

الجمهورية الجزائرية الديمقراطية الشعبية
République Algérienne Démocratique et Populaire
وزارة التعليم العالي والبحث العلمي
Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique
المدرسة الوطنية العليا للفلاحة - الحراش - الجزائر
Ecole Nationale Supérieure Agronomique El-Harrach - Alger

Thèse

En vue de l'obtention du diplôme de Doctorat 3ème cycle LMD en Sciences Agronomiques

Département : Productions Végétales

Spécialité : Amélioration des Productions Végétales et Agriculture Durable

Thème

Utilisation de génotypes de maïs (*Zea mays* L.) pour
l'étude de l'efficacité d'utilisation de l'azote

Présentée par : CHEMLAL Azeddine

Soutenu le : 09/04/2025

Devant le jury :

Président :	KHELIFI Lakhdar	Professeur (ENSA, El-Harrach)
Directeur de thèse :	MEFTI Mohammed	Professeur (ENSA, El-Harrach)
Examineurs :	BELOUHRANI Amel-Souhila	MCA (ENSA, El-Harrach)
	BAHLOULI Fayçal	Professeur (Université de Bordj BouArreridj)

Année universitaire : 2024/2025

Dédicace

Je dédie ce modeste travail à mes chers parents, à mes sœurs et à mes frères

À toute ma famille

À toute personne qui m'a soutenu pendant mes longues années d'études

À mes chers et aimables amis

À ceux que j'aime et à ceux qui m'aiment

Azeddine

Remerciements

Avant toute chose, Louanges et Gloire à ALLAH, le tout puissant, de m'avoir donné la volonté, le courage et surtout la patience pour surmonter les nombreuses difficultés rencontrées durant toutes ces années d'études.

Je tiens à exprimer ma profonde gratitude à mon directeur de thèse, professeur MEFTI Mohammed, pour son soutien moral, scientifique et technique tout au long de la préparation de cette thèse. Sa confiance et son dévouement m'ont encouragé à persévérer dans les moments difficiles. J'ai beaucoup appris grâce à lui, et je m'efforcerai à l'avenir de transmettre ces connaissances et d'aider ceux qui en auront besoin. Je lui suis reconnaissant pour avoir été un mentor exceptionnel, enrichissant mon parcours académique par son savoir-faire et sa bienveillance.

Je tiens à exprimer mes remerciements les plus sincères aux membres du jury qui ont accepté d'évaluer cette thèse. M. KHELIFI Lakhdar, professeur à l'ENSA, pour l'honneur qu'il m'a accordé en acceptant de présider le jury de cette thèse. À Mme BELOUHRANI Amel-Souhila, Maitre de Conférences classe A à l'ENSA, et à M. BAHLOULI Fayçal, professeur à l'Université de Bordj Bou Arreridj, qui m'ont honoré de leur présence dans le jury et ont accepté d'examiner et d'évaluer ce travail.

Je souhaite exprimer ma plus profonde gratitude au Pr. MEKLIICHE Arezki pour son soutien inestimable tout au long de ces années. Sa confiance en moi, ainsi que son appui moral, scientifique et technique, ont été d'une aide inestimable. Je lui suis particulièrement reconnaissant pour sa guidance éclairée, qui m'a permis de surmonter les moments les plus difficiles. À l'avenir, je m'efforcerai de transmettre tout ce que j'ai appris et d'apporter mon aide à ceux qui en auront besoin.

Je tiens également à remercier M. DJEMEL Abderrahmane (que Dieu l'accueille dans son vaste paradis), ex-professeur à l'ENSA, pour tout ce que j'ai appris de lui.

Je souhaite remercier sincèrement le Pr. LUPINI Antonio, professeur à l'Université Méditerranéenne de Reggio Calabria (Italie), pour son accueil dans le laboratoire de génétique des plantes. Je lui suis reconnaissant pour son intérêt, son soutien précieux et sa bienveillance tout au long du développement de ma thèse. Sa contribution a été inestimable, et je me considère chanceux d'avoir eu l'opportunité de travailler sous sa direction.

Je tiens à adresser mes vifs remerciements à toute l'équipe du maïs : Dr. RIACHE M., Dr. RIDA S., Dr. MAAFI O., M. BENZOHR A. et M. LATEB R., pour leur précieux soutien et leur collaboration inestimable. Je remercie également M. LABADI Redouane, ingénieur en sciences du sol, pour son aide précieuse.

Je tiens également à exprimer mes sincères remerciements à M. KHARSI Mohammed, ingénieur à l'INRAA (Station Expérimentale d'Adrar), ainsi qu'au Dr. CHEBLI Abderrahmane (MCA à l'ENSA), pour la fourniture des semences utilisées dans cette étude. Sa générosité et son soutien ont été essentiels à la réussite de notre recherche.

Je souhaite également exprimer ma gratitude à toute l'équipe du Laboratoire des Ressources Génétiques et Biotechnologies (LRGB), ainsi qu'à son directeur, Pr. MORSLI A., pour leur soutien inestimable. Je tiens également à remercier toute l'équipe des laboratoires du département des productions végétales pour leur collaboration.

Je tiens à exprimer ma profonde gratitude envers mes chers parents, mes sœurs, mes frères, ainsi qu'à toute ma famille, pour leur encouragement et leur soutien indéfectible tout au long de mon parcours.

Je tiens également à remercier toutes les personnes qui ont contribué, de près ou de loin, à la réalisation de ce modeste travail.

Azeddine

Résumé

L'azote est un facteur limitant majeur pour la productivité des cultures. Par conséquent, le développement de cultivars efficaces dans l'utilisation de l'azote et/ou tolérants au stress azoté est essentiel pour une agriculture durable, productive et respectueuse de l'environnement. Les objectifs de cette étude étaient d'évaluer la diversité agro-morphologique, l'efficacité d'utilisation de l'azote, l'efficacité de remobilisation de l'azote et les caractéristiques de l'architecture du système racinaire sous différents niveaux de disponibilité en azote chez quelques populations algériennes de maïs collectées dans les oasis d'Adrar et de Timimoun. Par la suite, à l'aide du RNA-Seq, une analyse comparative du transcriptome de deux populations présentant une tolérance contrastée au stress à faible teneur en azote a été réalisée, afin d'élucider les mécanismes moléculaires dynamiques sous-jacents à la tolérance au stress dû à la faible teneur en azote. Afin d'atteindre nos objectifs, trois expérimentations ont été menées en plein champ, en chambre de culture et sous serre.

De manière générale, les résultats de notre étude ont mis en évidence une diversité génétique significative avec une très large gamme de variation, pour les différents aspects agro-morphologiques, de l'efficacité d'utilisation de l'azote, de l'efficacité de remobilisation de l'azote ainsi que de l'architecture du système racinaire, évalués à divers stades de développement, parmi les populations étudiées sous différents niveaux d'azote. Cette diversité suggère que le matériel étudié est adapté à une large gamme de disponibilité d'azote, en particulier dans des conditions de faible disponibilité d'azote. En outre, l'identification de génotypes de maïs tolérants au stress azoté dans des conditions de stress (P9 et P13) et efficaces dans l'utilisation de l'azote dans des conditions optimales (P2 et P5) est cruciale pour une meilleure valorisation de ces génotypes avec l'adoption de pratiques agronomiques appropriées, selon les capacités et les objectifs des agriculteurs, pour des rendements élevés et stables.

De plus, les fortes corrélations observées entre le rendement en grains, l'accumulation de la matière sèche et de l'azote avant l'apparition des soies, ainsi que la durée de la phase végétative, suggèrent qu'une accumulation précoce et élevée de la matière sèche et d'azote avant l'apparition des soies est cruciale pour maximiser le rendement et améliorer la qualité nutritionnelle des grains. D'autre part, la culture hydroponique confirme sa fiabilité grâce aux résultats des corrélations observées dans notre étude entre les caractéristiques de l'architecture racinaire et celles des plantes adultes. En outre, cette technique a prouvé également son efficacité en tant qu'outil puissant pour caractériser avec précision les paramètres du développement racinaire et évaluer la diversité génétique.

Enfin, nos résultats sur la réponse transcriptomique de deux populations, présentant une tolérance contrastée au stress à faible teneur en azote, ont révélé une différence significative entre ces deux populations dans des conditions de stress azoté. Ces résultats ont permis de mieux comprendre les mécanismes moléculaires de la tolérance au stress azoté chez le maïs et faciliteront ainsi la sélection assistée par les marqueurs moléculaires en vue du développement de cultivars de maïs plus tolérants à ce type de stress. Compte tenu de ces résultats, cette diversité génétique devrait être exploitée dans des programmes de sélection et d'amélioration visant à réduire la forte dépendance aux variétés importées, qui peinent parfois à s'adapter aux conditions agroécologiques et climatiques variées de l'Algérie.

Mots clés : *Zea mays* L., populations locales, efficacité d'utilisation de l'azote, tolérance au faible teneur en azote, séquençage de l'ARN, architecture du système racinaire.

المخلص

يعتبر النيتروجين عاملاً مقيداً رئيسياً لإنتاجية المحاصيل. وبالتالي، فإن تطوير الأصناف التي تتسم بالكفاءة في استخدام النيتروجين و/أو التي تتحمل إجهاد النيتروجين أمراً ضرورياً للزراعة المستدامة والمنتجة والصدقية للبيئة. تمثلت أهداف هذه الدراسة في تقييم التنوع المورفولوجي، كفاءة استخدام النيتروجين، كفاءة إعادة تعبئة النيتروجين وخصائص بنية النظام الجذري في ظل مستويات مختلفة من توفر النيتروجين لبعض البذور المحلية للذرة الجرائية التي تم جمعها من واحات أدرار وتيميمون. بعد ذلك، وباستخدام RNA-Seq، تم إجراء تحليل نسخي مقارنة لمجموعتين متباينتين ذات قدرة تحمل متباينة للإجهاد النيتروجيني، وذلك لتوضيح الآليات الجزيئية الكامنة وراء تحمل الإجهاد النيتروجيني. ولتحقيق أهدافنا، تم إجراء ثلاث تجارب في الحقل وفي غرفة النمو وفي البيت البلاستيكي.

بصفة عامة، كشفت نتائج دراستنا عن تنوع وراثي كبير مع وجود نطاق واسع جداً من التباين، بالنسبة لمختلف الجوانب الزراعية، وكفاءة استخدام النيتروجين، وكفاءة إعادة تعبئة النيتروجين، وبنية نظام الجذري، التي تم تقييمها في مراحل مختلفة من النمو، بين المجموعات التي تمت دراستها تحت مستويات مختلفة من النيتروجين. يشير هذا التنوع إلى أن المادة المدروسة تتكيف مع نطاق واسع من توافر النيتروجين، خاصة في ظل ظروف توافر النيتروجين المنخفض. وبالإضافة إلى ذلك، فإن تحديد الأصناف الوراثية للذرة التي تتحمل الإجهاد النيتروجيني في ظل ظروف الإجهاد (P9 و P13) وتتسم بالكفاءة في استخدام النيتروجين في الظروف المثلى (P2 و P5) أمر بالغ الأهمية إذا ما أريد استخدام هذه الأصناف بشكل أفضل مع اعتماد الممارسات الزراعية المناسبة، وفقاً لقدرات المزارعين وأهدافهم، من أجل تحقيق إنتاجية عالية ومستقرة.

علاوة على ذلك، تشير الارتباطات القوية التي لوحظت بين محصول الحبوب وتراكم المادة الجافة والنيتروجين قبل الإزهار ومدة المرحلة الخضريّة إلى أن التراكم المبكر والعالي للمادة الجافة والنيتروجين قبل فترة الإزهار أمر بالغ الأهمية لزيادة المحصول وتحسين الجودة الغذائية للحبوب. من ناحية أخرى، تؤكد الزراعة المائية موثوقيتها بفضل الارتباطات التي لوحظت في دراستنا بين خصائص بنية الجذور وخصائص النباتات البالغة في الحقل. وبالإضافة إلى ذلك، أثبتت هذه التقنية أيضاً فعاليتها كأداة قوية لتوصيف خصائص الجذور بدقة وتقييم التنوع الوراثي.

وأخيراً، كشفت نتائجنا حول الاستجابة النسخية لمجموعتين متباينتين من الذرة تتسمان بتحمل متباين للإجهاد النيتروجيني عن وجود اختلاف كبير بين هاتين المجموعتين تحت ظروف الإجهاد النيتروجيني. وقد أدت هذه النتائج إلى فهم أفضل للآليات الجزيئية لتحمل إجهاد النيتروجين في الذرة وستسهل عملية الانتقاء بمساعدة الواسمات الجزيئية بهدف تطوير أصناف من الذرة أكثر تحملاً لهذا النوع من الإجهاد. وبالنظر إلى هذه النتائج، ينبغي استغلال هذا التنوع الجيني في برامج الانتقاء والتحسين التي تهدف إلى الحد من الاعتماد الكبير على الأصناف المستوردة التي تكافح أحياناً للتكيف مع الظروف الزراعية والمناخية المتنوعة في الجزائر.

الكلمات المفتاحية: *Zea mays L.*، البذور المحلية، كفاءة استخدام النيتروجين، تحمل المستويات المنخفضة من النيتروجين، تسلسل الحمض النووي الريبي، بنية النظام الجذري.

Abstract

Nitrogen is a major limiting factor for crop productivity. Consequently, the development of cultivars that are efficient in nitrogen use and/or tolerant to nitrogen stress is essential for sustainable, productive and environmentally friendly agriculture. The objectives of this study were to evaluate agro-morphological diversity, nitrogen use efficiency, nitrogen remobilization efficiency and root system architecture characteristics under different levels of nitrogen availability in some Algerian maize populations collected from the Adrar and Timimoun oases. Subsequently, using RNA-Seq, a comparative transcriptome analysis of two populations exhibiting contrasting tolerance to low-nitrogen stress was carried out, in order to elucidate the dynamic molecular mechanisms underlying tolerance to low-nitrogen stress. To achieve our objectives, three experiments were carried out in the field, in a growth chamber and in the greenhouse.

Overall, the results of our study revealed significant genetic diversity with a very wide range of variation, for the different agro-morphological aspects, of nitrogen use efficiency, nitrogen remobilization efficiency and root system architecture, assessed at various stages of development, among the populations studied under different nitrogen levels. This diversity suggests that the material studied is adapted to a wide range of nitrogen availability, particularly under conditions of low nitrogen availability. Furthermore, the identification of maize genotypes that are tolerant to nitrogen stress under stress conditions (P9 and P13) and efficient in nitrogen utilization under optimal conditions (P2 and P5) is crucial for a better valorization of these genotypes with the adoption of appropriate agronomic practices, according to farmers' capacities and objectives, for high and stable yields.

Furthermore, the strong correlations observed between grain yield, pre-silk accumulation of dry matter and nitrogen, and the duration of the vegetative phase, suggest that an early and high pre-silk accumulation of dry matter and nitrogen is crucial for maximizing yield and improving grain nutritional quality. On the other hand, hydroponics confirms its reliability thanks to the correlations observed in our study between root architecture characteristics and those of adult plants. In addition, this technique has also proved its effectiveness as a powerful tool for accurately characterizing root development parameters and assessing genetic diversity.

Finally, our results on the transcriptomic response of two populations with contrasting tolerance to low nitrogen stress revealed a significant difference between these two populations under nitrogen stress conditions. These results have led to a better understanding of the molecular mechanisms of nitrogen stress tolerance in maize, and will facilitate molecular marker-assisted selection for the development of maize cultivars more tolerant to this type of stress. In view of these results, this genetic diversity should be exploited in breeding and improvement programs aimed at reducing heavy dependence on imported varieties, which sometimes struggle to adapt to Algeria's varied agroecological and climatic conditions.

Keywords: *Zea mays* L., Algerian populations, nitrogen use efficiency, low nitrogen tolerance, RNA sequencing, root system architecture.

Table des matières

Liste des abréviations	I
Liste des tableaux	V
Liste des figures	VII
Introduction générale	1
Chapitre I : Synthèse bibliographique	5
1. Généralités sur le maïs	5
1.1. Origine et généralités sur le maïs	5
1.2. Production, utilisation et économie du maïs	5
1.3. Contribution du maïs à la sécurité alimentaire mondiale	6
1.4. Effet des changements climatiques sur la production de maïs	7
1.5. Effet des stress biotiques et abiotiques chez le maïs	7
1.6. Maïs en Algérie	8
1.7. Diversité génétique chez le maïs	9
1.7.1. Ressources génétiques	9
1.7.2. Populations locales de maïs et leur intérêt	10
2. Azote	10
2.1. Importance de l'azote pour les plantes	10
2.1.1. Consommation de l'azote et sa contribution dans la sécurité alimentaire	10
2.1.2. Fonctions de l'azote	11
2.1.3. Symptômes de carence en azote	11
2.2. Cycle de l'azote dans le système sol-plante	12
2.3. Métabolisme de l'azote dans les plantes	13
2.3.1. Formes d'azote absorbées par la plante	13
2.3.1.1. Absorption et transport de nitrate dans la plante	13
2.3.1.2. Absorption et transport de l'ammonium dans la plante	14
2.3.2. Assimilation de l'azote	14
2.3.3. Remobilisation de l'azote	14
2.4. Fertilisation azotée en agriculture	15
2.4.1. Utilisation des engrais azotés	15
2.4.2. Fumier	16
2.4.3. Fertilisation azotée à l'aide d'engrais verts et de cultures de couverture	16
2.4.4. Gestion intégrée des éléments nutritifs dans l'agriculture intensive	16
2.5. Pertes d'azote dans l'environnement	16
2.5.1. Volatilisation de l'ammoniac	17

2.5.2. Dénitrification	17
2.5.3. Lessivage de nitrate.....	17
2.5.4. Érosion des sols et ruissellement de surface	18
2.6. Conséquences environnementales des pertes d'azote	18
3. Efficience d'utilisation de l'azote	19
3.1. Définition de l'efficience d'utilisation de l'azote	19
3.2. Statut mondial de l'efficience d'utilisation de l'azote	19
3.3. Différentes approches de quantification de l'efficience d'utilisation de l'azote	19
3.3.1. Approche par différence d'azote	20
3.3.2. Approche par traceur ¹⁵ N	20
3.3.3. Approche par bilan d'azote.....	20
3.4. Indices de l'efficience d'utilisation de l'azote utilisés dans la recherche agronomique.....	20
3.4.1. Indices basés sur la fertilisation	21
3.4.2. Indices basés sur la culture.....	21
3.5. Caractéristiques influençant l'efficience d'utilisation de l'azote.....	21
3.5.1. Caractéristiques influençant l'efficience de l'absorption de l'azote.....	23
3.5.1.1. Architecture du système racinaire	23
3.5.1.2. Systèmes de transport de l'azote	23
3.5.1.3. Effet des associations rhizosphériques	23
3.5.1.4. Sénescence retardée.....	24
3.5.2. Caractéristiques influençant l'efficience de transformation de l'azote	24
3.5.2.1. Assimilation de nitrate.....	24
3.5.2.2. Remobilisation de N après l'apparition des soies et dynamique de la sénescence	24
3.6. Stratégies pour améliorer l'efficience d'utilisation de l'azote chez le maïs	25
3.6.1. Perspective agronomique	25
3.6.2. Perspective génétique et moléculaire	26
3.7. Génotypes efficients ou tolérants au stress azoté.....	27
Chapitre II : Évaluation de la diversité agro-morphologique et estimation des paramètres génétiques chez quelques populations algériennes de maïs (<i>Zea mays</i> L.) d'origine saharienne sous différents niveaux de fertilisation azotée	29
1. Introduction.....	29
2. Matériel et méthodes	30
2.1. Matériel végétal.....	30
2.2. Essai sur le terrain	30
2.3. Dispositif expérimental et conduite de l'essai	32
2.3.1. Dispositif expérimental	32

2.3.2. Conduite de la culture	33
2.4. Paramètres agro-morphologiques étudiés	34
2.5. Estimation des paramètres génétiques	34
2.5.1. Estimation des variances génotypiques et phénotypiques	34
2.5.2. Estimation du coefficient de variance génotypique et phénotypique.....	34
2.5.3. Estimation de l'héritabilité	35
2.5.4. Estimation du progrès génétique en pourcentage de la moyenne	36
2.6. Analyses statistiques	36
3. Résultats	37
3.1. Evaluation des paramètres agro-morphologiques	37
3.1.1. Analyses de la variance et comparaisons des moyennes	37
3.1.2. Analyse en composantes principales.....	42
3.1.3. Corrélations entre les paramètres	43
3.2. Analyse des paramètres génétiques.....	46
3.2.1. Coefficient de variation phénotypique et génotypique	46
3.2.2. Héritabilité.....	46
3.2.3. Progrès génétique en pourcentage de la moyenne	47
4. Discussion	47
4.1. Evaluation des paramètres agro-morphologiques	47
4.2. Analyse des paramètres génétiques.....	52
5. Conclusion	56

Chapitre III : Evaluation de l'efficacité d'utilisation de l'azote chez quelques populations algériennes de maïs sous différentes doses de fertilisation azotée

1. Introduction	57
2. Matériel et méthodes	59
2.1. Matériel végétal, dispositif expérimental et conduite de la culture	59
2.2. Échantillonnage et mesures.....	59
2.3. Calcul des indices d'efficacité d'utilisation de l'azote	59
2.4. Analyses statistiques	61
3. Résultats	62
3.1. Paramètres agronomiques	62
3.2. Absorption totale de l'azote.....	63
3.3. Efficacité d'utilisation de l'azote et ses indices	65
3.3.1. Indices de la NUE basés sur la fertilisation azotée	65
3.3.2. Indices de la NUE basés sur la culture.....	66
3.4. Corrélations entre les indices de la NUE et les autres paramètres évalués.....	67

4. Discussion	68
4.1. Paramètres agronomiques	68
4.2. Absorption totale d'azote à maturité.....	71
4.3. Efficience d'utilisation de l'azote et ses indices	72
5. Conclusion	74
Chapitre IV : Effets de la fertilisation azotée sur l'accumulation, la répartition et la remobilisation de l'azote et de la biomasse végétale chez quelques populations algériennes de maïs.....	75
1. Introduction	75
2. Matériel et méthodes.....	77
2.1. Matériel végétal, dispositif expérimental et conduite de la culture	77
2.2. Échantillonnage et mesures.....	77
2.3. L'accumulation, la répartition et la remobilisation de l'azote et de la matière sèche	78
2.4. Analyses statistiques	79
3. Résultats	79
3.1. Accumulation de la matière sèche aux stades R1 et R6.....	79
3.1.1. Accumulation de la matière sèche au stade R1	79
3.1.2. Accumulation de la matière sèche au stade R6.....	80
3.2. Accumulation de la matière sèche après l'apparition des soies	83
3.3. Remobilisation de la matière sèche et sa contribution à l'accumulation de la matière sèche du grain.....	83
3.4. Accumulation de l'azote aux stades R1 et R6.....	84
3.4.1. Accumulation de l'azote au stade R1	84
3.4.2. Accumulation de l'azote au stade R6.....	86
3.5. Accumulation de l'azote après l'apparition des soies	87
3.6. Remobilisation de l'azote et sa contribution à l'accumulation de l'azote du grain.....	89
4. Discussion	93
4.1. Accumulation de la matière sèche aux stades R1 et R6.....	93
4.2. Accumulation de la matière sèche après l'apparition des soies	93
4.3. Remobilisation de la matière sèche et sa contribution à la matière sèche du grain	94
4.4. Accumulation de l'azote aux stades R1 et R6.....	94
4.5. Accumulation de l'azote après l'apparition des soies	96
4.6. Remobilisation de l'azote et sa contribution à l'accumulation de l'azote du grain.....	98
5. Conclusion	99
Chapitre V : Évaluation des caractéristiques de l'architecture du système racinaire chez quelques populations algériennes de maïs cultivées sous deux niveaux contrastés d'azote ..	100
1. Introduction	100

2. Matériel et méthodes	102
2.1. Matériel végétal.....	102
2.2. Expériences hydroponiques	102
2.3. Mesures phénotypiques	105
2.4. Analyses statistiques	105
3. Résultats et discussion	105
3.1. Évaluation des caractères liés à l'architecture racinaire	105
3.2. Corrélations des caractéristiques racinaires	109
3.3. Analyse en composantes principales.....	112
3.4. Corrélations entre les caractéristiques de l'architecture racinaire et les paramètres des plantes adultes	114
4. Conclusion	116
Chapitre VI : Analyse transcriptomique de deux populations algériennes de maïs présentant une tolérance contrastée au stress azoté.....	117
1. Introduction	117
2. Matériel et méthodes	119
2.1. Matériel végétal et conditions de croissance.....	119
2.2. Détermination des paramètres morpho-physiologiques.....	120
2.3. Analyses statistiques des données phénotypiques.....	120
2.4. Extraction de l'ARN et préparation de bibliothèques pour le séquençage	120
2.5. Séquençage de l'ARN et traitement des données	122
2.6. Analyse d'enrichissement de l'ontologie génétique	122
2.7. Analyse pondérée du réseau de co-expression de gènes.....	122
2.8. Validation de l'analyse de RNA-Seq par PCR quantitative en temps réel.....	123
3. Résultats	124
3.1. Effet du stress azoté sur les paramètres morpho-physiologiques des deux populations contrastées	124
3.2. Résultats du séquençage transcriptomique.....	125
3.3. Identification et analyse des gènes différentiellement exprimés.....	127
3.4. Analyse d'enrichissement des ontologies géniques pour les gènes différentiellement exprimés	130
3.5. Gènes différentiellement exprimés liés aux facteurs de transcription.	132
3.6. Analyse pondérée du réseau de co-expression de gènes.....	133
4. Discussion	137
5. Conclusion	140
Conclusions générales	142
Références bibliographiques	144

Liste des abréviations

AE : Efficience agronomique de l'azote (Agronomic N efficiency).

ANOVA : Analyse de variance.

ASI : Intervalle entre la floraison mâle et femelle (Anthesis silking interval).

BNEDER : Bureau national d'études pour le développement rural.

Chl : Teneur en chlorophylle mesurée par le SPAD (Soil Plant Analysis Development).

CRL : Longueur des racines coronaires (Crown root length).

CRN : Nombre de racines coronaires (Crown root number).

CV% : Coefficient de variation.

DEGs : Gènes différenciellement exprimés (Differentially expressed genes).

DMA : Accumulation de matière sèche totale (Dry matter accumulation).

DT : Diamètre de la tige.

ETR : Taux de transport d'électrons (Electron Transport Rate).

faible-N : 80 kg N ha⁻¹.

FAOSTAT: Statistical Database of the Food and Agriculture Organization of the United Nations.

FC : Facteur de variation (Fold change).

FF : Floraison femelle.

FM : Floraison mâle.

FNO : Rendement quantique de la dissipation d'énergie non régulée dans le PSII (Quantum yield of nonregulated energy dissipation in PSII).

fort-N : 150 kg N ha⁻¹.

Fv/Fm : Efficience photochimique maximale (Maximal photochemical efficiency).

GAM : Progrès génétique en pourcentage de la moyenne (Genetic advance as percent of mean).

GCV : Coefficient de variation génotypique (Genotypic coefficient of variation).

GNC : Concentration en azote des grains (Grain N concentration).

