,90 ^a	29,67 ^a	45,65 ^a	0,63 ^b	0,72 ^a	1,04 ^a	
Plaisant	148,30 ^a	4,47 ^a	32,99 ^a	49,28 ^a	0,68 ^a	0,65 ^a	0,98 ^a	
Sonia	58,67 ^b	2,33 ^a	25,57 ^a	38,81 ^a	0,66 ^a	0,40 ^a	1,87 ^a	0,070
Fédora	68,83 ^b	2,73 ^a	25,38 ^a	42,88 ^a	0,60 ^b	0,52 ^a	1,17 ^a	
Plaisant	81,62 ^a	2,72 ^a	30,38 ^a	44,11 ^a	0,67 ^a	0,49 ^a	1,47 ^a	
Sonia	26,93 ^a	1,47 ^a	18,39 ^b	34,33 ^b	0,55 ^a	0,28 ^a	1,64 ^a	0,140
Fédora	25,33 ^a	1,45 ^a	18,02 ^b	37,40 ^{ab}	0,47 ^b	0,31 ^a	1,80 ^a	
Plaisant	34,88 ^a	1,47 ^a	23,41 ^a	41,37 ^a	0,58 ^a	0,36 ^a	1,71 ^a	
$\bar{x}$	74,75	2,92	24,33	41,13	0,58	0,48	1,37	
$Pr > F$	0,000 1	0,743 3	0,000 1	0,003 2	0,000 1*	0,000 1*	0,090 1	

Classement des variétés sur l'ensemble des niveaux de fertilisation.

GW/NS	NT/NS	GW/NT	GW/NG	NG/NT	NG/NA	NG/NA
Plaisant ^a	Fedora ^a	Plaisant ^a	Plaisant ^a	Plaisant ^a	Plaisant ^a	Sonia ^a
Fedora ^{ab}	Plaisant ^a	Fedora ^b	Fedora ^{ab}	Sonia ^a	Fedora ^b	Plaisant ^b
Sonia ^b	Sonia ^a	Sonia ^b	Sonia ^{bc}	Fedora ^b	Sonia ^b	Fedora ^b

faible pour Fédora et ceci, quel que soit le niveau d'azote (cf fig 5 et la méthode de calcul de Moll *et al*, 1982). Ainsi il apparaît que l'efficacité de remobilisation est également liée au contrôle génétique (Cox *et al*, 1985; Van Sanford et McKown, 1987). Il serait intéressant d'étudier les transferts d'azote sur d'autres variétés du même type afin de relier cette faible remobilisation à des effets probablement indirects du gène *sdw*. On pourrait en outre envisager, dans le cadre d'un programme de sélection d'orges brassicoles, de combiner le type hexastique comme Plaisant à bon niveau de rendement avec un type semi-nain comme Fédora qui présente une faible remobilisation, afin d'étudier l'héritabilité de ce caractère. La lignée montpelliéraine LM-458-1 (Hâtif de Grignon croisé avec Fédora) est un exemple de travail allant dans ce sens.

Pour affiner l'étude des transferts d'azote, il serait intéressant, d'une part d'augmenter les niveaux de fertilisation (en particulier de rajouter un témoin sans azote), et d'autre part d'effectuer des mesures d'azote minéral du sol au cours du cycle de développement. Enfin, l'utilisation du ^{15}N permettrait de faire des mesures directes et d'évaluer la fraction d'azote du grain qui provient de la remobilisation et celle due à l'assimilation directe pendant la maturation.

Fig 5. Droites de régression du *Nitrogen Harvest Index* (NHI) en fonction du *Harvest Index* (HI = Indice de récolte) pour les 3 variétés étudiées et sur l'ensemble des niveaux de fertilisation. (*Expérimentation au champ*).

Équations des droites de régression et coefficients de corrélation (r):

Plaisant: $y = 1,56x + 0,04$; $r = 0,83$; Fédora: $y = 1,94x - 0,09$; $r = 0,84$; Sonia: $y = 1,73x + 0,06$; $r = 0,78$.

REMERCIEMENTS

Ces travaux ont été réalisés à l'initiative de l'Institut technique des céréales et fourrages, l'Institut de recherches technologiques agro-alimentaire des céréales, la Chambre syndicale de la malterie française et de l'Union générale de la brasserie française et financés par le ministère de la Recherche et de la Technologie.

Nous remercions par ailleurs Monsieur P Mansat, directeur de la station de génétique et d'amélioration des plantes de Mauguio et Monsieur F Kaan, directeur de recherche, pour leurs remarques constructives en vue de l'amélioration du texte.

Que le personnel technique et les stagiaires du laboratoire trouvent ici nos remerciements pour leur soutien dans la réalisation de ce travail.

RÉFÉRENCES

- Augé G (1981) Étude pédologique du domaine INRA de Mauguio. Apports complémentaires de résistivimétrie, télédétection et micromorphologie. Diplôme d'agronomie approfondie, École nat sup agron Montpellier, France
- Ali MAM, Okiror O, Rasmusson C (1978) Performance of semi-dwarf barley. *Crop Sci* 18, 418-422
- Austin RB, Ford MA, Edrich JA, Blackwell RD (1977) The nitrogen economy of winter wheat. *J Agric Sci Camb* 88, 159-167
- Bradstreet RB (1965) *The Kjeldahl method for organic nitrogen*. Academic Press, New York
- Chery J, Lefevre B, Robin P, Salsac L (1981) Barley breeding for high protein content. Relationship with nitrate reductase and proteolytic activity. In: *Barley Genetics IV*. Proc 4th Int Barley Genet Symp, Edinburgh. Edinburgh Univ Press, 310-319
- Cox MC, Qualset CO, Rains DW (1985) Genetic variation for nitrogen assimilation and translocation in wheat. II. Nitrogen assimilation in relation to grain yield and protein. *Crop Sci* 25, 435-440
- Desai RM, Bathia CR (1978) Nitrogen uptake and nitrogen harvest index in durum wheat cultivars varying in their grain protein concentration. *Euphytica* 27, 561-566
- Dubois JB, Fossati A (1981) Influence of nitrogen uptake and nitrogen partitioning efficiency on grain yield and grain protein concentration of twelve winter wheat genotypes (*Triticum aestivum* L.). *Z Pflanzenzüchtg* 86, 41-49

- Fankowiak JD (1987) Coordinator's report on the semi dwarf barley collection. *Barley Genet News* 17, 114-116
- Gale MD (1979) The effect of the Norin 10 dwarfing gene on yield in wheat. In: *Proc 5th Int Wheat Genet Symp*, New Dehli, India (SS Ramanajam, ed) 378-387
- Haar V, von Wettstein D (1976) Studies of an induced, high yielding dwarf-mutant of spring barley. In: *Barley Genetic III. Proc 3th Int Barley Genet Symp*, Garching, Federal Republic of Germany. (H Gaul ed), München, 215-218
- Hanson PR (1981) Genetics of time of heading in line containing the « Denso » dwarfing gene. In: *Barley Genetics IV. Proc 4th Int Barley Genet Symp*. Edinburgh. Edinburgh Univ Press, 562-565
- Hoagland DR, Arnon DI (1950) The water culture method for growing plants without soil. *Calif Agric Exp Stn. Univ California, Berkeley*, 347
- Hockett EA, Nilan RA (1985) Genetics. In: *Barley Agronomy Monograph No 26* (DC Rasmusson, ed), 8, 187-230
- Lefèvre B (1980) Assimilation de l'azote minéral et remobilisation de l'azote réduit chez l'orge. Relation avec l'activité nitrate réductase et l'activité protéolytique. Thèse de 3^e cycle, Univ Sci Tech Languedoc/Éc Nat Sup Agron de Montpellier, France
- Löffler CM, Rauch TL, Busch RH (1985) Grain and plant protein relationships in hard red spring wheat. *Crop Sci* 25, 521-524
- Mc Clung AM, Cantrell RG, Quick JS, Gregory RS (1986) Influence of the Rht-1 semi-dwarf gene on yield, yield components and grain protein in durum wheat. *Crop Sci* 26, 1095-1099
- Moll RH, Kamprath EJ, Jackson WA (1982) Analysis interpretation of factors which contribute to efficiency of nitrogen utilisation. *Agron J* 74, 562-564
- Montaut D (1983) Assimilation et remobilisation de l'azote chez l'orge cultivée; variations génotypiques et fluctuations dues au milieu. Thèse 3^e cycle, Univ Sci Tech Languedoc/Éc. Nat Sup Agron Montpellier, France
- Nilan RA (1964) *The cytology and genetics of barley*. Washington State University, Monogr suppl No 3 Res Stud
- Rasmusson DC (1988) Description of genetic stock. *Barley Genet News* 18, 87
- Rémy JC (1983) Fertilisation azotée du blé d'hiver. *Cultivar* 166, 89-92
- SAS Institute (1985) *SAS user's guide. Statistics*. SAS Inst Inc, Cary, NC
- Sébillotte M (1985) Rôles de l'azote dans le comportement d'un peuplement de céréales. Réflexion sur l'approche en agronomie. *C R Séances Acad Agric Fr* 71 n° 3, 222-301
- Sogaard B, Von Wettstein-Knoweles P (1987) Barley: genes and chromosomes. *Carlsberg Res Commun* 52, 123-196
- Thompson AP (1984) Effect of the Jotun derived semi-dwarf gene on agronomic and quality traits in barley. *Dissertation Abstrats Int B*, 44 (5), 13013
- Van Sanford DA, Mac Know CT (1987) Cultivar differences in nitrogen remobilisation during grain fill in soft red winter wheat. *Crop Sci* 27, 295-300
- Zahour A, Rasmusson DC, Gallagher LW (1987) Effect of semidwarf stature, head number and kernel number on grain yield in barley in Morocco. *Crop Sci* 27, 31-35
- Zeniscva L (1982) Methods of breeding semi-dwarf forms of spring barley for yield. *Tagungsbericht Akad Landwirtschafts-Wiss DDR* 201, 31-35