GO : Ontologie génétique (Gene Ontology).

GOGAT : Glutamine-2-oxoglutarate aminotransferase.

GPC : Concentration en protéines du grain (Grain protein concentration).

Grain-N : Teneur en azote des grains (Grain N content).

GS : Glutamine synthetase.

GY : Rendement en grains.

H% : Humidité à la récolte.

h^2 : Héritabilité au sens large (Heritability broad sense).

ha : Hectare.

HE : Hauteur de l'épi.

HI : Indice de récolte (Harvest Index).

HN : Forte concentration en nitrate (15 mM NO_3^-).

HP : Hauteur de la plante.

LE : Longueur de l'épi.

LN : Faible concentration en nitrate (1.5 mM NO_3^-).

LSD : Plus petite différence significative (Least significant difference).

Mt : Millions de tonnes (10^9 kilogrammes).

N : Azote.

N_2O : Protoxyde d'azote.

Nc-PostR1 : Accumulation de l'azote après l'apparition des soies.

NEm : Nombre d'épis par m^2 .

NH_3 : Ammoniac.

NH_4^+ : Ammonium.

NHI : Indice de récolte d'azote (N harvest index).

NIE : Efficience interne de l'azote (N internal efficiency).

NO_2 : Dioxyde d'azote.

NO_2^- : Nitrite.

NO_3^- : Nitrate.

NPQ : Quenching non photochimique (Non-photochemical quenching).

NR/E : Nombre de rangées par épi.

NRE : Efficience de remobilisation de l'azote (Nitrogen remobilization efficiency).

NRpE : Efficience de la récupération de l'azote (N recovery efficiency).

NUE : Efficience d'utilisation de l'azote (Nitrogen use efficiency).

NUE_{15N} : NUE calculée par l'approche du traceur ¹⁵N (NUE by ¹⁵N tracer approach).

NUE_{bilan} : NUE calculée par l'approche de bilan d'azote (NUE by N balance approach).

NUE_{diff} : NUE calculée par l'approche de différence d'azote (NUE by N difference approach).

NUpE : Efficience de l'absorption de l'azote (Nitrogen Uptake Efficiency).

NUtE : Efficience de transformation de l'azote (Nitrogen Utilization Efficiency).

PCV : Coefficient de variation phénotypique (phenotypic coefficient of variation).

PEN : Efficience physiologique de l'azote (Physiological N efficiency).

PFp : Productivité partielle des facteurs (Partial factor productivity).

PMG : Poids de 1000 grains.

PRL : Longueur de la racine principale (Primary root length).

PSII : Centres réactionnels du photosystème II.

qL : Coefficient du quenching photochimique dans le modèle 'lake' (Photochemical quenching in the lake model).

qN : Coefficient du quenching non photochimique (Non-photochemical quenching coefficient).

qP : Coefficient du quenching photochimique (Photochemical quenching coefficient).

qRT-PCR : Réaction de Polymérisation en Chaîne Quantitative en Temps Réel (Real-Time Quantitative Polymerase Chain Reaction)

R1 : Stade de l'apparition des soies.

R² : Coefficient de détermination.

R6 : Stade de la maturité physiologique.

RDW : Poids sec des racines (Root dry weight).

RDW/SDW : Rapport racines-pousses (Root-shoot ratio).

Rem-N : Remobilisation de N végétative.

RNA-seq : séquençage de l'ARN (RNA sequencing).

RSA : Architecture du système racinaire.

sans-N : 0 kg N ha⁻¹.

SDW : Poids sec des pousses (shoots dry weight).

SE : Erreur standard.

SF : Surface foliaire.

SFW : Poids frais des pousses (shoots fresh weight).

SRL : Longueur des racines séminales (seminal root length).

SRN : Nombre de racines séminales (seminal root number).

TFs : Facteurs de transcription (transcription factors).

TNU : Accumulation totale d'azote (Total N uptake).

TPE : Efficience totale de production (Total production efficiency).

TRL : Longueur totale des racines (Total root length).

Vig : Vigueur précoce.

WGCNA : Analyse pondérée du réseau de co-expression de gènes (weighted correlation network analysis).

FPSII : Rendement quantique de la conversion d'énergie dans le PSII (the effective quantum yield of energy conversion in PSII).

Liste des tableaux

Tableau 1. Les principaux indices de la NUE couramment utilisés dans la recherche agronomique et leurs formules et définitions respectives.	22
Tableau 2. Origine et brève description morphologique des grains des populations étudiées.	31
Tableau 3. Résultats des analyses physico-chimiques du sol.	32
Tableau 4. Liste de description des paramètres agro-morphologiques utilisés dans l'étude... ..	34
Tableau 5. Analyse de variance des paramètres agro-morphologiques au niveau des trois traitements azotés (sans-N, faible-N et fort-N).	37
Tableau 6. Analyse de variance pour tous les paramètres étudiés.	38
Tableau 7. Analyses descriptives pour tous les paramètres étudiés au niveau des 3 traitements azotés.	41
Tableau 8. Analyse en composantes principales pour les paramètres étudiés au niveau des trois traitements azotés.	42
Tableau 9. Corrélations entre tous les paramètres mesurés au niveau des 3 traitements azotés.	44
Tableau 10. Estimation de l'héritabilité au sens large, du coefficient de variation phénotypique, du coefficient de variation génotypique et du progrès génétique en pourcentage pour les paramètres étudiés au niveau des 3 traitements azotés.	48
Tableau 11. Analyse de la variance des paramètres mesurés sous différents niveaux de fertilisations azotés.	63
Tableau 12. Moyennes du GY, la DMA, la TNU et le HI au niveau des trois traitements azotés (sans-N, faible-N et fort-N).	64
Tableau 13. Moyennes des indices de la NUE basés sur la fertilisation sous faible-N et fort-N.	66
Tableau 14. Moyennes des indices de la NUE basés sur la culture au niveau des différents traitements azotés.	67
Tableau 15. Corrélations entre les paramètres agronomiques et les indices de la NUE sous faible-N (au-dessous de la diagonale) et fort-N (en-dessus de la diagonale).....	69
Tableau 16. Accumulation de la MS aux stades de l'apparition des soies (R1) et de la maturité physiologique (R6), ainsi que la remobilisation de la MS après R1 pour les 12 populations algériennes et les 2 hybrides au niveau des 3 traitements azotés. ...	81
Tableau 17. Efficience de remobilisation de la MS, la contribution de la remobilisation de la MS au GY, l'accumulation de la MS après R1 (MS PostR1), le pourcentage	

d'accumulation de la MS après R1 (MS-PostR1/MS-total) et la contribution de la MS accumulée après R1 au GY (MS-PostR1/GY) au niveau des 3 traitements azotés.....	82
Tableau 18. Concentrations et teneurs en N (feuilles, tiges, grains et total) aux stades R1 et R6 et la concentration en protéines des grains pour les 12 populations algériennes et 2 hybrides au niveau des 3 traitements azotés.	88
Tableau 19. Remobilisation, efficience de la remobilisation de N (feuilles, tiges et total), contribution à la N du grain par la remobilisation de Nc, accumulation de N après R1, pourcentage d'absorption de N après R1 et la contribution à Nc du grain par N accumulé après R1 pour les 12 populations algériennes et 2 hybrides au niveau des 3 traitements azotés.	90
Tableau 20. Coefficients de corrélation de Pearson (r) entre les paramètres de l'accumulation, la répartition et la remobilisation de la MS et de N et les caractéristiques végétales liées pour les populations algériennes de maïs sous fort-N.	91
Tableau 21. Composition de la solution nutritive de Hoagland utilisée dans l'étude sous les 2 niveaux N (15 et 1,5 mM NO ₃ ⁻).	104
Tableau 22. Carrés moyens des caractères mesurés sous deux niveaux N.	106
Tableau 23. Statistiques descriptives des caractères testés pour les deux niveaux d'azote. .	109
Tableau 24. Coefficients de corrélation de Pearson entre les différents caractères des plantules à un niveau faible en N (en dessous de la diagonale) et fort niveau en N (au-dessus de la diagonale).	111
Tableau 25. Analyse en composantes principales des caractères testés sous les 2 niveaux N.	112
Tableau 26. Coefficients de corrélation entre les caractères des plantules et des plantes adultes pour les populations algériennes de maïs sous faible et forte fertilisation azotée (LN/faible-N et HN/fort-N).	115
Tableau 27. Paramètres de la fluorescence chlorophyllienne mesurés.	121
Tableau 28. Les amorces spécifiques aux gènes utilisées pour le qRT-PCR.....	123
Tableau 29. Résultats du séquençage de l'ARN et de l'alignement pour les 6 échantillons (bibliothèques)	125
Tableau 30. Gènes pivots sélectionnés dans le module turquoise pour le caractère de la NUE	137

Liste des figures

Figure 1. Fluctuations de la production et de la superficie récoltée de maïs en Algérie au cours des vingt dernières années .	9
Figure 2. Précipitations et températures journalières pendant la saison de croissance	31
Figure 3. Image satellitaire illustrant la localisation géographique du site expérimental ainsi que le dispositif expérimental.	32
Figure 4. Les histogrammes montrent les effets dus au traitement N, au génotype, à la répétition et aux interactions (N x G) en pourcentage de la variation expliquée pour les 14 caractères évalués au niveau des 3 traitements azotés.	39
Figure 5. Analyse en composantes principales des paramètres étudiés en fonction des traitements azotés et les génotypes évalués.	43
Figure 6. Pourcentage d'accumulation de la MS aux stades R1 et Post-R1 au niveau des trois traitements azotés (A). Répartition de la MS (feuilles et tiges) au stade R1 au niveau des trois traitements azotés (B)	80
Figure 7. Pourcentage de répartition de l'accumulation d'azote (dans les tiges et les feuilles) au stade R1 (A). Accumulation d'azote avant et après le stade R1 (B).	85
Figure 8. Pourcentage d'absorption de N avant et après l'apparition des soies (A), et pourcentage de contribution de N remobilisé et absorbé après R1 au N des grains (Grain-N) au niveau des trois traitements azotés (B).	85
Figure 9. Différentes étapes de l'expérimentation. (A et B) Stérilisation des graines. (C) Disposition des graines sur le papier de germination. (D) Dispositif expérimental. (E) Développement des plantules après 14 jours du semis.	103
Figure 10. Représentation schématique de l'ANOVA pour les paramètres étudiés dans les 14 génotypes de maïs cultivés sous les 2 traitements azotés.	107
Figure 11. Effet des traitements azotés sur l'architecteur racinaire après 14 jours de traitement.	108
Figure 12. Analyse en composantes principales des caractères testés à un niveau d'azote faible (A) et élevé (B).	113
Figure 13. Effet de stress à faible teneur en azote sur les paramètres morfo-physiologiques.	124
Figure 14. Effet du stress à faible teneur en azote sur les paramètres de la fluorescence chlorophyllienne.	126

Figure 16. Représentation graphique (volcanique) de l'analyse de l'expression différentielle des gènes dans la comparaison P13 vs P11.....	128
Figure 15. Nombre de gènes différentiellement exprimés : total, sur-exprimés et sous-exprimés dans la comparaison P13 vs P11.....	128
Figure 18. Analyse en composantes principales des 6 bibliothèques de la RNA-seq (2 populations x 3 répétitions) de P11 et P13 sous stress de faible teneur en azote. .	129
Figure 17. Carte thermique des DEGs parmi les 3 répétitions pour les deux populations P11 et P13.	129
Figure 19. Validation des données d'expression RNA-seq par analyse qRT-PCR.	130
Figure 20. Analyse de l'enrichissement des ontologies géniques selon les catégories de processus biologique (A), Fonction moléculaire (B) et Composante cellulaire (C) des gènes différentiellement exprimés dans les deux populations de maïs.	131
Figure 21. Nombre de gènes différentiellement exprimés (DEG) identifiés par famille de facteurs de transcription.....	132
Figure 22. Analyse du réseau de co-expression génique pondéré de l'ensemble des gènes différentiellement exprimés. (A) Ajustement du modèle de topologie sans échelle et (B) connectivité moyenne des gènes sous différentes puissances de seuil souple.	134
Figure 23. Dendrogramme de regroupement de gènes et division de modules par la WGCNA.	134
Figure 24. Nombre de gènes DEGs pour chaque module de co-expression.	135
Figure 25. La carte thermique de la corrélation entre les 8 modules et les paramètres morpho-physiologiques.	135
Figure 26. Diagramme de dispersion décrivant la relation entre MM (module membership) et GS (gene significance) dans le module turquoise lié à la NUE (A) et le réseau du gène impliqué dans ce caractère (B).	136

Introduction générale

Introduction générale

Le maïs est l'une des principales cultures céréalières au monde (Laskari et al., 2022), avec une plus grande adaptabilité dans diverses conditions agro-climatiques (Al-Naggar et al., 2020a). Au niveau mondial, 1,16 Mt de maïs sont produites sur 201.11 millions d'hectares, avec une productivité de 5,75 t ha⁻¹ (FAOSTAT 2020). Le maïs est l'une des cultures multifonctionnelles les plus importantes au monde (He et al., 2020). Il est consommé principalement pour l'alimentation humaine et animale et pour des applications industrielles, y compris la production de biocarburants (Van Nguyen et al., 2022) en raison de sa valeur nutritive élevée, avec 72 % d'amidon, 9,4 % de protéines, 7,3 % de fibres, 4,7% de matières grasses et une densité énergétique de 36,5 Kcal Kg⁻¹ (Nuss & Tanumihardjo, 2010).

La population mondiale augmente à un rythme exponentiel et l'on estime que, d'ici 2050, la population mondiale devrait atteindre environ 9 milliards (Grafton et al., 2015). Selon Searchinger et al. (2019), pour répondre aux besoins alimentaires croissants d'une population en augmentation, la production alimentaire doit augmenter d'environ 56% par rapport à la production de 2010. La production de maïs doit approximativement doubler pour répondre à la demande croissante et assurer la sécurité alimentaire mondiale (Shiferaw et al., 2011). En tenant compte de la capacité limitée d'expansion des terres arables pour atteindre ce niveau de production, le seul moyen d'assurer la sécurité alimentaire semble être d'augmenter considérablement le rendement par unité de surface (Chen et al., 2021). D'autre part, les stress biotiques et abiotiques affectent fortement l'augmentation de la production de maïs (Djemel et al., 2019). La faible fertilité des sols, notamment la faible disponibilité en azote, est le deuxième facteur de stress abiotique le plus important après la sécheresse, responsable de la réduction de la productivité du maïs (Ribeiro et al., 2018).

L'azote est le nutriment le plus important pour la croissance et le développement des cultures (He et al., 2020), largement utilisé dans l'agriculture moderne pour augmenter le rendement (Anbessa et al., 2009) et assurer ainsi la sécurité alimentaire (Quan et al., 2021). Il joue un rôle important dans de nombreux processus biochimiques et physiologiques des plantes, notamment dans les protéines, l'acide désoxyribonucléique, l'acide ribonucléique, les enzymes, les chlorophylles et de nombreux métabolites photosynthétiques (Andrews & Lea, 2013b ; Bang et al., 2021).

En outre, le taux de contribution des engrais azotés au rendement mondial des cultures a atteint 30 à 50 % (Stewart et al., 2005). A ce titre, le maïs consomme 17 % de l'azote produit dans

le monde (Ahmed et al., 2017). Selon les tendances actuelles, Tilman et al. (2001) prévoient que la consommation d'engrais azotés devrait être multipliée par 1,75 d'ici 2050 pour répondre à la demande alimentaire. Cependant, malgré les effets positifs des engrais azotés, leur utilisation irrationnelle dans les zones agricoles intensives peut intensifier l'eutrophisation des eaux douces, la pollution des sols, ainsi que le réchauffement climatique et la contamination des écosystèmes (Wu et al., 2011; Giordano et al., 2021).

La contribution de l'agriculture au phénomène du changement climatique est d'environ 13,5 % (McCarthy et al., 2001). Elle contribue à la libération de 10 à 14 % des émissions de gaz à effet de serre (Jantke et al., 2020). En plus de ce qui précède, environ 17,7 Mt d'oxyde nitreux sont libérées dans l'environnement chaque année (Ranjan & Yadav, 2019). L'activité de l'oxyde nitreux en tant que gaz à effet de serre est 300 fois plus virile que celle du dioxyde de carbone (Cameron et al., 2013) et contribue également à l'appauvrissement de la couche d'ozone stratosphérique (Davidson & Kanter, 2014). À l'échelle mondiale, le changement climatique a fait baisser la production mondiale de maïs de 5,5 % depuis les années 1980 (Lobell et al., 2011). Par conséquent, le changement climatique et les impacts environnementaux qui en résultent sont devenus un problème mondial.

Au niveau mondial, les engrais azotés ne sont pas utilisés efficacement dans la plupart des systèmes de culture et l'absorption de l'azote dans les plantes cultivées ne dépassent pas 50 % (Abbasi et al., 2012). De nombreuses études ont estimé que 50 à 75 % de l'azote appliqué aux terres agricoles n'est pas utilisé par les plantes cultivées (Sandhu et al., 2021) et il est perdu par une combinaison d'émissions d'oxyde nitreux, de lixiviation des nitrates, de volatilisation de l'ammoniac et de dénitrification (Mahmud et al., 2021). Il est donc important d'améliorer l'efficacité d'utilisation de l'azote (NUE) non seulement afin de réduire les coûts des intrants et augmenter les rendements des cultures, mais aussi pour améliorer la fertilité des sols, minimiser les risques environnementaux et maintenir la durabilité du système de culture à long terme (Fageria et al., 2015 ; Noor, 2017). On estime qu'une augmentation de 1 % de la NUE permet d'économiser environ 1,1 milliard de dollars par an (Kant et al., 2011).

De multiples approches pour l'amélioration de la NUE des cultures ont été proposées, y compris des stratégies de gestion de l'azote et le développement de nouveaux cultivars avec une meilleure efficacité d'utilisation de l'azote (Nguyen & Kant, 2018 ; Liu et al., 2023). Chen et al. (2013) ont montré qu'en Chine, les cultivars de maïs efficaces en azote pouvaient potentiellement augmenter le rendement de 8 à 10 % et réduire l'apport d'azote de 16 à 21 %. De ce fait, l'amélioration de la tolérance aux faibles disponibilités en azote et de la NUE est devenue un

objectif de sélection souhaitable pour le maïs (Chen et al., 2021). Pour y parvenir, il est souhaitable, dans tout programme de sélection, de disposer d'une grande diversité génétique (Al-Naggar et al., 2020a).

Chez le maïs, les populations locales non améliorées sont caractérisées par des rendements faibles, mais leur grande diversité génétique assure une meilleure adaptation aux différents stress biotique et abiotique (Aci et al., 2018). Elles sont considérées comme étant des donneurs principaux de gènes de résistance (Katna & Sood, 2015). Ainsi, le matériel génétique du désert algérien présente une grande diversité phénotypique (Aci et al., 2018 ; Belalia et al., 2021) et génétique (Aci et al., 2013 ; Belalia et al., 2019) et pourrait fournir de nouveaux allèles favorables (Nelimor et al., 2020), en raison de son adaptation durant plusieurs siècles aux conditions extrêmes. Par conséquent, cette diversité doit être collectée, conservée, évaluée et utilisée efficacement afin d'améliorer son utilisation dans les programmes de sélection.

En Algérie, le maïs est de plus en plus cultivé sur des terres agricoles moins productives, car les terres les plus fertiles sont déjà exploitées ou bien remplacés par des cultures de plus grande valeur ou des activités non agricoles. Dans ce contexte, le développement de génotypes de maïs présentant une meilleure efficacité d'utilisation de l'azote, ainsi qu'une performance améliorée dans des environnements pauvres en azote, devient crucial. Cela s'avère nécessaire non seulement pour assurer une marge de profit suffisante aux agriculteurs, mais aussi pour réduire le risque de lixiviation des nitrates vers les nappes phréatiques, en particulier dans les régions sahariennes de l'Algérie où cette culture est cultivée de plus en plus.

L'efficacité d'utilisation de l'azote est généralement définie comme l'efficacité des plantes à utiliser l'azote du sol (Sinha et al., 2018), qui comporte deux composantes principales, à savoir l'absorption (NUpE) et la transformation (NUtE) de l'azote (Moll et al., 1982). Par conséquent, l'amélioration de la NUE pourrait être obtenue en améliorant soit la NUpE, soit la NUtE, soit les deux (Han et al., 2015). La NUpE est principalement déterminée par divers transporteurs d'azote et probablement aussi par l'architecture du système racinaire de la plante (Sinha et al., 2018), tandis que la NUtE est déterminée par l'assimilation, la mobilisation et la remobilisation de l'azote assimilé par le système racinaire (Hao et al., 2011). Ainsi, pour une meilleur NUE, nous avons besoin de variétés capables d'absorber, d'utiliser et de remobiliser efficacement l'azote dont elles disposent.

Compte tenu de ce qui précède, notre recherche vise à évaluer l'efficacité d'utilisation de l'azote et les caractéristiques qui l'influencent chez quelques populations algériennes de maïs, collectées dans les oasis d'Adrar et de Timimoune, situées dans le sud-ouest du Sahara algérien.

Dans un premier temps, nous avons évalué (1) la diversité agro-morphologique de ces populations afin de déterminer leur niveau de diversité génétique et d'identifier les caractères les plus pertinents pour les programmes de sélection. En parallèle, nous avons évalué (2) l'efficacité d'utilisation de l'azote ainsi que (3) l'efficacité de remobilisation de l'azote dans le but d'identifier les populations les plus prometteuses à intégrer dans des programmes d'amélioration visant à optimiser l'efficacité d'utilisation de l'azote, le rendement et la qualité nutritionnelle du maïs algérien. Ensuite, nous avons (4) étudié les caractéristiques du système racinaire sous deux niveaux contrastés d'azote, afin de mieux comprendre l'influence de l'azote sur l'architecture racinaire. Enfin, (5) une étude approfondie a été menée sur la réponse transcriptionnelle de deux populations présentant une tolérance contrastée au stress azoté, permettant d'élucider les mécanismes moléculaires dynamiques sous-jacents à la tolérance au stress dû à la faible teneur en azote.

Notre travail de recherche présente un intérêt à plusieurs niveaux :

- ✓ Sur le plan de la conservation de nos ressources génétiques, il contribue à la préservation et à la valorisation des populations locales de maïs en Algérie, notamment celles des oasis du Sahara, qui recèlent une grande diversité génétique. Cette diversité est essentielle pour garantir une meilleure adaptation aux conditions environnementales extrêmes, telles que les stress abiotiques, tout en offrant des perspectives pour la sélection de nouveaux traits agronomiques.
- ✓ L'étude s'inscrit également dans une dynamique d'amélioration des géotypes avec une meilleure NUE et une tolérance accrue aux faibles teneurs en azote, répondant ainsi aux besoins spécifiques des sols pauvres.
- ✓ Sur le plan socio-économique, le développement de variétés locales plus résilientes et productives permettrait d'améliorer la rentabilité de la culture du maïs en Algérie, en particulier dans les régions sahariennes, tout en réduisant la dépendance aux intrants coûteux.
- ✓ Enfin, sur le plan environnemental, l'optimisation de la NUE contribue à la réduction des risques de pollution par les nitrates, favorisant ainsi des systèmes de production plus durables et respectueux des écosystèmes, tout en renforçant la sécurité alimentaire dans un contexte de changement climatique et de raréfaction des ressources naturelles. Notre étude pourrait contribuer à améliorer l'avenir de la culture du maïs en Algérie, notamment dans le cadre d'une stratégie nationale visant à assurer l'autosuffisance dans ce secteur.

Chapitre I :
Synthèse bibliographique

Chapitre I : Synthèse bibliographique

1. Généralités sur le maïs

1.1. Origine et généralités sur le maïs

Le maïs (*Zea mays* L.) est une graminée annuelle qui appartient à la famille des Poacées (Neupane et al., 2022). Cultivée à grande échelle, cette plante est entièrement domestiquée (Dowswell et al., 2019) depuis environ 9000 ans au Mexique à partir de téosinte tropicale (*Zea mays* ssp. *parviglumis*) (Matsuoka et al., 2002 ; Doebley, 2004).

La photosynthèse du maïs est de type C4, comme la majorité des plantes tropicales, avec une excellente efficacité photosynthétique et constitue un prodige d'efficacité dans la transformation de l'énergie solaire en énergie alimentaire (Warburton et al., 2008 ; Dowswell et al., 2019). Il possède donc le meilleur potentiel de rendement par unité de surface de toutes les céréales (Majid et al., 2017 ; Dowswell et al., 2019) c'est pourquoi elle est connue sous le nom de "reine des céréales" (Begam et al., 2018). Par exemple, le maïs produit 40 kg de matière sèche/mm/ha, tandis que le blé ne produit que 25 kg de matière sèche/mm/ha (Barrière, 2001).

Le maïs est une culture vivrière cultivée dans diverses zones agroclimatiques y compris les tropiques, les zones tempérées et les subtropiques (Ibeawuchi et al., 2008 ; Erenstein et al., 2022). Il est cultivé à des altitudes allant de 0 à 3000 mètres au-dessus du niveau de la mer (Begam et al., 2018).

1.2. Production, utilisation et économie du maïs

Le maïs est la première culture en production et la deuxième culture après le blé dans la superficie cultivée. À l'échelle mondiale, en 2022, 1163,50 millions de tonnes (Mt) de maïs sont produites sur une superficie de 203,47 millions d'hectares (ha) avec une productivité de 5,72 t ha⁻¹, alors que le blé est cultivé sur 219,15 millions d'hectares avec une production de 808,14 Mt et un rendement de 3,69 t ha⁻¹ (FAOSTAT, 2022).

La production de maïs a doublé au cours du dernier quart de siècle (1997-2022), avec des rendements importants et une expansion des superficies passant d'environ 140,78 millions à plus de 203,47 millions d'hectares. La production de maïs est dominée par les États-Unis (348,7 Mt an⁻¹) et la Chine (277,4 Mt an⁻¹), qui représentent ensemble plus de la moitié de la production mondiale de maïs (53,8 %) (FAOSTAT, 2022).

Même si l'Afrique occupe 20,5 % de la superficie mondiale pour la production de maïs, la production africaine de maïs ne représente que 8,0 % de la production mondiale (FAOSTAT, 2022). Cela peut s'expliquer par le fait que le rendement moyen de maïs en Afrique est encore faible par rapport aux pays développés (2,2 en Afrique vs 5,7 t ha⁻¹ au monde), en particulier dans les conditions des petits exploitants où de nombreux stress sont présents (Noëlle et al., 2017).

En raison de sa valeur nutritive élevée (Nuss & Tanumihardjo, 2010), le maïs est la culture la plus polyvalente et joue un rôle majeur dans l'alimentation animale et humaine et pour la production de biocarburants (Asibi et al., 2019). En outre, il est utilisé comme matière première de base pour plusieurs produits industriels, tels que l'huile, l'amidon, les protéines, les industries du papier, ... etc. (Ranum et al., 2014).

L'alimentation du bétail représente 63 % de la demande mondiale de maïs, alors que dans les pays en développement, cette demande est actuellement d'environ 56 % (Shiferaw et al., 2011). Ces chiffres globaux masquent des variations significatives dans les utilisations alternatives entre les pays dans les pays en développement et les pays développés. Les 10 dernières années ont vu une augmentation significative de l'utilisation du maïs pour la fabrication de carburant, représentant environ 40 % de la production de maïs aux États-Unis (Ranum et al., 2014).

1.3. Contribution du maïs à la sécurité alimentaire mondiale

En raison de leur contribution significative à l'apport en protéines et en calories directement par les céréales et indirectement par les produits animaux (Lal et al., 2021), les cultures céréalières jouent un rôle crucial dans la nutrition et la sécurité alimentaire (Yadav et al., 2023).

La production céréalière mondiale est représentée par près de 90 % du maïs, riz et blé (Sandhu et al., 2021) et qui répondent à environ 60 % des besoins alimentaires mondiaux (FAOSTAT, 2020). Ces trois cultures céréalières sont connues pour répondre à la demande mondiale en protéines et en calories, soit directement par la consommation humaine, soit indirectement par l'élevage (Guerrieri & Cavaletto, 2018), représentant environ 42 % des calories alimentaires mondiales et 37 % de l'apport en protéines (FAOSTAT, 2021).

Le maïs est une source importante de sécurité alimentaire et nutritionnelle pour des millions de personnes dans les pays en développement, notamment en Afrique et en Amérique

latine (Fathi & Zeidali, 2021). Sa contribution en termes de calories et de protéines varie de 61 % en Méso-Amérique, à 45 % en Afrique orientale et australe, 29 % dans la région andine et 21 % en Afrique de l'Ouest et centrale (Shiferaw et al., 2011). Par conséquent, le rendement du maïs doit doubler d'ici 2050 pour assurer la sécurité alimentaire mondiale (Rosegrant et al., 2009).

1.4. Effet des changements climatiques sur la production de maïs

Au cours de la période 2000-2050, la demande mondiale de céréales devrait augmenter de plus de 1000 Mt (56 %) ; 45% de cette augmentation devrait correspondre à une demande accrue de maïs (Hubert et al., 2010). Cependant, le changement climatique menace potentiellement la productivité et la production de maïs (Mulungu & Ng'ombe, 2019), en particulier en Afrique, où la sécurité alimentaire est déjà menacée (Mugo et al., 2005).

Les agroécosystèmes sont l'un des premiers domaines touchés par les changements climatiques puisque la production agricole est directement liée aux conditions climatiques (Salinger, 2005). Par conséquent, en raison du changement climatique, environ 20 % de la production de maïs est perdue chaque année (Chen et al., 2012). Par rapport à la température optimale, une augmentation de 1 °C de la température moyenne pendant la saison de croissance a induit une perte de rendement de 0,83 t ha⁻¹ (Hou et al., 2021). En outre, le changement climatique devrait encore exacerber l'apparition et les impacts des stress biotiques, tels que les maladies et les insectes nuisibles, entraînant l'émergence de nouvelles menaces (Burdon & Zhan, 2020).

1.5. Effet des stress biotiques et abiotiques chez le maïs

Bien que le maïs a une grande capacité d'adaptation, plusieurs facteurs biotiques et abiotiques limitent sa production et sa productivité (Sheoran et al., 2021). Les stress abiotiques constituent la principale menace pour la production agricole dans le monde (Mannan & Shashi, 2019) en particulier dans les pays en développement. Parmi les stress abiotiques, la sécheresse, la température élevée, la faible fertilité des sols et l'engorgement entravent directement les processus physiologiques du maïs et affectent le rendement (Shiferaw et al., 2011) et ces défis devraient augmenter avec le changement climatique (Rabara et al., 2018).

D'autre part, les pertes dues aux stress abiotiques sont souvent aggravées par une incidence élevée de maladies, d'insectes nuisibles et de mauvaises herbes, qui, en moyenne, peuvent réduire les rendements de plus de 30 % (Shiferaw et al., 2011).

1.6. Maïs en Algérie

Il existe peu de documents historiques imprécis sur l'introduction du maïs en Afrique (Djemel et al., 2012). D'après Laumont (1950), le maïs a été établi dans le nord de l'Afrique et du Sahara il y a longtemps, apparemment d'Espagne par des pèlerins musulmans en route vers la Mecque. D'autre part, selon Chevalier (1932), la culture du maïs serait relativement ancienne en Afrique du Nord, au Sahara et au Soudan, remontant au 16^{ème} siècle.

En Algérie, la culture du maïs a été signalée dans plusieurs régions (Kabylie, Tell et oasis saharienne) par le général Duval en 1856 (Laumont & Laby, 1950), mais dans le désert algérien depuis le 16^{ème} siècle (Chevalier, 1932).

Dans notre pays, le maïs a été cultivé sur une superficie de 3606 ha avec une production annuelle de 18491 tonnes et un rendement moyen de 5,13 t ha⁻¹ (FAOSTAT, 2022). En général, sa faible production nationale est due essentiellement aux faibles superficies consacrées à cette culture.

De 2000 à 2022, la culture du maïs a connu des variations en ce qui concerne les surfaces cultivées, la production et le rendement (Figure 1). Toutefois, la quantité de maïs produite en Algérie a augmenté de 6 fois entre 2012 et 2022 (1755,0 vs 11371,3 tonnes). La production a augmenté en raison de l'augmentation des surfaces cultivées (686 vs 2475 ha) et de la productivité (2,55 vs 4,59 t ha⁻¹). Le maïs est principalement cultivé en Algérie dans les zones irriguées du sud du pays (FAOSTAT, 2022).

L'Algérie est entièrement tributaire des importations pour répondre à son besoin. Sa production nationale ne représente que 1 % des besoins globaux du pays. La facture de l'importation, sur les 3 années 2019-2021, a atteint 1,4 milliard de dollars pour 7,1 Mt (MADRP, 2021).

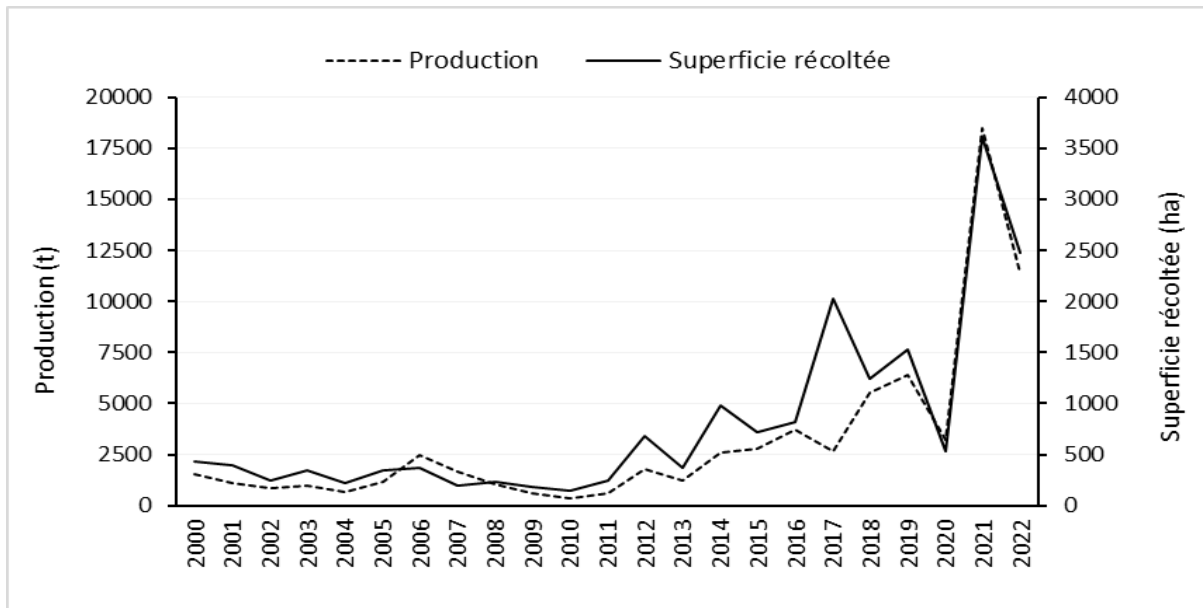


Figure 1. Fluctuations de la production et de la superficie récoltée de maïs en Algérie au cours des vingt dernières années (FAOSTAT, 2022).

1.7. Diversité génétique chez le maïs

1.7.1. Ressources génétiques

Le développement durable de nouvelles variétés de plantes cultivées repose sur la diversité génétique, ce qui permet de faire face aux défis actuels et futurs (Gazal et al., 2018) et constitue une clé pour atteindre la sécurité alimentaire mondiale (Tilman et al., 2001).

Le maïs possède une grande variété génétique dans les caractéristiques des plantes, des épis et des graines, dans la résistance aux maladies et aux insectes nuisibles et dans la tolérance à divers stress environnementaux (Dowswell et al., 2019). Les études sur la diversité génétique du maïs sont bien documentées par divers auteurs (Al-Naggar et al., 2020a). Cette diversité génétique, constitue la matière première indispensable pour tout programme de sélection et d'amélioration des plantes (Dowswell et al., 2019).

La réussite de l'amélioration de nouvelles variétés de maïs qui peuvent faire face à divers stress est conditionnée par la disponibilité de la variabilité génétique (Mustafa et al., 2014). Il est souhaitable dans tout programme de sélection d'avoir une grande variation génétique dans les populations à la disposition du sélectionneur (Ogunniyan & Olakojo, 2014). Toutefois, seuls 10 % de la diversité totale du maïs est employée dans les programmes de sélection dans le monde (Beyene et al., 2006).

1.7.2. Populations locales de maïs et leur intérêt

Les populations locales sont décrites comme des populations géographiquement ou écologiquement distinctes qui présentent une diversité remarquable dans leur composition génétique à la fois entre les populations et au sein de celles-ci (Brown, 1978).

Les populations locales de maïs offrent une variabilité génétique précieuse pour améliorer les caractéristiques agronomiques, et elles sont très prometteuses pour le développement de nouvelles variétés de maïs qui sont plus tolérantes aux stress (Nelimor et al., 2020). Chez le maïs, les populations locales sont des populations à faible rendement, mais leur grande diversité génétique assure une adaptation aux différents stress (Aci et al., 2018). Par conséquent, cette diversité doit être collectée, conservée, évaluée et utilisée efficacement afin d'améliorer leur utilisation dans les programmes de sélection (Wasala et al., 2013).

D'après Zeven (1998), une population locale autochtone est une population ayant une grande capacité à tolérer les stress biotiques et abiotiques, ce qui se traduit par une stabilité élevée de rendement dans les systèmes agricoles à faibles intrants, en raison de son adaptation sur plusieurs siècles aux conditions extrêmes (Laumont & Laby, 1950). Ainsi, les populations locales sont perçues comme les principaux donneurs de gènes de résistance (Katna & Sood, 2015). Ces ressources génétiques pourraient permettre le développement de cultivars non seulement avec une meilleure productivité mais aussi avec une meilleure qualité, une meilleure tolérance aux stress biotiques et abiotiques (Tanksley & McCouch, 1997), afin de relever les défis actuels et futurs, notamment ceux liés aux changements climatiques.

2. Azote

2.1. Importance de l'azote pour les plantes

2.1.1. Consommation de l'azote et sa contribution dans la sécurité alimentaire

Parmi tous les éléments nutritifs essentiels à la croissance et le développement des plantes, l'azote est celui qui limite le plus souvent la production agricole (Liu et al., 2023). Cependant, l'azote est universellement déficient dans presque tous les sols agricoles et les systèmes de culture du monde (Yadav et al., 2017), il est donc primordial de recourir à des ressources externes afin de surmonter la demande de nourriture de la population mondiale en constante augmentation (Shahzad et al., 2019).

Presque la moitié de la population mondiale dépend directement ou indirectement des engrais azotés pour son approvisionnement alimentaire (Yadav et al., 2017). L'azote joue donc un rôle important dans la sécurité alimentaire mondiale (Mahboob et al., 2023).

Au cours des dernières décennies, la consommation d'engrais azotés dans l'agriculture a été multipliée par 8 passée de 12,0 Mt an⁻¹ en 1961 à 108 Mt an⁻¹ en 2019 (IFA, 2022) et pour répondre aux besoins d'une population supplémentaire de 2 à 3 milliards d'ici 2050 (Mueller et al., 2012), la demande mondiale d'engrais azotés devrait atteindre 249 Mt (Ahmed et al., 2017). A l'échelle mondiale, la moitié de la production totale d'engrais azotés soit 52,7 % est appliquée pour la production des 3 principales cultures céréalières, à savoir le blé (18,1 %), le maïs (16,8 %) et le riz (15,4 %) (Reddy & Ulaganathan, 2015 ; Elrys et al., 2022) qui fournissent l'essentiel des calories et des protéines de l'alimentation humaine (Yadav et al., 2023).

2.1.2. Fonctions de l'azote

L'azote est un macronutriment indispensable à l'existence de la vie sur la terre car il fait partie intégrante du matériel génétique (ADN et ARN), des acides aminés, de l'adénosine triphosphate et des protéines de tous les organismes vivants (Anas et al., 2020 ; Azimi et al., 2021).

L'azote est un élément essentiel du système métabolique (les processus biochimiques) des plantes (Shah et al., 2021). Il représente 16 % de la biomasse protéique totale présentée dans les plantes (Javed et al., 2022) et jusqu'à 5 % de la matière sèche totale (Mascia et al., 2019). A ce sujet Robertson et Vitousek (2009) signalent que la plupart des plantes non légumineuses, pour produire 1 kg de biomasse, ils ont besoin de 20 à 50 g d'azote.

2.1.3. Symptômes de carence en azote

De nombreux aspects de la croissance et du développement des plantes sont affectés négativement par une carence en azote, notamment la germination, la levée des plantules, le tallage, la floraison, la pollinisation et le remplissage des grains (Yadav et al., 2017 ; Able, et al., 2021).

De plus, les plantes stressées par l'azote présentent une capacité photosynthétique réduite (Abubakar et al., 2019) en raison de la dégradation de la chlorophylle (Sreewarome et al., 2007) et la réduction de la surface foliaire (Demir et al., 2021). Par conséquent, l'exposition prolongée à une carence en azote diminue considérablement le nombre de grains par épi et le poids des grains, tout en augmentant le nombre de plantes stériles (Nasielski et al., 2020), ce

qui conduit finalement à une réduction du rendement et de la qualité des grains (Abubakar et al., 2019 ; Lee, 2021).

2.2. Cycle de l'azote dans le système sol-plante

L'azote est un élément présent sur terre sous différentes formes : dissous dans l'eau, immobilisé dans le sol, lié biologiquement à tous les organismes vivants et gazeux dans l'air et le passage d'une forme à l'autre constitue le cycle de l'azote (Giordano et al., 2021). Les informations concernant le cycle de l'azote dans les systèmes sol-plante sont essentielles pour évaluer la disponibilité et les pertes de ce nutriment pour les plantes cultivées (Fageria & Baligar, 2005).

Dans l'ensemble, le cycle de l'azote se déroule en cinq étapes principales : (1) la fixation biologique et industrielle de azote (la conversion de N gazeux N_2 en NH_4^+), soit par les associations symbiotiques entre les légumineuses et les rhizobia (Pathak et al., 2016) ou par le procédé industriel de Haber-Bosch (Mueller et al., 2019) ; (2) la nitrification qui consiste la conversion de NH_4^+ en nitrite (NO_2^-) puis en nitrate (NO_3^-) (Pathak et al., 2016) ; (3) l'assimilation ou absorption et incorporation de NH_3 et NO_3^- dans les tissus végétaux (Fagodiya et al., 2020) ; (4) la minéralisation caractérisée par la décomposition microbienne de l'azote organique en azote minéral ou inorganique, c'est-à-dire en NH_4^+ , NO_2^- et NO_3^- (Pathak et al., 2003) et enfin (5) la dénitrification où NO_3^- et NO_2^- sont convertis en N gazeux (NO_2 , N_2) par des micro-organismes dans des conditions anaérobiques (Fagodiya et al., 2020).

Par conséquent, ce cycle est un processus complexe et hautement dynamique qui est affecté par les différents facteurs (climatiques, pédologiques et végétaux) et de leurs interactions (Fageria & Baligar, 2005). Au cours de ce cycle, plusieurs composés azotés réduits (NH_3) et oxydés (NO_x , N_2O , NO_3^-) sont émis dans l'environnement (Pathak et al., 2016). Cependant, l'azote n'est jamais complètement perdu dans le cycle, mais change simplement de forme et de disponibilité (Mosier et al., 2013).

Au cours des cinq dernières décennies, le cycle naturel de l'azote a considérablement changé (par les activités humaines) en raison de l'apport incessant d'engrais azotés synthétiques (Mahmud et al., 2021) rendus possibles au début du 20^e siècle par l'invention du procédé Haber-Bosch, qui permet de convertir l'azote atmosphérique en ammoniac, une forme d'azote assimilable par les plantes (Zhang et al., 2015). Actuellement, 100 à 125 Mt d'azote synthétique produit par le procédé Haber-Bosch sont appliqués chaque année aux systèmes agricoles (IFA, 2016 ; Yadav et al., 2023).

2.3. Métabolisme de l'azote dans les plantes

2.3.1. Formes d'azote absorbées par la plante

Dans les terres arables, l'azote est présent sous deux formes principales, à savoir organique et inorganique (Wani et al., 2021). Les plantes ont la capacité d'utiliser différentes formes d'azote, notamment des nitrates inorganiques solubles dans l'eau et des ions ammonium directement absorbés (Bibi et al., 2016 ; Giordano et al., 2021), ainsi que des formes organiques comme des acides aminés, des peptides et des protéines (Näsholm et al., 2009 ; Lebedev et al., 2021).

En général, l'azote est absorbé sous forme d'ammonium (NH_4^+) ou de nitrate (NO_3^-), selon les conditions du sol (Karunarathne et al., 2020). Dans les conditions aérobiques du sol, le NO_3^- est la principale forme d'azote absorbé par les plantes cultivées, alors que NH_4^+ est la principale source pour les plantes cultivées dans des conditions inondées (anaérobies) ou dans des sols acides (Zamboni et al., 2014 ; Wang et al., 2018).

2.3.1.1. Absorption et transport de nitrate dans la plante

La principale source d'azote dans les sols agricoles bien aérés est le nitrate (Zamboni et al., 2014) pour la plupart des plantes supérieures (Engineer & Kranz, 2007). Sa concentration dans la solution du sol varie considérablement dans le temps et dans l'espace, allant de 0,5 à 10 mM/L (Barber, 1995).

La majorité des plantes ont deux types de systèmes d'absorption des nitrates (Kant, 2018) situés dans la membrane des cellules racinaires (Dechorgnat et al., 2011), et selon la disponibilité du NO_3^- , les plantes utilisent l'un des deux systèmes d'absorption différents (Lebedev et al., 2021) soit le système de transport à faible affinité (LATS, low-affinity transport system) lorsque la disponibilité en nitrate est plus élevée ($> 1 \text{ mM}$) ou bien le système de transport à haute affinité (HATS, high-affinity transport system) lorsque la disponibilité externe en nitrate est faible ($< 1 \text{ mM}$) (Dechorgnat et al., 2019 ; Raddatz et al., 2020).

Dans les plantes, les deux systèmes de transport existent et fonctionnent simultanément pour acquérir le NO_3^- de la solution du sol et l'allouer à l'ensemble de la plante (Fan et al., 2017).

2.3.1.2. Absorption et transport de l'ammonium dans la plante

L'ammonium constitue également une source directe d'azote absorbée par les racines des plantes, notamment dans les sols inondés ou acides (Xu et al., 2012). Cependant, la teneur en ammonium des sols non fertilisés est jusqu'à 1000 fois inférieure à celle du nitrate (Marschner, 2011). L'absorption de l'ammonium du sol par les plantes se fait par l'intermédiaire d'un système d'absorption saturable à haute affinité dans des concentrations plus élevées et des systèmes d'absorption non saturables à faible affinité (Wang et al., 1993 ; Mahboob et al., 2023).

Dernièrement, il a été prouvé que les plantes absorbent également l'azote sous diverses formes organiques, comme des acides aminés, des peptides et même des protéines (Jones et al., 2005 ; Enggrob et al., 2019), notamment dans des conditions de faible disponibilité en azote (Näsholm et al., 2009).

2.3.2. Assimilation de l'azote

Après l'absorption de NO_3^- et de NH_4^+ par les racines, en raison de la toxicité de NH_4^+ (Liu et al., 2022), NH_4^+ est assimilé sous forme organique immédiatement après son acquisition par les racines de la plante avant d'être transporté vers les pousses (Mahboob et al., 2023). Au contraire, le NO_3^- est réduit en nitrite (NO_2^-) par le nitrate réductase dans le cytosol des cellules des racines et des pousses (Santos et al., 2023a), puis en NH_4^+ par la nitrite réductase dans les chloroplastes et les chloroplastes (Lebedev et al., 2021). Enfin, le NH_4^+ est assimilé en acides aminés (le glutamate et la glutamine) par la glutamine synthétase (GS) ou la glutamate synthase (GOGAT) (Neeraja et al., 2016 ; Plett et al., 2016) dans les chloroplastes/plastides (Masclaux-Daubresse et al., 2010) pour synthétiser d'autres acides aminés à partir de la glutamine et du glutamate dans les cellules des racines et des feuilles (Tsay & Hsu, 2010) qui sont ensuite utilisés pour la synthèse des protéines et la catalyse des voies biologiques telles que la photosynthèse (Kumagai et al., 2011). Outre le cycle GS/GOGAT, d'autres enzymes, dont l'asparagine synthétase cytosolique, la carbamoylphosphate synthase (CPSase ; Carbamoyl phosphate synthase) et la glutamate déshydrogénase (GDH ; glutamate dehydrogenase), sont impliquées dans l'assimilation de l'ammonium (Masclaux-Daubresse et al., 2010 ; Li et al., 2017).

2.3.3. Remobilisation de l'azote

Durant la phase de remplissage des grains, l'azote accumulé en phase végétative sous forme d'acides aminés est remobilisé vers les organes reproducteurs pour le remplissage des

grains (Xing et al., 2019). En ce qui concerne la gestion de l'azote, le cycle de vie des plantes peut être grossièrement divisé en deux phases principales : la croissance végétative et le remplissage des grains, provisoirement séparées par la floraison (l'apparition des soies) (Hirel et al., 2007).

Durant la phase végétative, les racines et les feuilles en développement absorbent et assimilent l'azote inorganique en acides aminées (et autres composés azotés) afin de produire des protéines, des enzymes et des processus photosynthétiques nécessaires à la croissance et au développement de la plante (Lebedev et al., 2021). Plus tard, durant la deuxième phase, l'azote accumulé en 1^{ère} phase est remobilisé vers les organes reproducteurs pour le remplissage des grains (Xing et al., 2019). Les feuilles sont un puits pour l'azote dans la phase végétative ; plus tard, dans la phase de sénescence, l'azote est remobilisé pour être réutilisé dans les graines en développement, principalement sous forme d'acides aminés (Okumoto & Pilot, 2011).

2.4. Fertilisation azotée en agriculture

Dans l'agriculture, la production végétale nécessite une quantité abondante d'azote (Sharifi & Namvar, 2016), qui est le facteur limitant le plus largement reconnu après l'eau pour la croissance, le développement et le rendement des cultures (Anas et al., 2020).

Les sources principales d'azote dans les systèmes sol-plante sont les engrais synthétiques, les engrais verts, le fumier et les dépôts atmosphériques (Fagodiya et al., 2020 ; Mahboob et al., 2023). La disponibilité de l'azote pour les plantes est généralement déterminée par l'équilibre entre les différents processus de transformation de l'azote dans le sol, tels que la minéralisation, la nitrification et la dénitrification (Mahboob et al., 2023).

2.4.1. Utilisation des engrais azotés

Après la seconde guerre mondiale, la principale source d'azote appliquée dans l'agriculture moderne est l'engrais synthétique (Asibi et al., 2019). Les engrais synthétiques fournissent environ 45 % de l'apport total d'azote pour la production alimentaire mondiale (Ladha et al., 2005).

Les engrais minéraux commerciaux couramment appliqués aux sols cultivés sont l'ammoniac anhydre, l'urée, le sulfate d'ammonium et le nitrate d'ammonium (Sandhu et al., 2021). Ils sont particulièrement solubles pour être facilement assimilés par les plantes (Hirel et al., 2011).

2.4.2. Fumier

Le fumier de bétail est également capable de fournir une quantité considérable de fertilisation azotée (Körschens et al., 2013). L'application de fumier avec différents niveaux d'humification s'est souvent avérée augmenter la fertilité du sol (Glaser et al., 2002) et stimuler l'activité microbienne par l'amélioration de la structure du sol (Watson et al., 2002).

2.4.3. Fertilisation azotée à l'aide d'engrais verts et de cultures de couverture

Les légumineuses fixatrices d'azote peuvent être utilisées comme culture de semences ou comme engrais verts (Andrews & Lea, 2013b). Il existe une large gamme d'espèces légumineuses qui ont une capacité supérieure à fixer l'azote atmosphérique et qui peuvent donc être utilisées comme engrais verts dans les systèmes agricoles (Vyn et al., 2000 ; Qaswar et al., 2019).

L'accumulation annuelle de N par les cultures de légumineuses varie entre 20 et 300 kg N ha⁻¹ (Ali et al., 2015). Toutefois, l'efficacité et les effets positifs des légumineuses, qui sont utilisées comme engrais verts, sont fortement influencés par la quantité et la qualité des résidus disponibles, les caractéristiques du sol, la diversité et les activités microbiennes, l'humidité du sol et les variables atmosphériques (Mary & Recous, 1994 ; Farooq et al., 2022).

2.4.4. Gestion intégrée des éléments nutritifs dans l'agriculture intensive

Récemment, plusieurs chercheurs ont signalé que l'utilisation intégrée d'engrais chimiques avec du fumier organique devient une pratique très prometteuse non seulement pour maintenir une productivité plus élevée mais aussi pour une plus grande stabilité de la production agricole (Selim, 2020). Suite à une amélioration des propriétés physico-chimiques du sol. Une recherche documentaire approfondie, il a été constaté que la gestion intégrée de N permet d'améliorer les rendements des cultures de 8 à 150 % par rapport aux méthodes traditionnelles (Wu & Ma, 2015).

2.5. Pertes d'azote dans l'environnement

L'azote fournit au sol sous forme d'engrais n'est pas utilisé à 100 % par les plantes cultivées (Szulc et al., 2016). Dans les systèmes de production agricole intensives, jusqu'à 50 % de l'azote appliqué au champ est perdu par une combinaison de lessivage, de ruissellement de surface, de dénitrification, de volatilisation et de consommation microbienne (Yadav et al.,

2017 ; Szulc et al., 2023). Cela constitue une menace pour la santé humaine et entraîne également de graves problèmes environnementaux (Ahmed et al., 2017).

2.5.1. Volatilisation de l'ammoniac

La perte gazeuse de NH_3 est connue sous le nom de volatilisation (Govindasamy et al., 2023). La volatilisation de l'ammoniac est le processus de conversion de l'azote ionique ammoniacal (NH_4^+) en ammoniac gazeux (NH_{3g}) et son émission ultérieure dans l'atmosphère (Fagodiya et al., 2020).

La volatilisation de l'ammoniac est l'une des voies de perte d'azote les plus importantes (Hanif, 2023) en particulier dans les sols à pH élevé (sols salins et alcalins) (Yadav et al., 2023). Selon Liu et al. (2019), les activités agricoles contribuent à 50 % des pertes annuelles totales de NH_3 (32 Mt an⁻¹) dans l'atmosphère grâce à la volatilisation. Cette perte d'azote est à l'origine de la pollution de l'air par la formation d'aérosols et de pluies acides (Mahmud et al., 2021).

2.5.2. Dénitrification

La dénitrification est le processus microbien qui élimine le nitrate et le réduit en nitrite, en oxyde nitrique et en protoxyde d'azote dans des conditions anaérobies en présence de micro-organismes dénitrifiants (Rout et al., 2021).

Ce processus entraîne des pertes d'azote allant de 10 à 15 % de l'azote appliqué en fonction des conditions édaphiques et climatiques de la région (Yadav et al., 2017 ; Yadav et al., 2023). Par conséquent, les activités agricoles sont les principales sources anthropiques d'émissions de N_2O dans l'atmosphère (Butterbach-Bahl et al., 2013).

2.5.3. Lessivage de nitrate

Le lessivage de l'azote est le processus de perte de nitrate avec l'eau de percolation en profondeur au-delà de la zone racinaire des plantes (Kumar et al., 2009). Le lessivage de nitrate est l'une des principales voies de perte d'azote des champs agricoles (Fagodiya et al., 2020). Des études réalisées au début des années 90 ont suggéré que, selon le type de sol, jusqu'à 80 % de N appliqué peut être perdu sous forme de ruissellement de NO_3^- (Watt et al., 1991).

Au niveau du système de production agricole, la perte de N par lessivage est influencée par divers facteurs tels que la quantité de N appliquée, les pratiques de gestion et les types d'engrais azotés utilisés, la texture et la perméabilité du sol, ainsi que la teneur en eau du sol (Davis et al., 2003 ; Bibi et al., 2016).

Les pertes par lessivage de nitrate dans l'eau du sol représentent non seulement une perte de fertilité du sol, mais aussi une menace pour l'environnement au sens large et pour la santé humaine (Goulding et al., 2008). Le lessivage de nitrate peut provoquer l'eutrophisation et la prolifération des algues dans les réservoirs et peut atteindre les humains via l'eau potable, provoquant une maladie connue sous le nom de syndrome du bébé bleu dans laquelle le nitrate se lie à l'hémoglobine, entravant le transport de l'oxygène (Brender et al., 2013 ; Mahmud et al., 2021). L'eau contaminée par le nitrate n'est pas potable et, à des concentrations élevées, peut constituer un risque sérieux pour la santé humaine (Anjana & Iqbal, 2007).

2.5.4. Érosion des sols et ruissellement de surface

L'érosion des sols est un processus naturel qui désigne la perte de la couche arable sous l'effet des forces physiques de l'eau et du vent (Fagodiya et al., 2020). Dans les régions arides et semi-arides, les pertes d'azote sont principalement dues à l'érosion éolienne, tandis que les pertes d'azote dues à l'érosion hydrique sont dominantes dans les régions humides et subhumides (Yadav et al., 2023). En outre, après une forte pluie, le nitrate appliqué en surface peut être dissous dans l'eau et perdu par le processus de ruissellement (Wu et al., 2018). Selon Yadav et al. (2023), la perte d'azote causée par le ruissellement et l'érosion du sol varie en fonction de la durée et de l'intensité des précipitations. Par conséquent, s'il pleut le même jour, il est envisageable que jusqu'à 70 % des engrais azotés appliqués en surface soient perdus par ruissellement (Mandal et al., 2012).

2.6. Conséquences environnementales des pertes d'azote

La perte d'azote par l'agriculture entraîne divers effets toxiques sur la santé humaine, les animaux et surtout l'environnement. Cela entraîne l'eutrophisation des eaux douces (perte d'azote par ruissellement), la pollution des eaux souterraines (lixiviation des nitrates), la formation d'aérosols et le dépôt d'azote dans l'atmosphère (émissions de NH₃ et de NO_x), la contamination des écosystèmes et la diminution de la biodiversité (Michael Beman et al., 2005 ; Ladha et al., 2016). Les dommages causés par une utilisation excessive d'azote en Europe ont été estimés entre 91 et 466 milliards de dollars par an (Santos et al., 2023b).

3. Efficience d'utilisation de l'azote

3.1. Définition de l'efficience d'utilisation de l'azote

Plusieurs définitions de l'efficience d'utilisation de l'azote (NUE) ont été proposées (Congreves et al., 2021). La NUE d'une plante cultivée fait référence à l'équilibre relatif entre la quantité d'engrais absorbée et utilisée par la culture par rapport à la quantité d'engrais fournie directement ou indirectement (Nielsen, 2006).

Pour le maïs, la NUE a été défini par Moll et al. (1982) comme le rapport entre le rendement en grains et la quantité d'azote absorbée par la plante à partir du sol. De plus, la NUE est le produit de deux composantes principales : $NUE = NUpE \times NUtE$ (i) l'efficience d'absorption de l'azote (NUpE, Nitrogen Uptake Efficiency) est la capacité d'une plante à absorber l'azote du sol et (ii) l'efficience de transformation de l'azote (NUtE, Nitrogen Utilization Efficiency) reflète la capacité de la plante à utiliser l'azote absorbé pour maximiser le rendement en grains (Congreves et al., 2021).

3.2. Statut mondial de l'efficience d'utilisation de l'azote

Les pratiques de gestion intensive des terres, la monoculture et l'utilisation accrue d'intrants non agricoles pour répondre à la demande de nourriture de la population croissante ont entraîné une faible NUE au cours des dernières décennies (Govindasamy et al., 2023).

En 2014, Lassaletta et al. (2014) ont constaté que seul 47 % de l'azote appliqué dans le monde sont transformés en produits agricoles, contre 68 % en 1960. En outre, la NUE des principales cultures vivrières dépasse rarement 40 % et a été estimée à 35-45 % pour le blé, 30-40 % pour le riz et 37 % pour le maïs (Cassman et al., 2002 ; Rimski-Korsakov et al., 2012). Cela engendre un immense gaspillage de ressources, et leur surexploitation a des impacts négatifs tant sur l'environnement que sur l'économie (Hawkesford, 2014). De plus, pour répondre à la demande alimentaire mondiale d'ici 2050, Zhang et al. (2015) ont estimé qu'une NUE de 67 % serait nécessaire, tout en maintenant l'excédent d'azote dans des limites acceptables afin de respecter les objectifs de développement durable.

3.3. Différentes approches de quantification de l'efficience d'utilisation de l'azote

Il existe différentes approches pour définir et quantifier la NUE en agriculture (Ntinyari et al., 2022), chacune apportant sa propre contribution à la compréhension de ce processus (Congreves et al., 2021). Parmi ces approches, trois approches couramment utilisées sont la

différence d'azote (NUE_{diff}), le traceur ^{15}N ($NUE_{^{15}N}$) et le bilan d'azote (NUE_{bilan}) (Ntinyari et al., 2022). Ces différentes approches offrent des outils précieux pour évaluer et optimiser la NUE, améliorant ainsi l'efficacité des ressources tout en renforçant la durabilité environnementale.

3.3.1. Approche par différence d'azote

La méthode de la "différence d'azote" est basée sur la différence d'absorption de l'azote entre une parcelle qui reçoit une quantité donnée d'azote appliqué et l'absorption de l'azote dans une parcelle témoin sans azote appliqué (Dobermann, 2007 ; Yu et al., 2022). Cette approche est simple et rentable pour évaluer la réponse à court terme dans différents environnements ou conditions de gestion (Dobermann, 2005 ; Quan et al., 2021).

3.3.2. Approche par traceur ^{15}N

La deuxième méthode d'estimation de la NUE est basée sur l'utilisation d'un isotope stable de l'azote, le ^{15}N , comme traceur dans l'engrais pour suivre le mouvement de l'azote dans les systèmes sol-plante, la méthode pourrait fournir des mesures précises et quantitatives de la NUE (Zhang et al., 2023) où la NUE est déterminée en mesurant la récupération du ^{15}N appliqué dans la culture (Fixen et al., 2015). Cependant, le stockage de l'azote disponible dans le sol influence directement l'estimation de la NUE par cette méthode. Plus la teneur en N disponible du sol était élevée, plus la NUE mesurée était faible (Tian et al., 2011 ; Zhao et al., 2016). Contrairement aux autres approches, l'approche du traçage de l'azote offre une mesure directe de la récupération, plutôt qu'une récupération apparente (Congreves et al., 2021).

3.3.3. Approche par bilan d'azote

Contrairement aux approches directes telles que la NUE_{diff} et la $NUE_{^{15}N}$, qui se concentrent sur la quantité d'azote absorbée par les plantes, le bilan d'azote considère l'ensemble des flux d'azote entrants et sortants selon la formule suivante : $NUE = N_{output} / N_{input}$ (Quan et al., 2021).

3.4. Indices de l'efficacité d'utilisation de l'azote utilisés dans la recherche agronomique

Il est très important de comprendre la NUE et ses composantes avant d'entrer dans les détails des mécanismes affectant la NUE (Sandhu et al., 2021). Cependant, la NUE est un terme très complexe avec de nombreux composants (Ladha et al., 2005) contrôlée par un grand nombre de gènes et de facteurs environnementaux (Yang et al., 2017 ; Govindasamy et al.,

2023). Ces indices ont été classés en 5 groupes en fonction des paramètres utilisés, tels que les NUE à base d'engrais, de plantes, de sol, d'écologie ou de système (Congreves et al., 2021). Cependant, les indices de la NUE les plus couramment utilisés sont à base d'engrais et de plantes (Mălinaş et al., 2022). Le tableau 1 présente les principaux indices de la NUE couramment utilisés dans la recherche agronomique et leurs définitions respectives.

3.4.1. Indices basés sur la fertilisation

Les indices de la NUE basés sur la fertilisation sont définis par la quantité d'engrais appliquée par rapport à divers paramètres végétaux, tels que l'accumulation de la matière sèche, le rendement en grains ou la teneur en azote (Fixen et al., 2015). Ces indices comprennent plusieurs indicateurs, tels que l'efficacité agronomique de l'azote, la productivité partielle des facteurs, l'efficacité totale de la production et l'efficacité de récupération de l'azote.

3.4.2. Indices basés sur la culture

Les indices basés sur la culture sont définis par l'azote des tissus végétaux en relation avec le rendement en grains ou la teneur en azote (Congreves et al., 2021). Ces indices sont utiles dans les programmes de sélection pour identifier les géotypes ayant une meilleure capacité à allouer les ressources de croissance ou d'azote à la partie économique des plantes (Congreves et al., 2021). Ce groupe inclut l'efficacité physiologique de l'azote, l'efficacité de transformation de l'azote, l'efficacité interne de l'azote et l'indice de récolte d'azote.

3.5. Caractéristiques influençant l'efficacité d'utilisation de l'azote

Compte tenu des principaux éléments de la NUE, à savoir, l'efficacité de l'absorption de l'azote (NUpE) et l'efficacité de transformation de l'azote (NUtE), l'amélioration de la NUE pourrait être obtenue en améliorant soit l'une des deux composante ou les deux à la fois (Han et al., 2015). En conséquence, la compréhension des processus influençant l'absorption et la transformation de l'azote est importante pour améliorer la NUE (Javed et al., 2022). Au niveau de la plante, la NUpE dépend de caractéristiques telles que la morphologie des racines, la capacité d'absorption et l'activité des transporteurs de l'azote, tandis que la NUtE est le résultat de tous les processus qui contribuent à la capacité de la plante à assimiler et remobiliser l'azote dans les graines (McAllister et al., 2012 ; Lebedev et al., 2021).

Tableau 1. Principaux indices de la NUE couramment utilisés dans la recherche agronomique et leurs formules et définitions respectives.

Approche	Indice	Formule	Définition (Références)
NUE basée sur la fertilisation	Effizienz agronomique de N (Agronomic N efficiency)	$AE = (GY_F - GY_0) / F$	L'augmentation du rendement en kg par unité de N appliqué (Dobermann, 2005).
	Effizienz de récupération de N (N recovery efficiency)	$NRE = (U_F - U_0) / F$	L'augmentation de l'absorption d'azote en kg par unité de N appliqué (Cui et al., 2009).
	Productivité partielle des facteurs (Partial factor productivity)	$PFP = GY / F$	Le rendement en grains récolté par unité de N appliqué (Fixen et al., 2015).
	Effizienz totale de la production (Total production efficiency)	$TPE = MSt / F$	La biomasse végétale totale récoltée par unité de N appliqué (Woli et al., 2016).
	Intensité du bilan azoté (N balance intensity)	$NBI = U_F - F$	La différence entre l'engrais N appliqué et l'azote prélevé pour le rendement (IPNI, 2014).
	Équilibre nutritif partiel (Partial N balance)	$PNB = U/F$	L'absorption totale de N par unité de N appliqué (Fixen et al., 2015).
NUE basée sur la culture	Effizienz physiologique de N (Physiological N efficiency)	$PEN = (GY_F - GY_0) / (U_F - U_0)$	L'augmentation du rendement en grains par l'augmentation de l'absorption de N par l'engrais N. (Wang et al., 2019)
	Effizienz interne de N (N internal efficiency)	$NIE = GY / F$	Le rendement en grains récolté par unité de N appliqué (Moll et al., 1982).
	Effizienz d'utilisation de N (N utilization Efficiency)	$NUtE = GY / U$	La fraction de N absorbé par la plante à convertir en rendement en grains (Moll et al., 1982).
	Indice de récolte de N (N Harvest Index)	$NHI = (GN/U) \times 100$	La proportion de la teneur en N des grains par rapport à celle de la plante entière (Mahboob et al., 2023).

GY_N : rendement en grains avec un apport (F) en azote ; GY_0 : rendement en grains sans apport en N ; F : Fertilisation N appliquée ; U_N : l'accumulation de N dans la biomasse aérienne en fonction de N appliqué (F) ; U_0 : l'accumulation de N dans la biomasse aérienne sans application N ; MSt la matière sèche totale ; GN : l'accumulation de N dans les grains.

3.5.1. Caractéristiques influençant l'efficacité de l'absorption de l'azote

3.5.1.1. Architecture du système racinaire

Le nitrate est facilement lessivé à travers le profil du sol (Cormier et al., 2016). Par conséquent, la morphologie des racines joue un rôle essentiel dans l'absorption de l'azote (Garnett & Rebetzke, 2013) en particulier dans les sols plus profonds (Javed et al., 2022). Une morphologie racinaire bien développée, caractérisée par des racines profondes avec une densité élevée, aide la plante à explorer un plus grand volume de sol pour augmenter l'absorption totale de N (Wiesler & Horst, 1992 ; Beatty & Wong, 2017).

3.5.1.2. Systèmes de transport de l'azote

La capacité d'une plante à absorber de l'azote dépend fortement de l'efficacité fonctionnelle du transporteur de nitrate dans la plante, qui est déterminée génétiquement (Islam et al., 2021). Par conséquent, la sélection d'un système de transport plus efficace pourrait être d'une importance particulière pour l'absorption des nutriments par les plantes (Mauceri et al., 2020).

3.5.1.3. Effet des associations rhizosphériques

La rhizosphère est la région du sol qui entre en contact direct avec le système racinaire des plantes et les micro-organismes qui survivent dans cette région influençant fortement l'absorption des minéraux, y compris l'absorption d'azote par les racines (Richardson et al., 2009). Les micro-organismes, notamment les bactéries et les champignons, jouent un rôle clé dans le sol en influençant l'état et la disponibilité de l'azote pour les racines (Finkel et al., 2017).

D'une part, ces micro-organismes du sol entrent en concurrence avec les plantes pour les sources d'azote (Nelson & Mele, 2006) et les convertissent par dénitrification en N gazeux (Herold et al., 2012). D'autre part, la disponibilité de N est améliorée par la minéralisation microbienne de N organique produisant de l'ammonium dans la rhizosphère (Cormier et al., 2016). Les micro-organismes augmentent également la disponibilité de N en minéralisant N organique en ammonium dans la rhizosphère (Ranjan & Yadav, 2019). Certains micro-organismes peuvent favoriser la conversion de l'azote organique en formes minérales plus accessibles pour les plantes. Par conséquent, il est essentiel de comprendre les interactions complexes entre les micro-organismes du sol et les plantes afin d'optimiser la gestion de l'azote et de favoriser des rendements agricoles durables.

3.5.1.4. Sénescence retardée

Le phénotype de sénescence retardée est généralement appelé «Stay-green» (Bouchet et al., 2016), qui est défini comme la capacité d'un génotype à conserver une surface foliaire verte maintenant ainsi son activité photosynthétique plus longtemps après la floraison durant la période de remplissage des grains (Kamal et al., 2019). Par conséquent, les génotypes de maïs avec une sénescence retardée ont une plus grande capacité à absorber l'azote pendant la période de remplissage des grains (Islam et al., 2021), car l'activité continue des feuilles stimule l'absorption de l'azote par les racines (Hikosaka, 2004) qui ont besoin d'énergie pour absorber les nutriments (Hirel et al., 2007).

3.5.2. Caractéristiques influençant l'efficacité de transformation de l'azote

L'efficacité de transformation de l'azote, qui inclut à la fois l'efficacité d'assimilation de l'azote et l'efficacité de remobilisation de l'azote à partir des tissus sénescents, est d'une importance cruciale pour optimiser la NUE globale dans les cultures (Ranjan & Yadav, 2019).

3.5.2.1. Assimilation de nitrate

L'efficacité de l'absorption et d'utilisation de l'azote sont étroitement liées aux voies d'assimilation du nitrate et de l'ammonium (Kaur et al., 2015). Ainsi, l'efficacité de l'assimilation de l'azote pourrait significativement contribuer à améliorer la NUE globale (Foulkes et al., 2009).

Les plantes peuvent assimiler l'azote dans les racines ou les pousses. Cette capacité variant selon le taux de nitrate et le type d'espèce végétale (Iqbal et al., 2020). À faible disponibilité de nitrate, l'assimilation se fait principalement dans les racines, favorisant leur croissance (Bloom et al., 1993). En revanche, avec une forte disponibilité de nitrate, l'assimilation se déplace vers les pousses, stimulant leur développement (Iqbal et al., 2020). L'équilibre entre ces deux tissus est évalué par l'activité de l'enzyme nitrate réductase (NR) et/ou par la concentration relative de nitrate dans les tissus respectif, où l'azote dans le tissu du xylème varie d'une espèce à une autre (Iqbal et al., 2020).

3.5.2.2. Remobilisation de N après l'apparition des soies et dynamique de la sénescence

Pendant la période de remplissage des grains, l'absorption et l'assimilation de l'azote sont souvent insuffisantes pour répondre à la forte demande requise à ce stade, rendant

nécessaire une remobilisation dans les différents organes de la plante pour diriger l'azote vers les graines (Asibi et al., 2019).

Selon (Malagoli et al., 2005), l'optimisation de l'efficacité de remobilisation de l'azote du stade végétatif au stade reproductif pourrait améliorer le rendement en graines de 15%. Dans ce cas, il serait possible d'améliorer l'efficacité de remobilisation de l'azote en synchronisant la disponibilité de la source d'azote avec les besoins en azote des graines (Bouchet et al., 2016). Cependant, la remobilisation de l'azote dépend de la disponibilité de N, des conditions environnementales et du génotype et elle est fortement influencée par l'ampleur de l'absorption de N après l'apparition des soies (Kichey et al., 2007). Un faible apport en N après l'apparition des soies peut entraîner une sénescence précoce des feuilles puisque le développement des grains nécessite plus d'azote que le maintien des tissus végétatifs (Sattelmacher et al., 1994). En revanche, les plantes à sénescence retardée assurent une plus grande photosynthèse, ce qui augmente le rendement en grains et donc la NUtE (Kamal et al., 2019).

3.6. Stratégies pour améliorer l'efficacité d'utilisation de l'azote chez le maïs

Il est essentiel d'optimiser l'utilisation des nutriments, en particulier de l'azote, afin d'accroître la productivité et la qualité des cultures, de réduire les coûts liés aux intrants fertilisants, et d'améliorer la qualité des sols et de l'environnement (Baligar et al., 2001).

En général, le cycle de l'azote plante-sol peut être décomposé en deux grandes sections : environnementale/agronomique (comment la plante accède à l'azote) et génétique (comment la plante l'utilise une fois qu'elle l'a assimilé) (Islam et al., 2021). Par conséquent, l'exploitation de la diversité génétique, le développement de nouveaux cultivars à haute efficacité nutritionnelle, ainsi que l'adoption de meilleures pratiques agronomiques combinées à l'amélioration génétique, ont joué un rôle essentiel dans l'augmentation de la production agricole (Sandhu et al., 2021) et de la NUE.

3.6.1. Perspective agronomique

Les pratiques agronomiques et la gestion des champs ont joué un rôle majeur dans la lutte contre la perte d'azote appliqué dans l'environnement (Karamanos et al., 2014). Les stratégies de gestion consistent à ajuster les variables du sol, des plantes, des engrais par rapport au climat afin de maximiser le rendement économique des cultures (Fageria & Baligar, 2005 ; Yadav et al., 2023).

À cet égard, l'utilisation d'approches agronomiques améliorées telles que la gestion des éléments nutritifs spécifiques au site (prescriptive, corrective ou les deux), les pratiques de conservation des ressources, l'agriculture de précision, l'utilisation accrue d'engrais efficaces, la gestion intégrée de l'azote et l'inclusion de légumineuses et de biofertilisants ... etc. peuvent aider les agriculteurs à réduire les pertes d'azote provenant du système sol-plante, améliorant ainsi la NUE au niveau de l'exploitation (Fagodiya et al., 2020 ; Chivenge et al., 2021).

De plus, la bonne forme d'engrais azotés au bon moment et en quantité adéquate est importante pour utiliser des engrais azotés synthétiques (Fagodiya et al., 2020). Ces mesures de gestion scientifique et rationnelle des engrais azotés contribuent à réaliser la sécurité alimentaire et le développement durable (Wang et al., 2022).

Les stratégies ci-dessus peuvent être efficaces pour réduire le lessivage et améliorer la NUE, mais le coût supplémentaire les rend souvent prohibitifs pour les petits exploitants (Wani et al., 2021). Par ailleurs, la maîtrise des maladies, des ravageurs et des adventices joue un rôle clé dans l'amélioration de la NUE en agriculture (Fageria & Gheyi, 1999).

3.6.2. Perspective génétique et moléculaire

L'amélioration génétique des cultures contribue à hauteur de 50 à 60 % à l'augmentation des rendements et demeure un facteur essentiel dans toute stratégie visant à optimiser les rendements et l'efficacité de l'utilisation des nutriments (Duvick, 2005). Une fois que l'azote est disponible pour les plantes, il existe un certain nombre de facteurs génétiques qui influencent l'efficacité d'assimilation et d'utilisation d'azote (Islam et al., 2021).

Il existe deux approches principales pour améliorer la NUE : l'amélioration génotypique par la sélection conventionnelle, et l'amélioration génétique par la manipulation de gènes spécifiques associés à la NUE (approche transgénique) (Han et al., 2015 ; Karunaratne et al., 2020).

La génétique conventionnelle (classique) est l'une des approches génétiques utilisées pour améliorer la NUE des cultures. Cela comprend la sélection traditionnelle et les QTL (Quantitative trait locus), ainsi qu'un ensemble de sélection assistée par marqueurs (MAS) pour surveiller les régions clés des chromosomes ségrégués par la NUE (Elrys et al., 2022).

A ce titre, les gènes associés aux voies métaboliques de l'azote tels que les transporteurs de nitrate et d'ammonium et les facteurs de transcription associés ont été modifiés dans les céréales pour améliorer la NUE (Li et al., 2020). Des approches de génie génétique ont été

entreprises pour améliorer la NUE dans diverses cultures. Cependant, ces approches n'ont pas encore été largement adoptées par rapport aux techniques de sélection traditionnelles pour le développement de matériel génétique avec une NUE améliorée (Fiaz et al., 2021). Ainsi, les outils et les techniques génétiques modernes ont permis d'améliorer la NUE des céréales et d'autres cultures stratégiques (Yadav et al., 2023).

3.7. Génotypes efficaces ou tolérants au stress azoté

Les hybrides de maïs sont principalement cultivés dans des systèmes de culture intensifs, avec un apport excessif d'engrais azotés (Singh et al., 2022). Ainsi, la sélection génétique des hybrides de maïs est généralement réalisée dans des conditions optimales d'application d'azote (Han et al., 2015), ce qui élimine les effets de l'azote en tant que variable restrictif au cours du processus de sélection (Kamprath et al., 1982). Cela peut entraîner la perte de certains traits adaptatifs essentiels dans des environnements pauvres en azote (Laffite et al., 1997) parce que les gènes qui contrôlent le rendement en grains dans des conditions de stress abiotique sont différents de ceux le contrôlant dans des conditions optimales (Souza et al., 2008). Des études sur le terrain ont prouvé que les variétés les plus performantes avec un apport de fertilisation en N élevé ne sont pas nécessairement les meilleures lorsque l'apport en N est faible (Hirel et al., 2011).

Les plantes de maïs peuvent être efficaces dans l'utilisation de l'azote ou tolérantes au stress azoté. Les premières offrent des rendements élevés dans des environnements favorables mais sont fortement affectées dans des environnements stressants; tandis que les secondes présentent des rendements satisfaisants dans des conditions de stress mais seulement modérés dans des conditions optimales (Mendonça et al., 2017). Dans cette optique, les programmes de sélection se concentrent sur deux domaines de recherche, la tolérance au stress azoté et l'efficacité d'utilisation de l'azote (Maia et al., 2011). Une pratique agricole clé, contribuant à plus de 40 % des augmentations du rendement en grain du maïs, est l'application renforcée d'engrais azotés (Smil, 2002). Cependant, dans de nombreuses régions du monde, notamment dans les pays en développement, les sols sont souvent appauvris en nutriments, en particulier en azote (Fiaz et al., 2021) et les agriculteurs n'ont pas les moyens d'apporter les engrais azotés (Kant et al., 2011) à cause du faible pouvoir d'achat. Par conséquent, le développement de génotypes tolérants aux conditions de faible disponibilité en N est nécessaire pour maintenir la productivité du maïs et par conséquent la sécurité alimentaire dans ces régions (Nguyen & Kant, 2018 ; Ribeiro et al., 2018 ; Santos et al., 2023a).

Cependant, la sélection pour la tolérance à faible teneur en N est difficile car il s'agit d'un trait complexe avec une forte interaction entre les génotypes et les environnements (Ribeiro et al., 2018). La capacité du génotype à donner un rendement similaire dans des conditions de faible apport en N est une réponse adaptative grâce à une meilleure absorption, assimilation et remobilisation de N (Ranjan & Yadav, 2019).

Chapitre II :

Evaluation de la diversité agro-morphologique et estimation des paramètres génétiques chez quelques populations algériennes de maïs (Zea mays L.) d'origine Saharienne sous différents niveaux de fertilisation azotée

Chapitre II : Évaluation de la diversité agro-morphologique et estimation des paramètres génétiques chez quelques populations algériennes de maïs (*Zea mays* L.) d'origine saharienne sous différents niveaux de fertilisation azotée

1. Introduction

Le maïs est l'une des cultures céréalières les plus importantes (Makhziah & Koentjoro, 2011) qui s'adapte à des conditions agro-climatiques variées (Al-Naggar et al., 2020b), en raison de sa grande diversité phénotypique et génétique (Flint-Garcia et al., 2005). Le maïs présente une variabilité génétique considérable (Dao et al., 2014), mais moins de 5 % de cette variabilité a été exploitée (Carena et al., 2009). Par conséquent, cette diversité doit être collectée, conservée et évaluée afin d'optimiser son utilisation dans les programmes de sélection et d'amélioration (Al-Naggar et al., 2020a). Les variétés locales sont une source potentielle d'allèles favorables à la sélection végétale car elles ont été sélectionnées pour s'adapter aux contraintes environnementales par les agriculteurs depuis des années (Liu et al., 2009). Les variétés locales de maïs, bien qu'à faible rendement, possèdent une grande diversité génétique qui garantit leur adaptation aux divers stress biotiques et abiotiques (Ignjatovic-Micic et al., 2015).

La caractérisation agro-morphologique, biochimique et moléculaire est largement utilisée pour évaluer la variabilité génétique du maïs (Hartings et al., 2008 ; Belalia et al., 2019). Bien que la caractérisation agro-morphologique présente de nombreuses limites comme le faible polymorphisme et l'influence de l'environnement sur l'expression phénotypique (Beyene et al., 2005), elle est considérée comme une étape préliminaire dans la caractérisation et l'identification des ressources phytogénétiques (Carrillo-Perdomo et al., 2020) et pourrait fournir des informations pratiques et critiques nécessaires pour caractériser les ressources génétiques (Ignjatovic-Micic et al., 2015). De plus, les marqueurs morphologiques ont été considérés comme la meilleure alternative à leurs homologues moléculaires pour évaluer la diversité génétique (Hailu et al., 2010).

La connaissance du degré de variabilité génotypique a une haute importance car elle constitue la base d'une sélection efficace (Ghimire & Timsina, 2015). De plus, l'estimation de l'héritabilité au sens large constitue un paramètre crucial pour les sélectionneurs, car elle permet

non seulement de prédire la réponse à la sélection (Tiwari et al., 2019) mais aussi d'examiner les perspectives de réussite des programmes de sélection (Al-Naggar et al., 2022). En général, l'héritabilité représente l'efficacité de la sélection des génotypes qui pourrait être basée sur la performance phénotypique (Bitew, 2016), elle reflète en effet, la proportion de variation phénotypique qui peut être héritée (Vasconcelos et al., 2012).

Les objectifs de la présente étude sont les suivants : (i) évaluer la diversité agromorphologique de 12 populations locales de maïs à l'aide de 15 caractères agromorphologiques sous 3 niveaux de fertilisation azotée, (ii) estimer les paramètres génétiques des caractères étudiés afin d'identifier ceux qui présentent le plus grand intérêt pour les programmes de sélection.

2. Matériel et méthodes

2.1. Matériel végétal

Le matériel végétal utilisé dans cette étude se compose d'une collection de douze populations algériennes de maïs à pollinisation libre (Tableau 2). Ces populations ont été collectées sur la base de l'origine géographique en avril 2021 dans les oasis d'Adrar et de Timimoun au sud-ouest du Sahara algérien. Cette zone de collecte se caractérise par un climat subtropical aride, marqué par des températures élevées tout au long de l'année, des étés très chauds et des hivers doux. Deux hybrides commerciaux largement cultivés en Algérie ont été utilisés comme témoins, à savoir Torro (H1) et Kukuruzza (H2).

2.2. Essai sur le terrain

Un essai expérimental sur le terrain a été mené en 2021 au niveau de la station expérimentale de l'Ecole Nationale Supérieure Agronomique d'El-Harrach (36°43'08"N, 3°09'03"E et 36 m d'altitude), dans une région humide du nord de l'Algérie avec des précipitations moyennes de 600 mm et une température annuelle moyenne de 18,4 °C. La figure 2 montre les températures maximales et minimales et les précipitations pour toute la période de croissance.

Avant la préparation du terrain, cinq échantillons de sol à 0,30 m de profondeur ont été prélevés avec une tarière et analysés pour diverses propriétés physico-chimiques. Le sol s'est révélé être de texture limoneuse, et les résultats des propriétés chimiques sont rapportés dans le tableau 3. Toutes les analyses ont été effectuées au laboratoire des analyses du sol du

département des productions végétales, à l'exception des analyses physiques, qui ont été réalisées au niveau du BNEDER.

Tableau 2. Origine et brève description morphologique des grains des populations étudiées.

Code	Village (Daïra)	Wilaya	Latitude	Longitude	Forme de G	Couleur
P1	Adrar	Adrar	28°01'18"N	0°15'28"W	Lisse	Jaune
P2	OuledAhmed Tammi	Adrar	27°50'25"N	0°17'02"W	Lisse	Orange
P3	Tsabit	Adrar	28°24'00"N	0°14'08"W	Lisse	Jaune
P4	Aougrouit	Timimoun	28°42'00"N	0°20'30" E	Lisse	Orange
P5	Timimoun	Timimoun	29°15'32"N	0°14'30"E	Lisse	Jaune-orange
P7	Zaouiet Kounta	Adrar	27°13'27"N	0°11'23"W	Lisse	Jaune-violet
P9	Zaouiet Kounta	Adrar	27°04'30"N	0°06'10"W	Lisse/Denté	Jaune
P11	Fenoughil	Adrar	27°39'27"N	0°18'35"W	Lisse	Jaune-violet
P12	Charouine	Timimoun	29°11'23"N	0°16'10"W	Lisse	Orange
P13	Bouda	Adrar	28°01'40"N	0°27'30"W	Lisse/Denté	Jaune-orange
P14	Sebaa	Adrar	28°12'14"N	0°10'26"W	Denté	Jaune
P16	Tamantit	Adrar	27°46'00"N	0°15'59"W	Denté	Jaune

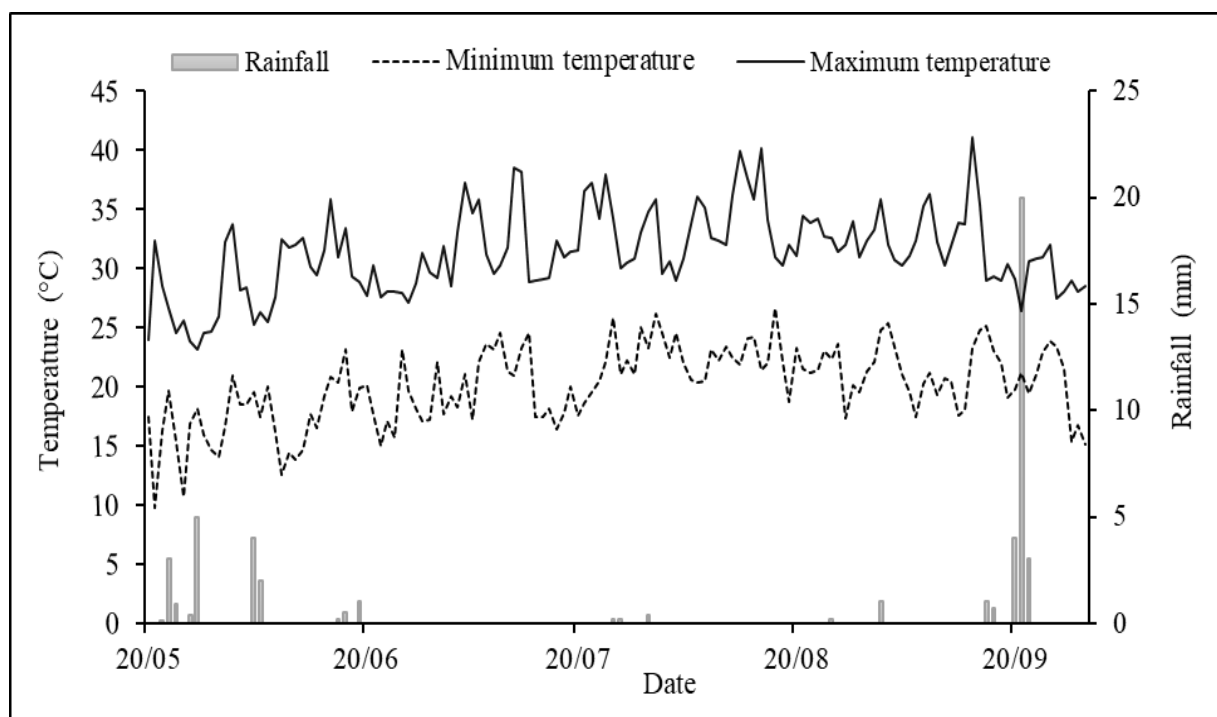
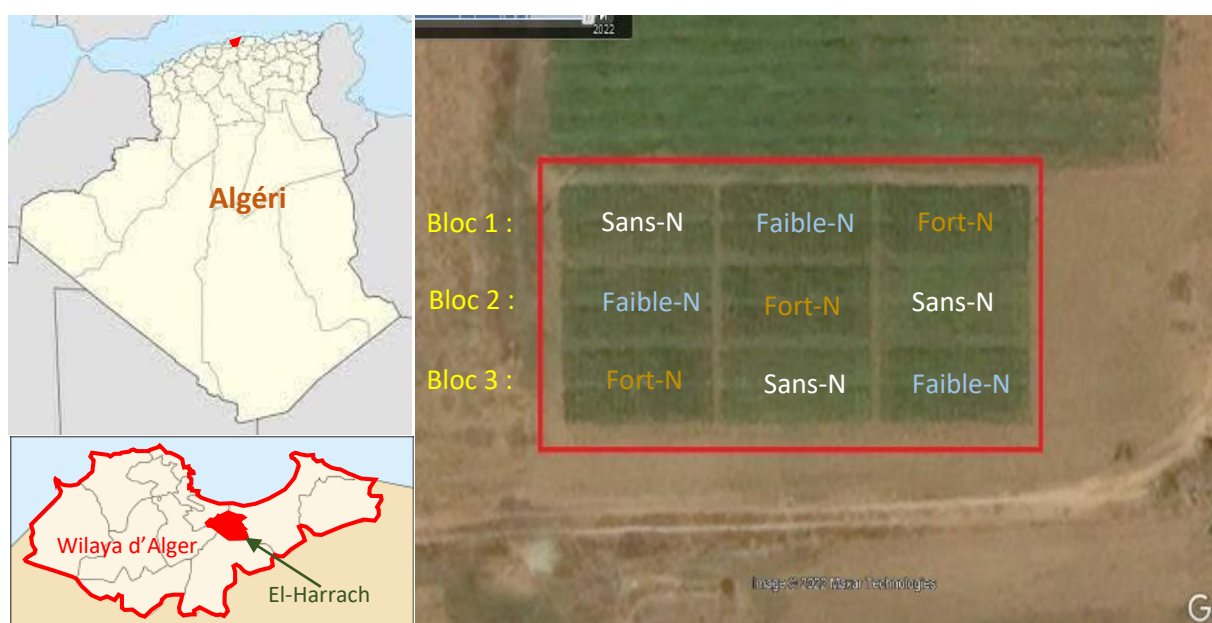


Figure 2. Précipitations et températures journalières pendant la saison de croissance.

Tableau 3. Résultats des analyses physico-chimiques du sol.

Analyses	Caractéristiques	Résultats	Méthode d'analyse		
Analyses physiques	Fractions granulométriques	Argile (%)	23,37	méthode de Pipette de Robinson	
		Limon (%)	Fin		18,30
			Grossier		14,73
		Sable (%)	Fin		14,27
			Grossier		29,33
Analyses chimiques	Carbone (%)	0,84	(Anne, 1945)		
	Matière organique (%)	1,45	MO= C (%) x 1,72		
	Conductivité électrique (meq.100 g ⁻¹)	11,54	(Rhoades, 1990)		
	Azote total (%)	0,14	(Bremner, 1960)		
	Azote assimilable (ppm)	14,70	(Keeney and Nelson, 1982)		
	pH (1:2,5 p/v, eau)	7,09	pH-mètre		

**Figure 3.** Image satellitaire illustrant la localisation géographique du site expérimental ainsi que le dispositif expérimental.

2.3. Dispositif expérimental et conduite de l'essai

2.3.1. Dispositif expérimental

Les génotypes étudiés ont été évalués sous trois niveaux de fertilisation azotée : (1) aucun apport N (sans-N) ; (2) 80 kg N ha⁻¹ (faible-N) ; et (3) 150 kg N ha⁻¹ (fort-N). Le dispositif expérimental est un split plot avec trois répétitions sur une superficie de 810 m².

Chaque répétition a été divisée en trois parcelles principales contenant les trois traitements azotés et les génotypes dans les sous parcelles (Figure 3).

Chaque unité expérimentale est une parcelle de 4,16 m² avec deux rangées de 2,6 m de long (13 graines par rang) espacées de 0,80 m avec un espacement de 0,20 m entre les plantes, ce qui donne une densité finale d'environ 62500 plantes ha⁻¹. Les blocs sont séparés par un espace de 2 m, tandis que les parcelles au sein d'un bloc sont espacées de 1,6 m les unes des autres afin de prévenir le lessivage de l'azote entre parcelles.

2.3.2. Conduite de la culture

La parcelle expérimentale a été préparée par des techniques conventionnelles appropriées selon les pratiques locales (labour, double passage de cover-crop, un passage de la herse combinée à un rouleau cage, puis un passage de cultivateur). Les graines ont été semées manuellement le 20 mai 2021 à une profondeur de 3 cm. Toutes les parcelles ont été bien irriguées par un système d'irrigation goutte-à-goutte deux fois par semaine.

Sur la base des résultats des analyses de sol, l'engrais azoté a été appliqué sous forme d'urée (46%) en deux fractions pour les deux traitements faible-N et fort-N ; 1/3 au stade de croissance à trois feuilles (V3) et 2/3 au stade de croissance à six-sept feuilles (V6-V7). En outre, toutes les parcelles ont été fertilisées avec 80 kg de P₂O₅ ha⁻¹ et 100 kg de K₂O ha⁻¹ par un engrais combiné (0:20:25) le jour même du semis.

Les parcelles ont été contrôlées contre les mauvaises herbes, les insectes et les maladies tout au long de la période de croissance. Un désherbage chimique à l'aide d'un herbicide total (Glyphosate) a été effectué juste avant le semis. De plus, trois opérations de désherbage mécanique ont été effectuées à l'aide d'un motoculteur, la première intervention a eu lieu au stade 8-9 feuilles, la deuxième avant la floraison, et la troisième au stade de gonflement (R2). En outre, la lutte contre les ravageurs en particulier la pyrale du maïs a été effectuée au besoin par un insecticide systémique Engeo (4ml/10L). L'irrigation, le désherbage et toutes les autres pratiques agronomiques, à l'exception de celles de la fertilisation azotée, ont été appliquées en temps opportun et uniformément à toutes les parcelles.

Les parcelles ont été récoltées manuellement à maturité physiologique d'une manière échelonnée lorsque la couche noire s'est formée à la base des grains pour chaque génotype à partir de 26 août jusqu'à 27 septembre.

2.4. Paramètres agro-morphologiques étudiés

Afin d'évaluer la diversité agro-morphologique au sein de notre collection de populations algériennes de maïs, des paramètres quantitatifs de type morphologique, physiologique, phénologique et agronomique liés au rendement ont été évalués à différents stades de développement et suivant la nature de chaque paramètre. Les données ont été collectées sur 10 plants par parcelle pris au hasard (Tableau 4).

2.5. Estimation des paramètres génétiques

2.5.1. Estimation des variances génotypiques et phénotypiques

Sans tenir compte des témoins (H1 et H2), les composantes de la variance, à savoir, la variance génotypique, la variance phénotypique et la variance environnementale, ont été estimées à l'aide des équations suivantes (Johnson et al., 1955 ; Zaki & Radwan, 2022) :

$$\text{Variance génotypique : } \sigma^2g = (\text{MSg} - \text{MSe}) / r$$

$$\text{Variance phénotypique : } \sigma^2p = \sigma^2g + \sigma^2e$$

$$\text{Variation environnementale : } \sigma^2e = \text{MSe}$$

Où : MSg : carrés moyens génotypiques des populations, MSe : carrés moyens de l'erreur et r : nombre de répétitions.

2.5.2. Estimation du coefficient de variance génotypique et phénotypique

Les coefficients de variations génotypiques (PCV) et phénotypiques (GCV) ont été calculés selon les formules proposées par Singh et Chaudhary (1977) et exprimés en pourcentage :

$$\text{PCV (\%)} = \frac{\sqrt{\sigma^2p}}{\bar{x}} * 100 \qquad \text{GCV (\%)} = \frac{\sqrt{\sigma^2g}}{\bar{x}} * 100$$

Où : σ^2g : variance génotypique, σ^2p : variance phénotypique et \bar{x} : la moyenne.

Les PCV et GCV ont été classés en trois catégories (Sivasubramanian & Menon, 1973) : moins de 10% (faible), 10 - 20% (modéré) et plus de 20% (élevé).

Tableau 4. Liste de description des paramètres agro-morphologiques utilisés dans l'étude.

Paramètre	Description	Unité
Vigueur précoce (Vig)	La Vig a été notée 5 semaines après le semis à l'aide d'une échelle de 1 à 9 (1 : plante chétive à 9 : plante très vigoureuse) (Cherchali et al., 2018).	/
Floraison femelle (FF)	Nombre de jours à partir du semis jusqu'au stade où 50 % des plantes émettent du pollen (Nelimor et al., 2020).	Jours
Floraison mâle (FM)	Nombre de jours à partir du semis jusqu'au stade où 50 % des plantes produisent des soies (Nelimor et al., 2020).	Jours
Intervalle entre la FM et FF (ASI)	La différence en jours entre FM et FM (Nelimor et al., 2020).	Jours
Teneur en chlorophylle (Chl)	mesurée 15 jours après l'apparition des soies au milieu de la feuille de l'épi en utilisant le SPAD (Fu et al., 2020).	/
Hauteur de la plante (HP)	mesurée du collet jusqu'au sommet de la panicule en centimètre à l'aide d'un mètre ruban (Djemel et al., 2018).	cm
Hauteur de l'épi (HE)	mesurée du collet jusqu'au nœud d'insertion de l'épi le plus haut en centimètres à l'aide d'un mètre ruban (Djemel et al., 2018).	cm
Diamètre de la tige (DT)	mesuré avec un pied à coulisse à la section médiane du sixième entre-nœud au stade R2 (Wang et al., 2019).	mm
Nombre d'épis par m ² (NEm)	le nombre d'épis récoltés par m ² (Aci et al., 2018).	épi/m ²
Surface foliaire (SF)	mesurée à partir de la feuille de l'épi selon la méthode décrite par Pearce et al. (1975), selon l'équation $SF = K (L \times l)$, où L et l : longueur et largeur maximale des feuilles et $K = 0,75$.	cm ²
Nombre de rangées par épi (NR/E)	(Aci et al., 2018).	/
Longueur de l'épi (LE)	(Adhikari et al., 2021).	cm
Poids de 1000 grains	Le PMG a été ajusté à 14% d'humidité d'après.	g
Humidité à la récolte (HG)	La différence de poids de 100 g de graines avant et après leur passage à l'étuve à 75°C pendant 4 jours (Aci et al., 2018).	%

2.5.3. Estimation de l'héritabilité

L'héritabilité au sens large (h^2) a été estimée pour différents paramètres pour les 3 traitements azotés par la formule suivante (Johnson et al., 1983) :

$$h^2 = \frac{\sigma^2_g}{\sigma^2_p} * 100$$

Où : σ^2_g : Variance génotypique et σ^2_p : Variance phénotypique.

L'héritabilité a été classée en trois catégories : faible (moins de 30 %), moyenne (30-60 %) et forte (plus de 60 %) (Johnson et al., 1955).

2.5.4. Estimation du progrès génétique en pourcentage de la moyenne

Le progrès génétique en pourcentage de la moyenne a été calculé selon Johnson et al. (1955) ; comme suit :

$$\text{GAM (\%)} = (h^2 \sigma_p K) * 100 / x$$

Où : h^2 : l'héritabilité au sens large, K : le différentiel de sélection (où k : 2,06 à une intensité de sélection de 5 %), σ_p : l'écart type phénotypique et x : la moyenne générale pour chaque paramètre.

Le GAM a été classé en trois catégories : faible (0 à 10 %), modéré (10 à 20 %) et élevé (supérieur à 20 %) (Johnson et al., 1955).

2.6. Analyses statistiques

L'analyse statistique des données a été effectuée en utilisant le logiciel R (Team, 2013). Pour chaque paramètre au niveau des 3 traitements N, des statistiques descriptives ont été calculées afin de déterminer l'étendue de la variabilité génétique parmi les populations étudiées. Une analyse de variance séparée est réalisée afin d'évaluer la performance des génotypes sur chaque traitement N. En outre, une analyse de variance combinée (split plot) à deux critères a été réalisée pour tester les différences significatives entre les génotypes (G), les traitements azotés (N) et leurs interactions (N x G). Le test de la plus petite différence significative (LSD) est réalisé lorsque l'analyse de la variance révèle un effet significatif ($p < 0,05$).

L'ANOVA a été réalisée à l'aide du package Doebioresearch (Popat & Banakara, 2020). Les analyses en composantes principales ont été effectuées à l'aide du package Factoextra (Kassambara, 2016), tandis que pour l'analyse de corrélations, les packages Corrplot et Ggcorrplot (Wei et al., 2017 ; Kassambara & Kassambara, 2019) ont été utilisés pour calculer les coefficients r et p -value.

3. Résultats

3.1. Evaluation des paramètres agro-morphologiques

3.1.1. Analyses de la variance et comparaisons des moyennes

L'analyse de variance ANOVA pour chaque traitement azotée (séparé ; sans-N, faible-N et fort-N) a révélé une variation phénotypique très hautement significative ($p < 0,001$) entre les génotypes (12 populations et les 2 hybrides) pour tous les paramètres étudiés au niveau des trois traitements azotés (Tableau 5).

Tableau 5. Analyse de variance des paramètres agro-morphologiques au niveau des trois traitements azotés (sans-N, faible-N et fort-N).

	Génotype (G)		
	sans-N	faible-N	fort-N
ddl	13	13	13
Vigueur précoce (Vig)	0,49 ***	1,19 ***	1,73 ***
Floraison femelle (FF)	373,39 ***	362,06 ***	325,69 ***
Floraison mâle (FM)	311,812 ***	297,82 ***	271,28 ***
Intervalle entre la FM et FF (ASI)	5,37 **	4,38 ***	3,89 ***
Teneur en chlorophylle (CHL)	57,63 **	50,00 **	37,12 ***
Hauteur de la plante (HP)	7017,50 ***	7282,20 ***	9338,80 ***
Hauteur de l'épi (HE)	2849,78 ***	3032,57 ***	3618,70 ***
Diamètre de la tige (DT)	9,15 ***	14,59 ***	21,6648 ***
Surface foliaire (SF)	31633 ***	62216,00 ***	84727,00 ***
Nombre d'épis par m ² (Nem)	7,75 ***	12,79 ***	13,88 ***
Nombre de rangées par épi (NR/E)	12,85 ***	16,64 ***	16,82 ***
Longueur de l'épi (LE)	28,53 ***	41,49 ***	49,95 ***
Poids de 1000 grains (PMG)	7687,10 ***	8499,40 ***	8547,70 ***
Humidité à la récolte (GY)	24,40 ***	26,66 ***	33,23 ***

*, **, *** : significatif à $p < 0,05$, $p < 0,01$ et $p < 0,001$, respectivement.

Les analyses combinées de variance (split plot) ont révélé des différences hautement significatives entre les génotypes (G) pour l'ensemble des paramètres étudiés (Tableau 6). De plus, l'effet du traitement N et l'interaction G x N ont influencé de manière significative les paramètres phénologiques (FF et FM), la Vig, le DT et la SF, alors que, les caractères contribuant au rendement (à l'exception de NEm) n'ont pas été significativement affectés par l'effet du traitement N et l'interaction (G x N).

Tableau 6. Analyse de variance pour tous les paramètres étudiés.

	Source de variation		
	Géotype (G)	Traitement N (N)	G x N
ddl	13	2	23
Vigueur précoce (Vig)	2,97 ***	10,54 *	0,21 **
Floraison femelle (FF)	1054,51 ***	54,29 **	3,32 *
Floraison mâle (FM)	876,18 ***	31,50 ***	2,36 *
Intervalle entre la FM et FF (ASI)	11,91 ***	3,15 ns	0,87 ns
Teneur en chlorophylle (CHL)	119,8 ***	707,90 ns	12,48 ns
Hauteur de la plante (HP)	23289,90 ***	9961,20 ns	174,30 *
Hauteur de l'épi (HE)	9298,80 ***	3010,20 ns	101,10 ns
Diamètre de la tige (DT)	40,57 ***	64,08 *	2,42 *
Surface foliaire (SF)	30,53 ***	24,93 ***	1,95 *
Nombre d'épis par m ² (Nem)	30,53 *	24,93*	1,95*
Nombre de rangées par épi (NR/E)	45,10 ***	3,61 ns	0,61 ns
Longueur de l'épi (LE)	116,58 ***	59,42 ns	1,69 ns
Poids de 1000 grains (PMG)	23945,80 ***	4114,80 ns	394,20 ns
Humidité à la récolte (GY)	82,88 ***	2,38 ns	0,70 ns

ns : non significatif à $p < 0,05$, *, **, *** : significatif à $p < 0,05$, $p < 0,01$, $p < 0,001$, respectivement.

Pour déterminer le pourcentage de variation expliqué par l'effet de génotype, traitement N et leur interaction (G x N), la figure 4 révéla que la variation phénotypique pour les paramètres mesurés chez les 3 traitements azotés est principalement due à l'effet de génotype pour la plupart des caractères, à savoir, FF, la FM, l'H%, le NR/E, le PMG, la HE, l'ASI, la HP et la LE (supérieures à 50 %), tandis que le pourcentage de variance qui explique la majeure partie de la variation pour les autres paramètres (CHL, Vig, DT, SF et GY) est expliqué par le traitement N. En outre, l'effet de l'interaction G x N était faible mais significatif pour certains caractères (FF, FM, Vig, HP, DT, SF et NEm), Cela révèle que les génotypes réagissent de manière différente à la disponibilité en azote.

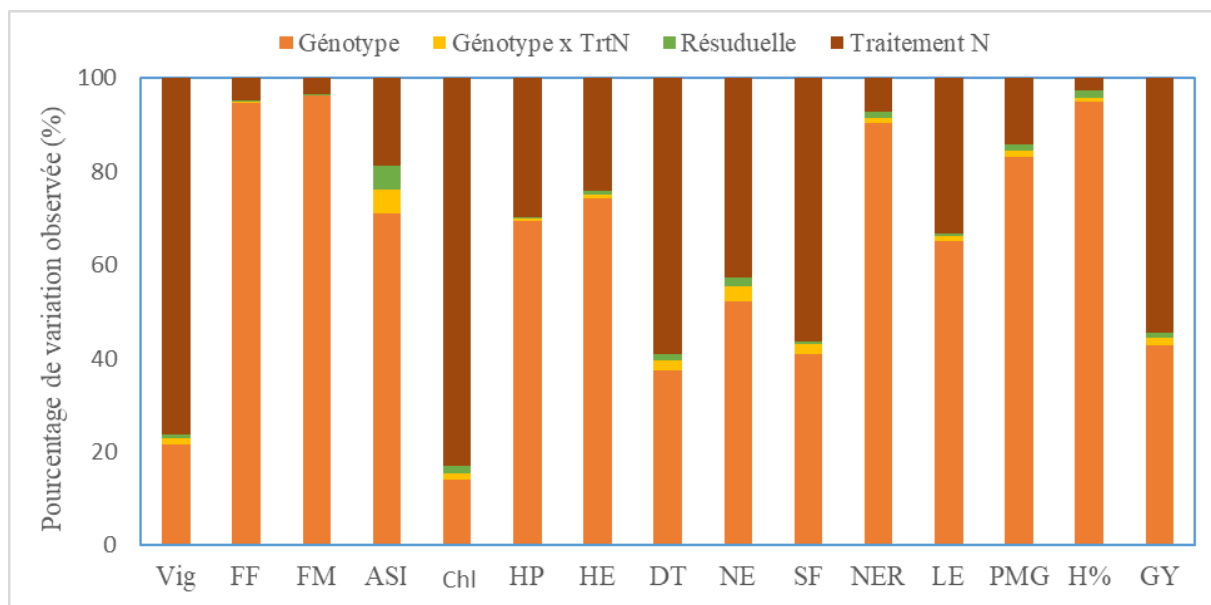


Figure 4. Les histogrammes montrent les effets dus au traitement N, au génotype, à la répétition et aux interactions (N x G) en pourcentage de la variation expliquée pour les 14 caractères évalués au niveau des 3 traitements N. Vig : Vigueur précoce, FF : Floraison femelle, FM : Floraison mâle, ASI : Intervalle entre la FM et FF, SPAD : Teneur en chlorophylle, HP : Hauteur de la plante, HE : Hauteur de l'épi, DT : Diamètre de la tige, NEm : Nombre d'épis par m², SF : Surface foliaire, NR/E : Nombre de rangées par épi, LE : Longueur de l'épi, H% Humidité à la récolte, GY : Rendement en grains.

Les statistiques descriptives (moyenne, écart-type, minimum, maximum et coefficient de variation) liés aux paramètres agro-morphologiques des génotypes étudiés sont présentées dans le tableau 6. Les moyennes élevées de tous les caractères étudiés ont été considérées comme favorables, à l'exception des paramètres de précocité (FF et FM) et ASI, pour lesquels les moyennes élevées ont été considérées comme défavorables. Au niveau des 3 traitements N, une large gamme de variabilité phénotypique a été observée pour tous les paramètres. En outre, tous les paramètres étudiés présentent un facteur de variation (valeur maximale / valeur minimale) supérieure à 1,2 fois.

Le coefficient de variation (CV%) varie de 1,60 % (FF) à 33,6 % (ASI) ; de 1,54 (FM) à 24,5 % (ASI) et de 1,52 (FM) à 25,7 % (ASI) sous régimes azotés sans-N, faible-N et fort-N, respectivement. Le CV% est généralement faible (<15%) au niveau des 3 traitements N pour tous les caractères étudiés, à l'exception de l'ASI. La plupart des paramètres ont présenté des valeurs de CV% plus élevées sous les régimes sans-N et faible-N que sous le régime fort-N. De plus, le coefficient de détermination (R²) pour tous les caractères au niveau des 3 traitements N s'est révélé très élevé (0,69 à 0,99).

L'augmentation du taux de fertilisation N de 0 à 150 kg ha⁻¹ a induit une précocité de la floraison, que ce soit pour la floraison femelle (2,3 jours) ou pour floraison male (1,7 jours).

Le nombre de jours nécessaires pour atteindre la FF et la FM était en moyenne de 59,9 et 59,4 ; 58,6 et 58,4 et 57,7 et 57,7 sous régimes sans-N, faible-N et fort-N respectivement (Tableau 7). L'écart de dates de floraison entre le génotype le plus précoce et le plus tardif était d'environ 31,33 jours pour la FF et de 28,3 jours pour la FM. En moyenne, P11 a été la population la plus précoce (43,0 et 44,3 j) pour la FF et FM au niveau des 3 traitements N, et P13 a été la plus tardive (74,0 et 72,2 j). En revanche, il n'y avait pas de différence significative ($p < 0,05$) entre les 3 traitements N pour l'intervalle anthèse-apparition des soies (ASI). L'ASI variait de -1,6 à 2 jours, avec une moyenne de 0,2 jours. Sur les 12 populations analysées, 6 populations ont été identifiées comme protogynes (P1, P3, P7, P9, P11 et P12), avec des valeurs d'ASI négatives, reflétant une apparition des soies avant la libération du pollen.

Quant aux paramètres morphologiques, la Vig, le DT et la SF ont augmenté de manière significative avec l'augmentation des apports azotés, tandis que la HP et la HE ont suivi la même tendance mais n'étaient pas significativement différents à $p < 0,05$ (Tableau 6). Pour les populations étudiées, les valeurs de la vigueur précoce (Vig) variaient de 5,83 (P5) à 6,83 (P1) ; de 6,17 (P14) à 7,50 (P1) et de 6,50 (P2 et P13) à 8,00 (P12) sous régimes sans-N, faible-N et fort-N, respectivement. En général, P1 avait la vigueur précoce la plus élevée, suivi de P12 et P3. D'autre part, P14 était la population la moins performante pour ce caractère.

En ce qui concerne la SF et le DT, lorsque le niveau de la fertilisation passait de 0 à 150 kg N ha⁻¹, la SF et le DT moyennes sont passées de 443,13 à 583,75 cm² et de 19,52 à 21,99 mm, respectivement. Le DT le plus élevé a été enregistré chez P5 avec 23,93 mm et le plus faible chez P1 avec 17,04 mm, tandis que la SF moyenne la plus élevée a été enregistrée chez P5 avec 640,94 cm² et la plus faible chez P11 avec 263,42 cm².

Les paramètres liés au rendement (NR/E, LE, H% et PMG) n'étaient pas affectés par le traitement azoté et l'interaction G x N, indiquant que ces paramètres dans les 3 traitements N étaient statistiquement similaires et qu'ils avaient la même réponse par rapport à la disponibilité de N. En moyenne, le NR/E variait de 10,08 (P11) à 16,96 (P14) ; la LE variait de 10,72 à 19,68 ; le PMG variait de 205,27 à 363,88 g et l'H% variait de 10,11 à 19,76%. Par contre, le NEm a augmenté de manière significative avec l'augmentation de N. Le NEm était en moyenne de 9,03 à fort-N, soit 13,10 % et 20,22 % de plus que celui de faible-N (8,49) et sans-N (7,51), respectivement.

Tableau 7. Analyses descriptives pour tous les paramètres étudiés au niveau des 3 traitements azotés.

Traits	TrtN	Moy	± SE	Min		Max		CV	R ²	LSD	Traits	TrtN	Moy	± SE	Min		Max		CV	R ²	LSD
				Val	Pop	Val	Pop								Val	Pop	Val	Pop			
Vig	sans-N	6,48	0,40	5,83	P5	7,17	H1	4,93	0,71	0,54	DT	sans-N	19,52	1,75	17,07	P1	22,38	P5	6,45	0,77	2,11
	faible-N	7,03	0,63	6,17	P14	8,25	H2	4,21	0,89	0,50		faible-N	20,88	2,21	17,05	P1	24,83	P13	3,89	0,92	1,36
	fort-N	7,48	0,76	6,50	P2	9,00	H2	5,24	0,85	0,66		fort-N	21,99	2,69	17,00	P1	25,67	P5	5,44	0,88	2,01
FF	sans-N	59,93	11,16	43,67	P11	77,33	P13	2,64	0,99	2,66	SF	sans-N	443,1	102,7	241,1	P11	589,8	P2	11,62	0,87	86,46
	faible-N	58,60	10,99	42,67	P11	73,33	P2	1,95	0,99	1,92		faible-N	546,0	144,0	241,1	P11	589,8	P2	9,35	0,92	85,64
	fort-N	57,67	10,42	42,67	P11	72,33	P13	1,52	0,99	1,47		fort-N	583,8	168,1	298,4	P11	781,4	H2	9,75	0,93	95,57
FM	sans-N	59,43	10,19	44,67	P11	74,67	P13	1,60	0,99	1,59	NEm	sans-N	7,51	1,61	6,25	P14	10,75	P3	12,22	0,86	1,74
	faible-N	58,36	9,96	44,33	P11	72,00	P2	1,54	0,99	1,51		faible-N	8,49	2,06	6,25	P14	12,02	P1	5,91	0,93	1,34
	fort-N	57,71	9,51	44,00	P11	71,33	P13	1,60	0,99	1,55		fort-N	9,03	2,15	6,31	H1	11,31	P12	13,54	0,83	2,05
ASI	sans-N	0,50	1,34	-1,33	P3	2,67	P13	33,60	0,69	1,97	NR/E	sans-N	13,2	2,07	10,13	P1	16,40	P16	6,45	0,90	1,43
	faible-N	0,24	1,21	-1,67	P11	1,67	P5	24,48	0,78	1,33		faible-N	13,48	2,36	9,18	P11	16,87	P14	5,91	0,93	1,34
	fort-N	-0,05	1,14	-1,67	P1	1,67	P5	25,73	0,77	1,27		fort-N	13,79	2,37	10,13	P1	18,00	P14	5,47	0,94	1,27
CHL	sans-N	47,24	4,38	38,85	H1	52,90	P1	8,46	0,74	6,71	LE	sans-N	15,02	3,08	10,00	P11	18,47	P16	7,25	0,93	1,83
	faible-N	52,10	4,08	44,36	H2	57,46	P1	7,03	0,73	6,15		faible-N	16,48	3,72	10,67	P11	20,30	H2	7,89	0,93	2,18
	fort-N	55,40	3,52	50,34	H1	59,42	P3	5,30	0,78	4,92		fort-N	17,38	4,08	11,48	P11	22,63	H2	5,51	0,97	1,61
HP	sans-N	193,8	48,37	110,6	P1	252,4	P13	5,41	0,97	17,58	PMG	sans-N	273,8	50,62	193,8	P11	350,2	P9	6,28	0,93	28,87
	faible-N	213,8	49,27	125,4	P11	269,1	H1	5,91	0,96	21,20		faible-N	284,7	53,23	205,6	P11	375,2	P9	5,63	0,94	26,9
	fort-N	224,1	55,79	131,4	P11	297,3	H1	6,14	0,96	23,09		fort-N	293,6	53,38	216,4	P11	366,3	P9	7,23	0,91	35,61
HE	sans-N	81,95	30,82	31,54	P11	130,9	P13	13,40	0,93	18,43	H%	sans-N	7,18	2,85	10,01	P7	19,52	P5	5,07	0,97	1,12
	faible-N	95,01	31,80	51,11	P11	144,7	P5	12,49	0,92	19,92		faible-N	13,35	2,98	10,30	P7	19,70	P5	10,91	0,88	2,44
	fort-N	97,82	34,73	42,18	P11	148,3	P5	11,55	0,94	18,96		fort-N	13,60	3,33	10,01	P7	20,06	P5	9,24	0,92	2,11

Vig : Vigueur précoce, FF : Floraison femelle, FM : Floraison mâle, ASI : Intervalle entre la FM et FF, CHL : Teneur en chlorophylle, HP : Hauteur de la plante, HE : Hauteur de l'épi, DT : Diamètre de la tige, NEm : Nombre d'épis par m², SF : Surface foliaire, NR/E : Nombre de rangées par épi, LE : Longueur de l'épi, PMG : Poids de 1000 grains, H% : Humidité à la récolte. Moy : Moyennes. SE : Erreur standard, CV% : Coefficient de variation, R² : Coefficient de détermination, LSD : la plus petite différence significative.

3.1.2. Analyse en composantes principales

L'analyse en composantes principales (ACP) a été effectuée afin d'illustrer la diversité agro-morphologique parmi les 12 populations algériennes de maïs et de déterminer la contribution de chaque paramètre à la variance totale (Tableau 8 ; Figure 5). Les deux premières composantes principales (PCs) avaient des valeurs propres supérieures à un et expliquaient 82,13 % de la variance totale. La première PC1 expliquait 68,83 % de la variance totale, dans laquelle la HP, la LE, la FF, la FM et la HE sont les principaux paramètres contributifs, tandis que la deuxième PC2 expliquait 13,29 % de la variance cumulative des caractères évalués, où les caractéristiques les plus prédominants sont la Vig et la Chl.

Tableau 8. Analyse en composantes principales pour les paramètres étudiés au niveau des trois traitements azotés.

Items	Paramètres	PC1	PC2
Valeurs propres		10,33	1,99
% de variance		68,83	13,29
	Vigueur précoce (Vig)	-0,11	0,80
	Floraison femelle (FF)	0,94	-0,25
	Floraison mâle (FM)	0,94	-0,23
	Intervalle entre la FM et FF (ASI)	0,76	-0,36
	Teneur en chlorophylle (Chl)	-0,50	0,64
	Hauteur de la plante (HP)	0,97	0,17
	Hauteur de l'épi (HE)	0,91	0,10
	Diamètre de la tige (DT)	0,84	0,36
	Surface foliaire (SF)	0,88	0,42
	Nombre d'épis par m ² (NEm)	-0,72	0,39
	Nombre de rangées par épi (NR/E)	0,87	-0,03
	Longueur de l'épi (LE)	0,96	0,18
	Poids de 1000 grains (PMG)	0,86	0,16
	Humidité à la récolte (H%)	0,84	-0,15
	Rendement en grains (GY)	0,90	0,35

Tableau 9. Corrélations entre tous les paramètres mesurés au niveau des 3 traitements azotés.

		Vig	FF	FM	ASI	Chl	HP	HE	DT	SF	NE	NR/E	LE	PMG	H%
FF	Sans-N	-0,37													
	Faible-N	-0,45													
	Fort-N	-0,37													
FM	Sans-N	-0,38	0,99***												
	Faible-N	-0,45	0,99***												
	Fort-N	-0,40	0,99***												
ASI	Sans-N	-0,18	0,74**	0,68**											
	Faible-N	-0,35	0,86***	0,82***											
	Fort-N	-0,04	0,81***	0,77**											
Chl	Sans-N	-0,09	-0,64*	-0,62*	-0,67**										
	Faible-N	-0,17	-0,75**	-0,74**	-0,71**										
	Fort-N	-0,09	-0,65*	-0,65*	-0,52										
HP	Sans-N	-0,21	0,96***	0,96***	0,72**	-0,67**									
	Faible-N	-0,14	0,92***	0,92***	0,80***	-0,89***									
	Fort-N	-0,01	0,91***	0,90***	0,82***	-0,74**									
HE	Sans-N	-0,27	0,97***	0,97***	0,69**	-0,65*	0,93***								
	Faible-N	-0,28	0,92***	0,93***	0,76**	-0,73**	0,89***								
	Fort-N	-0,17	0,94***	0,93***	0,84***	-0,58*	0,91***								
DT	Sans-N	-0,43	0,90***	0,92***	0,48	-0,49	0,86***	0,91***							
	Faible-N	-0,35	0,86***	0,87***	0,70**	-0,62*	0,84***	0,89***							
	Fort-N	-0,17	0,88***	0,88***	0,70**	-0,57*	0,85***	0,91***							

Tableau 9 (suite). Coefficients de corrélation de Pearson entre les différents caractères étudiés au niveau des trois traitements azotés.

		Vig	FF	FM	ASI	Chl	HP	HE	DT	SF	NE	NR/E	LE	PMG	H%
SF	Sans-N	-0,12	0,86***	0,88***	0,48	-0,62*	0,91***	0,86***	0,89***						
	Faible-N	0,01	0,82***	0,82***	0,67**	-0,84***	0,94***	0,84***	0,87***						
	Fort-N	0,08	0,84***	0,83***	0,76**	-0,73**	0,95***	0,89***	0,91***						
NE	Sans-N	0,39	-0,71**	-0,70**	-0,61*	0,66**	-0,69**	-0,58*	-0,55*	-0,62*					
	Faible-N	0,15	-0,72**	-0,71**	-0,58*	0,67**	-0,78***	-0,63*	-0,60*	-0,80***					
	Fort-N	0,00	-0,62*	-0,61*	-0,51	0,57*	-0,72**	-0,52	-0,42	-0,69**					
NR/E	Sans-N	-0,26	0,80***	0,79***	0,67**	-0,54*	0,84***	0,71**	0,61*	0,75**	-0,74**				
	Faible-N	-0,24	0,81***	0,79***	0,77**	-0,74**	0,87***	0,63*	0,68**	0,78***	-0,88***				
	Fort-N	-0,18	0,76**	0,76**	0,67**	-0,64*	0,80***	0,61*	0,65*	0,72**	0,75**				
LE	Sans-N	-0,22	0,89***	0,89***	0,64*	-0,58*	0,93***	0,82***	0,79***	0,90***	-0,78***	0,90***			
	Faible-N	-0,17	0,92***	0,91***	0,83***	-0,89***	0,96***	0,83***	0,80***	0,89***	-0,89***	0,90***			
	Fort-N	-0,00	0,88***	0,87***	0,81***	-0,81***	0,95***	0,83***	0,84***	0,92***	0,90***	0,86***			
PMG	Sans-N	-0,14	0,73**	0,75**	0,40	-0,51	0,81***	0,66**	0,68**	0,87***	-0,73**	0,87***	0,93***		
	Faible-N	-0,04	0,73**	0,74**	0,61*	-0,81***	0,85***	0,58*	0,60*	0,80***	-0,89***	0,86***	0,90***		
	Fort-N	0,13	0,72**	0,72**	0,59*	-0,80***	0,87***	0,64*	0,71**	0,84***	0,87***	0,84***	0,92***		
H%	Sans-N	-0,49	0,88***	0,89***	0,54*	-0,56*	0,81***	0,85***	0,87***	0,76**	-0,62*	0,61*	0,75**	0,64*	
	Faible-N	-0,53*	0,92***	0,92***	0,75**	-0,59*	0,80***	0,88***	0,76**	0,63*	-0,50*	0,62*	0,76**	0,56*	
	Fort-N	-0,41	0,91***	0,91***	0,72**	-0,48	0,79***	0,87***	0,76**	0,68**	0,76**	0,59*	0,73**	0,57*	
GY	Sans-N	-0,08	0,75**	0,77**	0,40	-0,42	0,84***	0,69**	0,72**	0,87***	-0,62*	0,84***	0,94***	0,96***	0,62*
	Faible-N	-0,14	0,87***	0,87***	0,73**	-0,84***	0,95***	0,79***	0,81***	0,90***	-0,82***	0,87***	0,97***	0,94***	0,72**
	Fort-N	-0,12	0,92***	0,92***	0,77**	-0,78***	0,95***	0,86***	0,89***	0,93***	0,87***	0,86***	0,97***	0,90***	0,77**

Vig : Vigueur précoce, FF : Floraison femelle, FM : Floraison mâle, ASI : Intervalle entre la FM et FF, Chl : Teneur en chlorophylle, HP : Hauteur de la plante, HE : Hauteur de l'épi, DT : Diamètre de la tige, NE : Nombre d'épis par m², SF : Surface foliaire, NR/E : Nombre de rangées par épi, LE : Longueur de l'épi, PMG : Poids de 1000 grains, H% Humidité à la récolte et GY : Rendement en grains.

3.2. Analyse des paramètres génétiques

3.2.1. Coefficient de variation phénotypique et génotypique

Le GCV variait de 4,61 % à 48,39 %, tandis que le PCV variait de 6,32 % à 73,10 %. En général, les estimations de la PCV sont légèrement plus élevées que la GCV pour tous les caractères étudiés dans les 3 traitements N, ce qui indique que l'environnement a un faible effet sur la variation phénotypique des paramètres, à l'exception de l'ASI, pour laquelle les estimations de la PCV sont beaucoup plus élevées que la GCV (73,10 vs 48,39 ; 45,98 vs 38,05 et 46,62 vs 37,43 sous régimes sans-N, faible-N et fort-N, respectivement).

Les estimations des PCV et GCV pour l'ASI, la HP, la HE, la SF, le NEm, la LE, l'H% et le GY au niveau des 3 traitements azotés et FF sous régimes sans-N et faible-N pour le PCV ont enregistré des valeurs élevées, ce qui indique que la sélection serait efficace pour ces caractères, car ils ont une variabilité phénotypique et génotypique adéquate. En revanche, des estimations faibles des PCV et GCV ont été observées pour la Vig et la Chl au niveau des 3 traitements azotés et le DT sous régime sans-N, ce qui indique que la sélection pour ces caractères serait moins efficace que pour les caractères présentant des estimations élevées des PCV et GCV. Les estimations de la PCV et de la GCV pour les autres caractères à savoir la FM, le DT, le NR/E et le PMG étaient modérées au niveau des 3 traitements N.

3.2.2. Héritabilité

L'héritabilité au sens large (h^2) s'est avérée intermédiaire à élevée, allant de 0,35 (Chl) à 0,99 (FM) ; de 0,39 (Chl) à 0,99 (FF, FM) et de 0,53 (Vig) à 0,99 (FF, FM) sous régimes sans-N, faible-N et fort-N, respectivement (Tableau 10). Sur 45 cas étudiés (15 paramètres x 3 traitements N), les estimations de h^2 sont élevées dans 39 cas et modérées dans 6 cas (la Vig au niveau des 3 traitements azotés, la Chl sous faible-N et fort-N et l'ASI sous régime sans-N).

Les estimations de l'héritabilité au sens large étaient en moyenne plus élevées sous fort-N que sous les autres traitements pour 6 caractères (FF, Chl, SF, NR/E, LE et GY) ; sous faible-N pour 5 caractères (Vig, ASI, DT, NEm et PMG) et sous régime sans-N pour 4 caractères (FM, HP, HE et H%). Les paramètres de la FF, la FM, la HP et la HE présentent généralement les valeurs les plus élevées de h^2 ; en revanche, la Chl, Vig et ASI ont présenté les valeurs les plus faibles.

3.2.3. Progrès génétique en pourcentage de la moyenne

L'ampleur du progrès génétique attendue en pourcentage de la moyenne (GAM) varie de 5,64 (Chl) à 68,74 (HE) ; de 7,28 (Vig) à 62,56 (GY) et de 7,10 (Chl) à 63,76 (HE) sous régimes sans-N, faible-N et fort-N, respectivement. Le progrès génétique était faible pour les paramètres Chl et Vig au niveau des 3 traitements N, modéré pour DT au niveau des 3 traitements N, et élevé pour les autres caractères.

Les caractères présentant des valeurs du progrès génétique élevées indiquent qu'ils sont soutenus par des facteurs génétiques, de sorte qu'ils peuvent faciliter le progrès de la sélection. Le meilleur environnement de sélection qui a montré les estimations les plus élevées du progrès génétique est celui à fort-N pour 6 caractères (Vig, Chl, DT, SF, LE et H%) ; faible-N pour 4 caractères (FF, NEm, NR/E et GY) et sans-N pour 5 caractères (FM, ASI, HP, HE et PMG). En outre, Il est intéressant de noter que le meilleur traitement azoté qui a donné les estimations les plus élevées de l'héritabilité et du GAM pour 6 des 15 caractères, est celui à fort-N, c'est-à-dire l'environnement non stressé. Si l'on associe l'héritabilité et le GAM, les paramètres FF, FM, ASI, HP, HE, SF, NEm, NR/E, LE, PMG, H% et GY combinent tous une héritabilité avec un progrès génétique élevés. Le DT a montré une forte héritabilité avec un GAM modéré ; alors que les caractères Vig et Chl ont montré des valeurs modérées pour l'héritabilité et faibles pour le progrès génétique.

4. Discussion

4.1. Evaluation des paramètres agro-morphologiques

L'analyse de la variance a révélé des différences très hautement significatives entre les génotypes pour l'ensemble des caractères étudiés au niveau des trois traitements azotés, ce qui indique la présence d'une variabilité génétique considérable parmi les populations étudiées. De plus, les statistiques descriptives des données révèlent un niveau élevé de variation pour les caractères évalués. La présence d'une variabilité agro-morphologique parmi les populations étudiées pour les paramètres évalués dans les 3 traitements N indique que des progrès significatifs pourraient être réalisés dans la sélection pour certains caractères dans des conditions de faible et de fort apport en N.

Tableau 10. Estimation de l'héritabilité au sens large, du coefficient de variation phénotypique, du coefficient de variation génotypique et du progrès génétique en pourcentage de la moyenne pour les paramètres étudiés au niveau des 3 traitements azotés.

Traits	TrtN	h^2	PCV	GCV	GAM	Traits	TrtN	h^2	PCV	GCV	GAM
Vig	sans-N	0,531 M	6,32 L	4,61 L	5,91 L	SF	sans-N	0,804 H	26,64 H	23,89 H	37,71 H
	faible-N	0,576 M	7,19 L	5,45 L	7,28 L		faible-N	0,864 H	28,21 H	26,23 H	42,92 H
	fort-N	0,530 M	8,17 L	5,94 L	7,61 L		fort-N	0,892 H	30,02 H	28,36 H	47,14 H
FF	sans-N	0,980 H	20,34 H	20,14 M	35,09 H	NE/m²	sans-N	0,716 H	23,72 H	20,07 H	29,90 H
	faible-N	0,989 H	20,49 H	20,39 M	35,69 H		faible-N	0,739 H	24,72 H	21,25 H	32,15 H
	fort-N	0,994 H	19,72 M	19,66 M	34,5 H		fort-N	0,669 H	24,09 H	19,70 M	28,35 H
FM	sans-N	0,993 H	18,70 M	18,64 M	32,69 H	NR/E	sans-N	0,847 H	17,52 M	16,13 M	26,13 H
	faible-N	0,992 H	18,64 M	18,57 M	32,56 H		faible-N	0,899 H	19,22 M	18,22 M	30,41 H
	fort-N	0,991 H	17,99 M	17,91 M	31,37 H		fort-N	0,901 H	18,91 M	17,95 M	29,99 H
ASI	sans-N	0,438 M	73,10 H	48,39 H	56,36 H	LE	sans-N	0,901 H	22,59 H	21,45 H	35,84 H
	faible-N	0,685 H	45,98 H	38,05 H	55,43 H		faible-N	0,882 H	24,43 H	22,94 H	37,92 H
	fort-N	0,645 H	46,62 H	37,43 H	52,88 H		fort-N	0,934 H	24,02 H	23,21 H	39,48 H
Chl	sans-N	0,348 M	9,20 L	5,43 L	5,64 L	PMG	sans-N	0,902 H	20,24 M	19,22 M	32,12 H
	faible-N	0,391 M	7,83 L	4,90 L	5,39 L		faible-N	0,907 H	19,61 M	18,67 M	31,29 H
	fort-N	0,629 H	6,41 L	5,08 L	7,10 L		fort-N	0,858 H	18,44 M	17,07 M	27,83 H
HP	sans-N	0,962 H	26,69 H	26,18 H	45,20 H	H%	sans-N	0,951 H	23,82 H	23,23 H	39,86 H
	faible-N	0,940 H	24,28 H	23,54 H	40,18 H		faible-N	0,802 H	25,76 H	23,06 H	36,34 H
	fort-N	0,939 H	25,88 H	25,07 H	42,76 H		fort-N	0,877 H	27,23 H	25,5 H	42,01 H
HE	sans-N	0,920 H	42,43 H	40,71 H	68,74 H	GY	sans-N	0,814 H	41,45 H	37,40 H	59,39 H
	faible-N	0,914 H	37,22 H	35,58 H	59,86 H		faible-N	0,833 H	42,65 H	38,93 H	62,56 H
	fort-N	0,907 H	39,96 H	38,05 H	63,76 H		fort-N	0,860 H	41,05 H	38,07 H	62,13 H

Vig : Vigueur précoce, FF : Floraison femelle, FM : Floraison mâle, ASI : Intervalle entre la FM et FF, Chl : Teneur en chlorophylle, HP : Hauteur de la plante, HE : Hauteur de l'épi, DT : Diamètre de la tige, NEM : Nombre d'épis par m², SF : Surface foliaire, NR/E : Nombre de rangées par épi, LE : Longueur de l'épi, PMG : Poids de 1000 grains, H% Humidité à la récolte et GY : Rendement en grains. PCV : Coefficient de variation phénotypique, GCV : Coefficient de variation génotypique, h^2 : Héritabilité au sens large, GAM : progrès génétique en pourcentage de la moyenne, L : Faible, M : Modéré, H : Elevé.

Selon Aci et al. (2018), une forte variabilité phénotypique suggérait que le matériel génétique était adapté à une large gamme de conditions environnementales et pouvait fournir des allèles précieux pour l'amélioration du maïs. Des études précédentes ont mis en évidence une grande diversité phénotypique et génétique dans le matériel génétique du maïs algérien originaire du Sahara (Aci et al., 2018 ; Belalia et al., 2021) même sous stress hydrique et/ou azoté (Djemel et al., 2019 ; Riache et al., 2022 ; Riache et al., 2023). Ainsi, la variabilité génétique est essentielle à la réussite d'un programme de sélection végétale (Ene et al., 2016).

Le CV% était généralement très faible (<10%) pour tous les paramètres étudiés (pour 13 caractères sur 14), indiquant la précision de la mise en œuvre de l'expérience. L'exception a été enregistrée chez le paramètre ASI, où le CV% était de 33,60 ; 24,48 et 25,73 % sous traitements sans-N, faible-N et fort-N, respectivement. Ce CV% est en accord avec les résultats rapportés par Aci et al. (2018). De plus, le R² pour tous les paramètres au niveau des 3 traitements N était très élevé, ce qui indique que les variables expliquent une grande partie (au moins 70 %) de la variabilité des performances caractéristiques. Des résultats similaires ont été observés chez le maïs par plusieurs chercheurs (ShrEStha et al., 2018 ; Al-Naggar et al., 2020b).

La date de la floraison est un caractère complexe qui joue un rôle clé dans l'adaptation du maïs à des conditions environnementales variées (Buckler et al., 2009). Ainsi, la phénologie des cultures constitue l'un des éléments clés dans la détermination du rendement des cultures (Cárcova & Otegui, 2001). La grande variabilité entre les populations évaluées pour les paramètres phénologiques (FF, FM et ASI) suggère que les populations locales sont bien adaptées à une large gamme d'environnements. Cela indique que la sélection pour ce paramètre pourrait être efficace (Khan & Naqvi, 2011). A ce titre, P11, P1 et P3 constituent les populations les plus précoces contrairement aux populations P13, P5 et P2 qui constituent les populations les plus tardives. En général, les génotypes les plus précoces, fourniraient aux sélectionneurs un outil simple pour échapper au stress hydrique (Belalia et al., 2021), mais peut également avoir un effet négatif sur le rendement en raison d'une accumulation réduite de la matière sèche totale (Ahmed et al., 2007). En outre, les génotypes les plus tardives qui ont eu la période de remplissage des grains la plus longue par rapport aux autres génotypes, pourraient constituer des ressources potentielles pour le développement de lignées consanguines à haut rendement en grains (Nelimor et al., 2020). En général, les populations collectées dans les zones où les conditions environnementales sont difficiles telles que la sécheresse et les sols pauvres possèdent des caractères d'adaptation comme une floraison précoce, fournissent la base et l'opportunité de développer des variétés résistantes à ces conditions (Iqbal et al., 2015).

Dans cette étude, on observe une réduction du nombre de jours nécessaires pour atteindre la floraison femelle et la floraison mâle avec l'augmentation des apports en azote, allant de 59,93 et 59,43 jours à 0 kg N ha¹ à 57,67 et 57,71 jours à 150 kg N ha, respectivement. Des résultats similaires ont été notés dans des études antérieures (Okab & Abed, 2022 ; Golla & Chalchisa, 2019). La diminution du nombre de jours avant l'apparition des soies et l'anthèse avec un niveau d'azote plus élevé est due à une croissance rapide (ShrEStha et al., 2018). Cependant, le résultat actuel n'est pas en accord avec les conclusions de Sharifi & Namvar (2016) et de Abagisa (2021) qui ont rapporté que l'application de N retarderait la FF et la FM chez le maïs.

Pour l'ASI, qui évalue la synchronisation entre la floraison mâle et femelle (Bello & Olaoye, 2009), il n'y avait pas de différences significatives entre les 3 traitements azotés pour ce paramètre. Cependant, une variation considérable a été observée entre les populations avec une ASI allant de -1,3 à 1,8 jours. Le nombre de jours réduit pour l'ASI indique que le pollen a eu suffisamment de temps pour polliniser les soies (avant la perte de réceptivité des soies) (Bänziger & Diallo, 2001) et augmenter le nombre de grains par épis (Gondwe et al., 2014). À cet égard, un ASI court ou négatif peut constituer un caractère avantageux en conditions de stress hydrique (Ribaut et al., 1996). Cela entraîne un retard dans l'apparition des soies, favorisant une meilleure synchronisation entre la FM et la FF, ce qui se traduit par un rendement en grains accru (Aci et al., 2018). Toutes les populations étudiées ont présenté un ASI inférieur à 2 jours, ce qui représente une source incontournable de géotypes tolérant à la sécheresse (Dass et al., 2001).

Les caractères morphologiques sont essentiels et utiles pour les sélectionneurs de plantes cherchant à améliorer le matériel génétique existant en introduisant de nouvelles variations génétiques pour certains caractères dans les populations reproductrices (Manjarres-Hernández et al., 2021). La HP, la HE, le DT et la SF les plus élevés ont été enregistrés chez les populations P5, P2 et P13, respectivement, tandis que les valeurs les plus élevées de la Chl, la Vig et le NEm ont été enregistrés par P1, P3 et P12, respectivement. Ces populations posséderaient des gènes favorables qui pourraient être exploités pour améliorer le maïs algérien.

Sur le plan morphologique, en termes de la HP et la HE, une variation considérable a été observée parmi les populations locales pour ces deux paramètres. La HP variait de 122,46 à 270,98 cm avec une moyenne de 240,31 cm ; tandis que, la HE variait de 41,61 à 138,81 cm avec une moyenne de 100,84 cm. La hauteur des plantes est un caractère essentiel pour décrire les nouvelles variétés de maïs. Elle influence non seulement la production de matière verte et

sèche, mais aussi le rendement en grains (Zsubori et al., 2002). Bien que la hauteur d'épi joue un rôle crucial dans la mécanisation de la récolte.

L'augmentation du niveau de fertilisation N de 0 à 150 kg s'est accompagnée d'une augmentation significative de la Vig, la SF et le DT, qui varient de 6,48 à 7,48 ; de 443,13 à 583,75 cm² et de 19,52 à 21,99 mm, respectivement. Ces résultats sont cohérents avec ceux rapportés par (Kizilgeci et al., 2018), selon lesquels l'application d'engrais N augmente le développement de la surface foliaire du maïs. Des résultats similaires ont également été rapportés par Asaduzzaman et al. (2014) et Ibrahim et al. (2022). De même, l'augmentation du DT avec l'augmentation du taux de N pourrait s'expliquer par l'accroissement de la taille des cellules résultant de l'application de l'azote (Sarkar et al., 2023).

Concernant les paramètres liés au rendement, la LE, le NR/E, le PMG et la H% les plus élevés ont été enregistrés par les populations P2, P9, P5 et P14, respectivement, tandis que le NEm le plus élevé a été enregistré par P3, P1 et P12 sous traitements sans-N, faible-N et fort-N, respectivement. Ces génotypes pourraient posséder des gènes favorables qui pourraient être exploités pour améliorer le maïs algérien pour les paramètres respectifs. Le taux d'engrais azoté n'a pas montré d'effet significatif sur la LE, le PMG, le NR/E et la H%, mais a affecté de manière significative le NEm. Cela indique que la différence de rendement en grains entre les 3 traitements azotés (présentées dans le chapitre 3) était davantage attribuée à l'augmentation du NEm qu'au PMG et nombre de grains par épi (NR/E et LE). Conformément aux résultats de la présente étude, Asaduzzaman et al. (2014) et Khan et al. (2014) ont rapporté que le NEm augmentait avec l'augmentation des taux de N. Ces informations sont précieuses non seulement pour comprendre l'effet de la fertilisation azotée, mais aussi pour orienter les stratégies de sélection visant à exploiter cette diversité génétique en vue de l'amélioration du maïs algérien.

L'analyse en composantes principales (ACP) est l'une des techniques multivariées les plus utilisées pour estimer l'ampleur de la diversité génétique (Ajmal et al., 2013) afin d'augmenter leur valeur dans les programmes de sélection végétale (Al-Naggar et al., 2020). Par conséquent, l'ACP a été réalisée pour classer les populations sur la base des caractères les plus discriminants. De nombreux chercheurs ont utilisé l'ACP pour évaluer la variabilité génétique entre les génotypes de maïs (Azad et al., 2012 ; Kandel et al., 2017). Nos résultats ont montré que les deux composantes principales représentant 82,13% de la variation totale. En général, la contribution de la PC1 pour les 15 caractères était 5 fois plus importante que celle de la PC2. Belalia et al. (2019) et Belalia et al., (2021) ont révélé que lors de l'évaluation des populations algériennes de maïs dans les mêmes conditions par 17 et 14 paramètres agro-

morphologiques, respectivement, les deux premières composantes principales expliquaient respectivement 63,95 % et 55,44% de la variation totale. Dans leur étude, Belalia et al. (2021), ils ont indiqué que la FM, la FF, la HP et le NR/E sont les facteurs les plus discriminants qui contribuaient le plus à la variance totale. Cependant, Belalia et al. (2019) ont noté que la FM, la FF, la HE, la HP, la LE, le NR/E et le GY sont les critères les plus discriminants. Dans cette étude, la HP, la LE, la FF, la FM, la HE la Vig et la Chl se sont révélés les plus discriminants

La connaissance des corrélations entre le GY et ses caractères associés améliorera l'efficacité des programmes de sélection (Oyekunle & Apraku, 2018). Ainsi, des corrélations significatives entre les caractères agro-morphologiques ont été identifiées, représentant un outil efficace pour orienter les programmes de sélection. Les résultats de la présente étude, confirment ceux obtenus par Ferdoush et al. (2017) et Kizilgeci et al. (2018) indiquant la présence de corrélations significatives et positives entre le GY et d'autres caractères. Cette corrélation peut être utilisée comme une base de sélection des caractères appropriés pour les programmes d'amélioration futurs (Kizilgeci et al., 2018). Cependant, la sélection des caractères appropriés doit être réalisée et validée dans diverses conditions agronomiques afin d'éliminer les effets potentiels de l'environnement (Yücel et al., 2009). Par conséquent, la présence de corrélations positives et significatives entre le GY et la majorité des paramètres agro-morphologiques indique que l'amélioration de ces caractères contribuerait à un progrès significatif du GY au niveau des 3 traitements azotés (Böhm et al., 2014).

4.2. Analyse des paramètres génétiques

L'efficacité de la sélection d'une population pour un caractère particulier dépend largement des facteurs génétiques et non génétiques qui affectent l'expression des différences phénotypiques entre les génotypes de la population (Khan & Naqvi, 2011). Cependant, il est difficile de distinguer la variation héréditaire de la variation non héréditaire, ce qui complique considérablement le processus de sélection (Ahsan et al., 2015). Ainsi, une compréhension approfondie de l'ampleur de la variabilité génétique, de l'héritabilité et des gains génétiques associés à la sélection des caractères souhaitables peut aider le sélectionneur à déterminer les critères optimaux pour les programmes de sélection (Bello et al., 2012) afin d'apporter une amélioration significative.

Le PCV et le GCV sont des outils utiles pour comparer l'importance relative des variations phénotypiques et génotypiques présentées dans un caractère particulier parmi les populations de maïs (Ige et al., 2020). Dans cette étude, les valeurs élevées de le PCV et de le

GCV observées pour la plupart des caractères étudiés au niveau des 3 traitements azotés (ASI, HP, HE, SF, NEm, LE, H% et GY), montrent non seulement que la sélection peut être efficace pour ces caractères, mais indiquent également l'existence d'une grande variabilité phénotypique et génotypique (Ige et al., 2020). Ces résultats concordent avec ceux obtenus par Sesay et al. (2016) et Wedwessen & Zeleke (2020) qui ont rapporté des valeurs élevées du PCV et du GCV pour les paramètres agro-morphologiques tels que la HP, la HE, le GY, NEm et le PMG. D'autre part, de faibles valeurs du PCV et du GCV ont été observées pour la Vig et la Chl, ce qui indique que l'amélioration de ces caractères par la sélection est moins efficace en raison du manque de variabilité génétique entre les populations (Wedwessen & Zeleke, 2020). Des résultats similaires ont été rapportés par Jilo et al. (2018) pour les paramètres suivants : la largeur des feuilles, le NR/E, la longueur des feuilles, la FM, les jours à 50 % d'ensilage et les jours à maturité. En outre, la FF, la FM, le DT, le NR/E et le PMG ont montré des valeurs modérées du PCV et du GCV, ce qui montre que ces caractères peuvent être améliorés par une sélection vigoureuse (Ahsan et al., 2015).

En outre, les faibles écarts entre le PCV et le GCV pour l'ensemble des paramètres étudiés, à l'exception de l'ASI, s'expliquent par le faible degré d'influence environnementale sur l'expression phénotypique de ces paramètres. Cela montre que la sélection basée sur ces paramètres serait efficace pour les futurs programmes d'amélioration (Abebe et al., 2017). Pour l'ASI, qui a montré une différence plus importante entre le PCV et le GCV (73,1 vs 48,4 ; 46,0 vs 38,1 et 46,6 vs 37,4 sous traitements sans-N, faible-N et fort-N, respectivement), indiquant que l'effet de l'environnement sur l'expression de ce paramètre est plus important et que la sélection basée sur ce caractère ne serait pas très efficace (Tuhina-Khatun et al., 2015).

L'estimation de l'héritabilité constitue un paramètre très utile pour les sélectionneurs, car elle permet de prédire les chances de réussite d'un programme de sélection (Al-Naggar et al., 2017). Elle représente la proportion entre la variation génotypique et phénotypique héritée des générations suivantes (Lipi et al., 2020). Ainsi, l'estimation de l'héritabilité permet aux sélectionneurs de déterminer la durée et la méthode les plus adaptées au processus de sélection (Dewi et al., 2023). Les caractères étudiés ont montré une héritabilité élevée au niveau des 3 traitements azotés, à l'exception de la Vig et la Chl qui avaient des h^2 modérées. Parmi les caractères étudiés, l'héritabilité la plus élevée a été enregistrée pour la FF, la FM, la HP et la HE. Les valeurs élevées d'héritabilité observées indiquent une possibilité d'amélioration de ce paramètre (Songsri et al., 2008). Ogunniyan & Olakojo (2014) et Maruthi & Rani (2015) ont également signalé une héritabilité élevée pour les différents paramètres agro-morphologiques

chez le maïs. L'héritabilité élevée indique que ces caractères sont relativement moins influencés par les facteurs environnementaux et que la sélection phénotypique serait efficace pour l'amélioration de ces caractères (Bartaula et al., 2019). En outre, des estimations modérées de l'héritabilité ont été observées pour la Vig et la Chl, ce qui indique que ces caractères peuvent également répondre positivement à la sélection phénotypique. Les caractères présentant une héritabilité modérée pourraient être améliorés par l'hybridation (Bello et al., 2012).

De nombreux chercheurs ont signalé une baisse de l'héritabilité en cas de stress (Al-Naggar et al., 2022). Ceci est similaire à ce qui s'est produit dans la présente étude pour 6 des 15 caractères étudiés, à savoir la FF, la Chl, la SF, le NR/E, la LE et le GY. Par contre, d'autres études ont rapporté que l'héritabilité du rendement était accrue dans des environnements stressants (Al-Naggar et al., 2017). Ceci est similaire à ce qui s'est passé dans la présente étude pour 4 des 15 caractères, à savoir la FM, la HP, la HE et la H%. De plus, les estimations de l'héritabilité étaient plus élevées sous faible-N que sous les autres traitements N pour 5 caractères (la Vig, l'ASI, le DT, le NEm et le PMG). Ainsi, lorsque l'on prévoit d'améliorer un caractère adaptatif à un stress donné, la priorité doit être donnée à l'estimation de l'héritabilité de ce caractère dans les conditions environnementales ciblées (Al-Naggar et al., 2021). Par conséquent, le meilleur environnement de sélection selon nos résultats d'héritabilité devrait être le traitement à fort-N pour 6 caractères (la FF, la Chl, la SF, le NR/E, la LE et le GY) ; faible-N pour 5 caractères (la Vig, l'ASI, le DT, le NEm et le PMG) et sans-N pour 4 caractères (la FM, la HP, la HE et la H%). Selon Waqar-Ul-Haq et al. (2008), les caractères à forte héritabilité peuvent facilement être corrigés par une sélection simple, ce qui permet des progrès rapides. Cependant, pour accéder à une sélection de caractères plus efficace, l'héritabilité accompagnée du progrès génétique est plus utile que l'héritabilité seule (Ullah et al., 2012). L'héritabilité mesure la part d'un trait transmis aux générations suivantes, tandis que le progrès génétique démontre la différence entre les valeurs génotypiques moyennes de la population sélectionnée et celles de la population d'origine (Demekke et al., 2023).

En général, les valeurs d'héritabilité basées sur les données d'une seule année d'expérimentation sont élevées, car la variance génotype x environnement est confondue avec la composante génétique, ce qui peut rendre la sélection fondée sur ces valeurs trompeuse (Haddad et al., 2021). Par conséquent, des expérimentations pluriannuelles sont nécessaires pour valider les estimations de l'héritabilité pour les paramètres étudiés (Bekaddour et al., 2024).

Le progrès génétique constitue un indicateur utile du progrès que l'on peut attendre à la suite de l'exercice de la sélection sur la collection concernée (Reddy et al., 2013). Des valeurs élevées du progrès génétique indiquent une action génétique additive, tandis que des valeurs faibles indiquent une action génétique non additive (Phundan & Narayanan, 1993). Dans la présente étude, au niveau des 3 traitements azotés, le GAM était faible pour la Vig et la Chl, modéré pour le DT et élevée pour les autres paramètres étudiés (la FF, la FM, l'ASI, la HP, la HE, le DT, le NEm, le NR/E, la LE, le PMG, la H% et le GY). Ces résultats sont en accord avec ceux rapportés par Bekele et Rao (2014), qui ont signalé un progrès génétique élevé pour la HP, le NR/E, le PMG, la HE et le GY. Un résultat de GAM élevé indiquait un contrôle maximal des caractères par l'action additive des gènes et la forte possibilité d'utiliser ce paramètres pour l'amélioration génétique par sélection (Demeke et al., 2023). Cependant, un GAM modéré reflète une influence modérée des gènes additifs et non additifs dans le contrôle de ces caractères (Demeke et al., 2023). En revanche, les caractères observés avec un faible progrès génétique sont régulés par l'action de gènes non additifs (Dawadi & Sah, 2012). Une faible progrès génétique a également été signalée par (Wedwessen & Zeleke, 2020) pour le NR/E, la FF, la FM et le nombre de jours jusqu'à la maturité.

Un progrès génétique élevé associé à des estimations élevées de l'héritabilité offre les choix les plus appropriées pour la sélection (Ogunniyan & Olakojo, 2014). Dans la présente étude, des valeurs d'héritabilité élevées associées à un progrès génétique élevé ont été enregistrés pour la plupart des paramètres évalués (la FF, la FM, l'ASI, la HP, la HE, la SF, le NEm, le NR/E, la LE, le PMG, la H% et le GY) au niveau des 3 traitements azotés. Cela indique que le contrôle des gènes additifs était élevé sur ces caractères, tandis que l'influence des gènes non additifs était faible et moins influencés par l'environnement (Demeke et al., 2023). Cela implique que ces caractères pourraient être améliorés facilement par une simple sélection (Demeke et al., 2023). En outre, ces caractères peuvent facilement être fixés dans les génotypes par la sélection dans les premières générations (Eid, 2009). Ces résultats sont confirmés par des études précédentes (Azam et al., 2014 ; Jilo et al., 2018) qui ont signalé une héritabilité et un progrès génétique élevés pour différents paramètres agro-morphologiques chez le maïs. De plus, une héritabilité modérée a été accompagnée d'un progrès génétique faible pour la Vig et la Chl indique que ces caractères étaient influencés par l'environnement et n'étaient pas stables (Maruthi & Rani, 2015), ce qui suggère que l'expression de ces deux caractères est sous le contrôle d'une action génique de type non additif et que leurs réponse à la sélection sera faible (Bartaula et al., 2019). Par ailleurs, une héritabilité élevée accompagnée d'un progrès génétique

modérée pour le DT indique la prédominance d'actions génétiques non additives qui pourraient être exploitées par le biais de la sélection par l'hétérosis (Eid, 2009).

5. Conclusion

Dans la présente étude, nous avons évalué la diversité agro-morphologique d'une collection de 12 populations locales de maïs d'origine saharienne. Au niveau des 3 traitements azotés, une grande variabilité agro-morphologique a été observée parmi ces populations pour tous les caractères étudiés avec une très large gamme de variation. Cette variabilité permet aux sélectionneurs de choisir des génotypes appropriés en fonction des caractéristiques spécifiques souhaitées, qui peuvent ensuite être incorporées dans des programmes d'amélioration. De plus, les valeurs élevées des PCV et GCV observées pour la plupart des paramètres étudiés au niveau des 3 traitements azotés, montrent non seulement que la sélection peut être efficace pour ces caractères, mais indiquent également l'existence d'une grande variabilité phénotypique et génotypique.

Par ailleurs, les fortes valeurs d'héritabilité associées à un progrès génétique élevé pour la majorité des paramètres étudiés révèlent l'existence d'effets additifs des gènes. Cela suggère que ces caractères pourraient être améliorés facilement par une simple sélection. Néanmoins, sur la base de nos résultats d'héritabilité, nous avons conclu que le meilleur environnement de sélection pour obtenir un gain de sélection élevé pour le rendement en graines et les autres caractères désirables serait celui qui est fertilisé avec un fort apport en azote.

Cette variation génétique observée dans ce travail suggère la possibilité d'une amélioration génétique du maïs algérien qui possède des caractères d'adaptation, telles que, la floraison précoce et la meilleur ASI comme des sources potentielles pour le développement de variétés tolérantes aux stress abiotiques. Cependant, des études supplémentaires utilisant des marqueurs moléculaires augmenteraient la connaissance de cette collection de maïs pour une conservation durable et une meilleure utilisation des ressources génétiques. Parallèlement, cette grande diversité génétique devrait être exploitée dans des programmes de sélection visant à réduire la forte dépendance aux variétés importées, qui peinent parfois à s'adapter aux différentes conditions agroécologiques et climatiques de l'Algérie.

Chapitre III :

***Evaluation de l'efficience d'utilisation de l'azote chez
quelques populations algériennes de maïs sous
différentes doses de fertilisation azotée***

Chapitre III : Evaluation de l'efficacité d'utilisation de l'azote chez quelques populations algériennes de maïs sous différentes doses de fertilisation azotée

1. Introduction

L'azote est l'un des éléments essentiels les plus importants pour assurer la croissance et le développement optimal des cultures (Anbessa et al., 2009). En tant que plante C4, le maïs accumule efficacement la biomasse sous un apport abondant en N avec une efficacité photosynthétique élevée (Liu et al., 2008). Cependant, l'engrais azoté est un facteur limitant pour la production de maïs dans les zones marginales et dans les pays en développement (Adeoluwa et al., 2022). En outre, l'augmentation de l'apport d'azote n'est pas une stratégie viable pour augmenter le rendement en grains, en raison des prix élevés et les conséquences environnementales (Liu et al., 2021). Ainsi, l'amélioration de l'efficacité de l'utilisation de l'azote (NUE) constitue une stratégie clé pour optimiser les rendements agricoles tout en réduisant l'impact environnemental (Jiang et al., 2018).

Il existe plusieurs façons de définir la NUE (Fageria et al., 2008). Pour le maïs, la NUE a été définie par Moll et al. (1982) comme le rendement en grains obtenu par unité d'azote disponible dans le sol. Les deux composantes de l'efficacité d'utilisation de l'azote (NUE) sont : l'efficacité de récupération de l'azote (NRpE), également appelée efficacité d'absorption de l'azote (NUpE), et l'efficacité physiologique de l'azote (PEN), également nommée l'efficacité de transformation de l'azote (NUtE) (Mueller & Vyn, 2016).

La NUE et ses composantes sont des caractères complexes (Lebedev et al., 2021) régulés par plusieurs facteurs (Cormier et al., 2016). L'analyse de leur relation avec d'autres paramètres morpho-physiologiques plus simples pourrait contribuer à une meilleure compréhension des mécanismes sous-jacents à la NUE et à l'identification de stratégies pour l'améliorer (Rakotoson et al., 2017).

La NUE peut aussi être exprimée et quantifiée par plusieurs approches, notamment par le traceur ^{15}N , la méthode du bilan de l'azote et la méthode de la différence de l'azote (Yu et al., 2022), l'approche que nous avons utilisée dans notre recherche. La méthode de la différence d'azote est une mesure plus directe et plus rentable pour évaluer la réponse à court terme dans différentes conditions ou environnements de gestion de l'azote (Quan et al., 2021 ; Yu et al.,

2022). De manière générale, les calculs de la NUE basés sur une seule saison de croissance peuvent fournir des informations précieuses et spécifiques au site et à la culture (Congreves et al., 2021 ; Mălinaș et al., 2022). Pour cette raison, cette approche a été adoptée par de nombreux chercheurs (Prey et al., 2019 ; Zuki et al., 2020 ; Dhakal et al., 2021 ; Adeoluwa et al., 2022 ; Swify et al., 2022).

Des études antérieures sur le maïs ont révélé une variabilité génétique significative pour la NUE (Worku et al., 2007). Chez le maïs, les populations locales non améliorées ont généralement un faible rendement, mais leur grande diversité génétique assure leur adaptation à différents stress biotiques et abiotiques pour relever les grands défis actuels et futurs (Ignjatovic-Micic et al., 2015). Elles devraient constituer le matériel génétique préféré, car elles peuvent contenir des caractères utiles ayant une valeur adaptative pour une production stable dans des environnements limités en azote (Lafitte et al., 1997). De manière générale, les populations locales non améliorées sont souvent perçues comme les principales sources de gènes de résistance à divers stress (Katna & Sood, 2015). L'identification de génotypes présentant une NUE élevée est d'un grand intérêt, car elle permet de minimiser les pertes de N, de réduire l'impact sur l'environnement et de diminuer les coûts des intrants (Liu et al., 2021).

De nombreuses recherches ont démontré une importante diversité génétique au sein des populations algériennes de maïs (Aci et al., 2018 ; Belalia et al., 2019) et pourrait représenter un matériel génétique unique et précieux pour les caractères ayant une valeur adaptative pour les environnements déficients en N, en raison de leur adaptation sur plusieurs siècles à des environnements extrêmes tels que la faible fertilité des sols. Cependant, les informations sur la variation génétique de la NUE et la faible tolérance au stress azoté parmi les populations de maïs algériens sont limitées. Récemment, la première évaluation de la NUE chez quelques populations sahariennes de maïs et leurs croisements a été réalisée par Riache et al. (2022). L'étude a révélé une variabilité significative entre les populations et leurs croisements pour la NUE, fournissant une source importante de nouveaux allèles bénéfiques pour les programmes de sélection pour des environnements à faible teneur en azote.

Par conséquent, cette étude a pour objectifs : (i) évaluer l'efficacité d'utilisation de l'azote chez quelques populations algériennes de maïs sous différents niveaux de fertilisation azotée, (ii) identifier les populations les plus prometteuses afin de constituer une collection de référence, à utiliser dans les futurs programmes de sélection visant à améliorer la NUE et/ou la tolérance au stress azoté et (iii) étudier les corrélations entre les indices de la NUE et les paramètres agronomiques.

2. Matériel et méthodes

2.1. Matériel végétal, dispositif expérimental et conduite de la culture

Les détails sur le matériel végétal utilisé et la mise en place de l'essai sont exposés dans la partie matériel et méthodes du chapitre II.

2.2. Échantillonnage et mesures

A maturité physiologique, trois plantes consécutives de la première rangée de chaque parcelle ont été coupées à la surface du sol (Yang et al., 2017) et séparées en (i) tiges (y compris les tiges, les feuilles, les gaines des feuilles, la panicule, les rafles et les spathes) et (ii) grains (Zuffo et al., 2021). Tous les échantillons ont été traités thermiquement à 105°C pendant 30 min, puis séchés à 75 ± 5 °C pendant 5 jours jusqu'à l'obtention d'un poids constant (Ren et al., 2020), pesés pour obtenir le poids sec, puis broyés en une fine poudre (2 mm). La concentration en azote (N%) de chaque fraction a été mesurée en utilisant la méthode de Kjeldahl (Bremner, 1960), puis la teneur en azote a été calculée comme le produit de la concentration en N par son poids sec (Wang et al., 2019).

Le deuxième rang de chaque parcelle a été récolté pour les mesures de rendement. Pour réduire les effets de bordure (marginaux), seuls les caractères des plantes de chaque rangée ont été mesurés, après avoir écarté les deux plantes aux extrémités de chaque rangée. Le rendement en grains (GY ; t ha⁻¹) a été calculé à 14% d'humidité en utilisant la formule suivante (Ngoune Tandzi & Mutengwa, 2019 ; Ruswandi et al., 2021):

$$GY \text{ (t ha}^{-1}\text{)} = (\text{FEW} \times \text{SC} \times (100 - \text{MC}) \times 10000) / (\text{NPA} \times (100 - \text{MC ajustée}) \times 1000)$$

Où : FEW : poids des épis frais (kg parcelle⁻¹), SC : coefficient d'égrenage (%), MC : teneur en eau à la récolte (g kg⁻¹), MC ajustée : humidité souhaitée (14%), et NPA : superficie de la parcelle récoltée (m²).

En outre, l'indice de récolte (HI) a été calculé comme le rapport entre le GY (0 % d'humidité) et l'accumulation de la matière sèche totale (Donald & Hamblin, 1976).

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

La NUE est un terme complexe qui comporte de nombreux indices. Les indices évalués dans cette étude ont été classés en deux types en fonction des paramètres utilisés ; les indices de la NUE basés sur la fertilisation azotée, tels que l'efficacité agronomique de l'azote (AE), la

productivité partielle des facteurs (PFP), l'efficacité de récupération de l'azote (NRpE) et l'efficacité totale de production (TPE) correspondant respectivement aux équations 1, 2, 3 et 4 ; et les indices de la NUE basés sur la culture, tels que l'efficacité physiologique de l'azote (PEN), l'efficacité interne de l'azote (NIE) et l'indice de récolte d'azote (NHI) mentionnés dans les équations 5, 6 et 7 respectivement.

Sur la base des mesures ci-dessus, les indices suivants ont été calculés selon (Dobermann, 2007 ; Burzaco et al., 2014 ; Woli et al., 2016) :

AE (kg grain Kg⁻¹ N appliqué) : indique la contribution de N appliqué à l'augmentation du rendement en grains par rapport à un témoin non fertilisé :

$$AE = (GY_N - GY_0) / N \quad (1)$$

Où GY_N est le rendement en grains (t ha⁻¹ ; à 14% d'humidité) d'un traitement recevant 80 ou 150 kg N ha⁻¹ d'engrais, GY₀ est le rendement en grains d'un traitement sans-N, N est la dose de fertilisation azotée.

NRpE (kg N absorbé Kg⁻¹ N appliqué) : indique la capacité de récupération de N à partir de l'engrais azoté appliqué par rapport à un témoin non fertilisé :

$$NRpE = (TNU_N - TNU_0) / N \quad (2)$$

Où TNU_N est l'absorption totale de N dans le traitement de faible-N et fort-N (80 ou 150 kg N ha⁻¹) et TNU₀ est l'absorption totale de N dans le traitement sans-N.

La PFP (kg de grains kg⁻¹ N appliqué) : indiquant le rendement en grains récoltés par unité de N appliqué :

$$PFP = GY_N / N \quad (3)$$

La TPE (kg biomasse kg⁻¹ N appliqué) : indique la biomasse aérienne totale produite par unité de N appliqué :

$$TPE = DMA / N \quad (4)$$

Où l'accumulation de matière sèche (DMA) correspond à la biomasse végétale totale, y compris le rendement en grains (0 % d'humidité).

PEN (kg grain Kg⁻¹ N absorption) : indique la capacité d'une plante à transformer une quantité donnée d'engrais N absorbée en un rendement en grains :

$$PEN = (GY_N - GY_0) / (TNU_N - TNU_0) \quad (5)$$

NIE (kg grain kg⁻¹ absorption de N) : reflète la capacité des plantes à convertir l'azote absorbé en rendement grains :

$$NIE = GY / TNU \quad (6)$$

Où la TNU est l'absorption totale de N à maturité (R6).

Le NHI (kg kg⁻¹) : est le rapport entre l'azote présent dans les grains et l'absorption totale d'azote :

$$NHI = \text{Grain N} / TNU \quad (7)$$

Où : Grain-N est la teneur en azote des grains

2.4. Analyses statistiques

Des analyses de variance à deux facteurs (ANOVA) ont été utilisées pour tester la signification des principaux effets (traitements azotés et génotypes) et leurs interactions pour les paramètres agronomiques et les indices de la NUE, où les traitements N et les génotypes ont été traités comme des effets fixes et les blocs ont été considérés comme un facteur aléatoire. Par la suite, le test de la plus petite différence significative (LSD) est utilisé pour comparer les moyennes lorsque l'ANOVA montre un effet significatif.

Pour évaluer les relations entre les paramètres mesurés sous les traitements à faible-N et à fort-N, une analyse de corrélations ($p < 0,05$) a été réalisée entre les indices de la NUE et les autres paramètres évalués. Toutes les analyses statistiques ont été effectuées à l'aide du logiciel R (Team, 2013). L'ANOVA a été réalisée à l'aide du package Doebioresearch (Popat & Banakara, 2020), tandis que pour l'analyse des corrélations, les packages Corrplot et Ggcorrplot ont été utilisés pour calculer le coefficient r et p -value (Wei et al., 2017 ; Kassambara & Kassambara, 2019).

3. Résultats

3.1. Paramètres agronomiques

Les résultats révèlent des différences significatives entre les traitements azotés et les génotypes (G) pour le rendement en grains (GY) et l'accumulation de matière sèche (DMA) (Tableau 11). Cependant, l'effet du niveau N sur l'index de récolte (HI) n'a révélé aucune différence significative. De plus, il y avait une interaction significative pour les trois paramètres.

Le GY est en moyenne de 10,49 t ha⁻¹ à fort-N, soit 16,24 % et 46,17 % de plus que celui à faible-N (9,03 t ha⁻¹) et sans-N (7,18 t ha⁻¹), respectivement (Tableau 12). Les génotypes ont montré des capacités différentes pour l'expression du GY. Les GY les plus élevés ont été enregistrés chez les populations P9 et P16 sous traitements sans-N (11,43 et 9,91 t ha⁻¹) et faible-N (13,12 et 13,02 t ha⁻¹) respectivement et chez P2 (15,27 t ha⁻¹) sous fort-N ; alors que la population P11 avait le GY le plus faible pour les trois traitements azotés. La réduction de GY provoquée par l'absence de fertilisation azotée (sans-N) était variable selon les génotypes, étant plus prononcée pour P11 (42,3 %), P2 (41,2 %) et P13 (41,1 %) et moins prononcée pour P3 (3,9 %), P9 (16,0 %) et P16 (19,3 %).

Des résultats similaires ont été observés pour la DMA (Tableau 11). La DMA a diminué de manière significative chez l'ensemble des génotypes lorsque les niveaux de N ont diminué de 150 à 80 et 0 kg N ha⁻¹ avec des valeurs de 20,60 ; 17,67 et 14,05 t ha⁻¹, respectivement. Les populations étudiées expriment des capacités différentes de la DMA ; P2 a montré la meilleure capacité avec une valeur moyenne de 25,56 t ha⁻¹, suivie de P13 (25,29 t ha⁻¹) et P5 (25,08 t ha⁻¹) ; tandis que, P11 a eu la DMA le plus faible au niveau des 3 traitements azotés avec une valeur moyenne de 6,44 t ha⁻¹.

Pour le HI, l'effet du génotype a indiqué des différences significatives dans la capacité de la DMA et sa répartition entre les tiges et les grains. Une variation de 0,36 à 0,52 a été observée pour ce caractère avec une moyenne de 0,45 (Tableau 12). La meilleure répartition de la matière sèche entre les grains et les tiges avec un HI plus élevé a été enregistrée chez H2 (0,52) et P3 (0,52).

Tableau 11. Analyse de variance des paramètres mesurés sous différents niveaux de fertilisations azotés.

Traits	Source de variation		
	Traitements N (N)	Géotypes (G)	Interaction (G x N)
Rendement en grains (GY)	115,88 *	90,93 ***	3,61 *
Accumulation de la matière sèche (DMA)	451,88 *	434,35 ***	15,73 ***
Absorption totale de N (TNU)	65448,0 *	20973,0 ***	1795,0 *
Indice de récolte (HI)	0,001 ^{ns}	0,024 ***	0,004 *
Efficience agronomique de N (AE)	21,2 ^{ns}	1229,7 ***	226,1 ^{ns}
Efficience de la récupération de N (NRpE)	0,01 ^{ns}	0,38 *	0,16 ^{ns}
Productivité partielle des facteurs (PFP)	38612,0 *	6748,0 ***	603,0 **
Efficience totale de la production (TPE)	146687,0 *	30590,0 ***	2196,0 ***
Efficience physiologique de N (PEN)	2190,8 ^{ns}	1295,0 ^{ns}	2184,3 ^{ns}
Efficience interne de l'azote (NIE)	221,88 ^{ns}	481,87 ***	56,00 *
Indice de récolte de N (NHI)	0,001 ^{ns}	0,016 ***	0,005 ^{ns}

^{ns} : non significatif au niveau de probabilité de 0,05. *, **, et *** : significatif aux niveaux de 0,05, 0,01, et 0,001, respectivement.

3.2. Absorption totale de l'azote

L'absorption totale de l'azote (TNU) diffère significativement selon le traitement N et le géotype. En outre, une interaction significative a été enregistrée entre N × G pour la TNU (Tableau 11). La TNU au niveau de traitement sans-N était de 132,91 kg N ha⁻¹, et qui a augmenté de manière significative à 176,70 (33,0 %) et 211,70 kg N ha⁻¹ (59,3 %) avec l'augmentation des niveaux d'azote appliqués (faible-N et fort-N) respectivement.

La réduction de la TNU à la récolte (37,2 %) était plus élevée que la réduction correspondante du GY (31,6 %) dans le traitement témoin (sans-N). Les géotypes étudiés ont montré différentes capacités d'absorption de N ; P2 a donné la meilleure capacité avec une valeur moyenne de 238,57 kg N ha⁻¹, suivie de P9 (222,42 kg N ha⁻¹) et de P5 (221,93 kg N ha⁻¹) ; tandis que, P11 (84,12 kg N ha⁻¹) a eu la capacité la plus faible pour les trois traitements azotés.

Tableau 12. Moyennes du GY, la DMA, la TNU et le HI au niveau des trois traitements azotés (sans-N, faible-N et fort-N).

	GY			DMA			TNU			HI		
	sans-N	faible-N	fort-N	sans-N	faible-N	fort-N	sans-N	faible-N	fort-N	sans-N	faible-N	fort-N
P1	4,09 gh	4,49 cd	5,12 de	6,70 ef	7,98 f	9,83 fg	87,52 ef	112,00 gh	126,84 g	0,52 ab	0,53 a	0,45 bcde
P2	8,99 bc	10,86 ab	15,27 a	21,17 a	24,73 ab	30,77 ab	181,35 a	231,34 ab	303,03 ab	0,38 def	0,52 a	0,43 de
P3	5,70 efg	5,33 cd	5,93 cde	9,03 e	8,59 ef	10,39 fg	123,24 cde	113,94 fgh	142,73 g	0,54 a	0,51 ab	0,49 abcd
P4	4,73 fg	5,97 cd	7,31 cd	9,38 e	12,01 de	12,33 f	104,92 de	140,15 efgh	157,81 efg	0,43 bcde	0,49 abc	0,51 ab
P5	7,75 cde	10,62 b	13,00 ab	19,21 ab	22,46 abc	33,57 a	158,61 abc	196,61 abcd	310,58 a	0,34 ef	0,49 abc	0,34 f
P7	4,46 fgh	6,24 c	7,25 cd	8,30 e	12,48 de	11,85 f	89,45 ef	149,71 defg	146,01 fg	0,47 abcd	0,45 bcd	0,53 a
P9	11,43 a	13,12 a	13,60 ab	18,09 abc	21,71 bc	26,08 cd	179,07 a	212,13 abc	276,07 abc	0,54 a	0,43 cde	0,45 bcde
P11	2,60 h	3,82 d	4,50 e	4,71 f	6,87 f	7,74 g	56,45 f	87,54 h	108,37 g	0,48 abcd	0,43 cde	0,50 abc
P12	6,46 def	6,79 c	8,45 c	13,57 d	15,54 d	16,91 e	151,54 abc	166,26 cdef	214,62 cde	0,40 cdef	0,43 cde	0,43 cde
P13	7,81 cd	13,02 a	13,26 ab	21,17 a	25,78 a	28,92 bc	157,00 abc	221,82 ab	240,15 bcd	0,32 f	0,42 cde	0,39 ef
P14	9,21 bc	10,26 b	13,72 ab	17,45 bc	19,54 c	26,74 cd	143,98 abcd	178,75 bcde	232,80 cd	0,45 abcd	0,41 de	0,45 bcde
P16	9,91 ab	12,01 ab	12,28 b	17,33 bc	25,55 ab	23,63 d	168,70 ab	246,35 a	207,40 def	0,50 abc	0,40 de	0,45 bcde
H1	8,47 bcd	11,99 ab	12,9 ab	16,03 bcd	24,08 ab	26,27 cd	123,74 cde	214,85 abc	239,00 cd	0,45 abcd	0,38 e	0,42 de
H2	8,9 bc	11,88 ab	14,32 ab	14,60 cd	20,10 c	23,39 d	135,17 bcd	202,40 abcd	258,35 abcd	0,53 ab	0,38 e	0,53 a
Moy	7,18 b	9,03 ab	10,49 a	14,05 b	17,67 ab	20,60 a	132,91 b	176,70 ab	211,70 a	0,45	0,45	0,45
LSD_{0,05}	2,06	2,36	2,64	3,58	3,95	3,81	39,09	53,57	63,00	0,10	0,06	0,07
CV %	17,07	15,56	14,96	15,19	13,33	11,03	17,52	18,12	17,73	13,32	8,62	9,48

G : Génotypes, GY : Rendement en grains, DMA : Accumulation de matière sèche, TNU : Absorption totale d'azote, HI : Indice de récolte, Moy : Moyennes, LSD : la plus petite différence significative et CV% : Coefficient de variation.

3.3. Efficience d'utilisation de l'azote et ses indices

3.3.1. Indices de la NUE basés sur la fertilisation azotée

Les résultats révèlent des différences hautement significatives entre les génotypes pour l'ensemble des indices de la NUE basés sur la fertilisation. En outre, les différences entre les traitements azotés et l'interaction ($N \times G$) n'étaient significatives que pour la productivité partielle des facteurs (PFP) et l'efficience totale de production (TPE) (Tableau 11).

Dans cette étude, la PFP et la TPE ont été affectées négativement par l'augmentation de l'azote (Tableau 13). Les valeurs de la PFP et la TPE à fort-N étaient respectivement inférieures de 38,0 % et 37,8 % à celles obtenues dans le traitement à faible-N. Les moyennes générales de la PFP ont varié de 112,84 en faible-N à 69,96 kg de grain kg^{-1} N appliqué en fort-N, avec une valeur moyenne de 91,40 kg de grain kg^{-1} N appliqué. En ce qui concerne la TPE, les moyennes générales variaient de 220,92 sous faible-N à 137,34 kg de biomasse kg^{-1} N appliqué sous fort-N, avec une valeur moyenne de 179,13 kg de biomasse kg^{-1} N appliqué. La réduction de la PFP causée par l'augmentation des niveaux d'engrais azoté a été variable selon les génotypes, étant plus prononcée pour P13 (45,7 %), P16 (45,4 %) et P9 (44,7 %), et plus légère pour P2 (25,0 %), suivie de P14 (28,7 %) et P12 (33,7 %). De même, la diminution de la TPE induite par l'augmentation des niveaux de N a suivi des tendances similaires à celles observées pour la PFP, étant plus prononcée pour P16 (50,7%) et P7 (49,3%), et plus légère pour P5 (20,3%) et P14 (27,0%).

La réponse de l'efficience agronomique (AE) et de l'efficience de la récupération de l'azote (NRpE) à l'augmentation des niveaux de fertilisation azotée n'a pas révélé de différence significative. En ce qui concerne les génotypes, ils ont montré des capacités différentes, en particulier sous fort-N où des variations génotypiques importantes ont été observées (Tableau 13). De plus, les valeurs de l'AE pour les génotypes variaient de -4,68 à 65,22 kg de grains kg^{-1} N appliqué sous faible-N et de 1,53 à 41,9 kg de grains kg^{-1} N appliqué sous fort-N. La NRpE variait de -0,5 à 0,5 kg de grains kg^{-1} N appliqué sous fort-N. La NRpE a varié de -0,12 à 1,14 kg d'absorption d'azote kg^{-1} N appliqué sous faible-N et de 0,13 à 1,10 kg d'absorption d'azote kg^{-1} N appliqué sous fort-N. Les valeurs négatives pour l'AE ont été obtenues parce que les rendements sous faible-N étaient inférieurs à ceux du traitement témoin (sans-N). Cependant, les valeurs négatives pour la NRpE s'expliquent par le fait que l'accumulation de N total avec un apport faible en N était inférieure à celle obtenue avec le traitement témoin (sans-N).

Tableau 13. Moyennes des indices de la NUE basés sur la fertilisation sous faible-N et fort-N.

G	AE		NRpE		PFP		TPE	
	faible-N	fort-N	faible-N	fort-N	faible-N	fort-N	faible-N	fort-N
P1	4,94	6,87 e	0,30	0,26 cd	56,07 cd	34,14 de	99,8 f	65,5 fg
P2	23,49	41,89 a	0,62	0,81 ab	135,79 ab	101,78 a	309,1 ab	205,1 ab
P3	-4,68	1,53 e	-0,12	0,13 d	66,56 cd	39,56 cde	107,3 ef	69,2 fg
P4	15,51	17,26 bcde	0,44	0,35 bcd	74,60 cd	48,77 cd	150,1 de	82,2 f
P5	35,86	35,01 abc	0,47	1,01 a	132,74 b	86,69 ab	280,7 abc	223,8 a
P7	22,23	18,61 bcde	0,75	0,38 bcd	77,96 c	48,33 cd	155,9 de	79,0 f
P9	21,09	14,51 cde	0,41	0,65 abc	163,97 a	90,71 ab	271,4 bc	173,9 cd
P11	15,24	12,70 de	0,39	0,35 bcd	47,72 d	30,02 e	85,8 f	51,6 g
P12	4,02	13,21 de	0,18	0,42 bcd	84,82 c	56,30 c	194,3 d	112,7 e
P13	65,22	36,35 ab	0,81	0,56 abcd	162,81 a	88,40 ab	322,3 a	192,8 bc
P14	13,05	30,01 abcd	0,44	0,59 abcd	128,23 b	91,44 ab	244,3 c	178,3 cd
P16	26,26	15,85 bcde	0,97	0,26 cd	150,06 ab	81,87 b	319,5 ab	157,5 d
H1	44,03	29,53 abcd	1,14	0,77 ab	150,06 ab	8,99 ab	301,1 ab	175,1 cd
H2	37,28	36,15 ab	0,84	0,82 ab	148,56 ab	95,49 ab	251,3 c	155,9 d
Moy	23,11	22,10	0,55	0,53	112,84 a	69,96 b	220,9 a	137,3 b
LSD	ns	21,51	ns	0,48	29,47	17,57	49,4	25,4
CV %	105,02	57,97	93,96	54,44	15,56	14,96	13,3	11,0

G : Génotypes, AE : Efficience agronomique de l'azote, NRpE : Efficience de la récupération de l'azote, PFP : Productivité partielle des facteurs et TPE : Efficience totale de la production, LSD : la plus petite différence significative, CV% : Coefficient de variation.

3.3.2. Indices de la NUE basés sur la culture

Des différences significatives de l'efficience interne de l'azote (NIE) entre les génotypes au niveau des trois traitements azotés ont été obtenues ; tandis que, l'effet de traitement N n'était pas significatif (Tableaux 11 et 14). Les résultats ont montré que les génotypes exprimaient différentes capacités en NIE (Tableau 14) où les génotypes H2, P14 et P9 étant plus aptes à transformer l'azote absorbé en GY avec des valeurs moyennes de 60,95 ; 60,50 et 59,47 kg de grains kg^{-1} N appliqué, respectivement ; alors que les génotypes P12, P1 et P11 avaient une capacité plus faible à transformer N absorbé en GY avec des valeurs moyennes de 41,25 ; 42,46 et 43,98 kg de grains kg^{-1} N appliqué, respectivement. En plus, aucune différence significative n'a été observée au niveau de l'efficience physiologique de l'azote (PEN). La PEN moyenne était de 37,77 kg de grains kg^{-1} N absorbé et variait de -28,85 à 78,20 kg de grains kg^{-1} N absorbé sous faible- N et de 3,47 à 91,84 kg de grains kg^{-1} N absorbé sous fort-N.

Dans la présente étude, il y a eu une différence significative pour l'indice de récolte d'azote (NHI) entre les génotypes, mais pas entre les traitements azotés et l'interaction $G \times N$ (Tableau 11). Une variation de 0,53 à 0,74 a été observée pour ce caractère avec une moyenne globale de 0,65. De plus, le NHI du génotype P3 (0,72) était le plus élevé, suivi de P1, P7 et P9 (0,67) alors que P5 (0,58) a enregistré la valeur la plus faible de NHI (Tableau 14).

Tableau 14. Moyennes des indices de la NUE basés sur la culture au niveau des différents traitements azotés.

Geno	PEN		NIE			NHI		
	faible-N	fort-N	sans-N	faible-N	fort-N	sans-N	faible-N	fort-N
P1	-1,11	24,65	46,58 c	40,27 g	40,54 f	0,70	0,67	0,63 cd
P2	-28,85	70,19	49,77 bc	48,16 defg	50,98 abcd	0,63	0,61	0,68 abc
P3	45,60	3,47	46,17 c	46,69 efg	41,74 ef	0,72	0,73	0,72 ab
P4	49,98	48,83	45,21 c	42,63 fg	46,29 cdef	0,63	0,60	0,69 abc
P5	42,29	33,37	47,73 c	54,54 bcde	42,15 def	0,58	0,65	0,53 e
P7	28,69	52,64	50,98 bc	41,73 fg	49,68 bcde	0,69	0,57	0,74 a
P9	34,19	12,91	64,09 a	63,68 a	50,64 abcde	0,72	0,66	0,65 bcd
P11	45,75	37,79	46,22 c	44,05 fg	41,67 ef	0,66	0,67	0,65 bcd
P12	39,20	28,35	43,14 c	41,02 fg	39,57 f	0,58	0,63	0,64 bcd
P13	41,80	91,84	50,67 bc	59,74 ab	54,98 abc	0,53	0,65	0,58 de
P14	14,97	53,54	64,47 a	57,17 abc	59,24 a	0,61	0,64	0,66 abcd
P16	28,23	61,99	60,52 ab	49,20 cdef	59,59 a	0,66	0,60	0,63 bcd
H1	37,98	29,09	68,79 a	56,23 abcd	54,01 abc	0,68	0,70	0,67 abc
H2	78,20	40,49	65,61 a	61,14 ab	56,09 ab	0,72	0,70	0,74 a
Moy	32,64	43,02	53,60	50,50	49,08	0,65	0,65	0,66
LSD_{0,05}	ns	ns	11,40	0,57	9,12	ns	ns	0,09
CV %	120,15	65,51	12,60	10,10	11,00	13,27	8,94	8,01

G : Génotypes, PEN : Efficience physiologique de l'azote, NIE : Efficacité interne de l'azote, NHI : Indice de récolte de l'azote. LSD : la plus petite différence significative, CV% : Coefficient de variation.

3.4. Corrélations entre les indices de la NUE et les autres paramètres évalués

L'étude des corrélations indique que la TNU est fortement et positivement corrélée avec la DMA et le GY au niveau des deux traitements N (faible-N et fort-N), ce qui démontre que la TNU, la DMA et le GY se sont améliorées simultanément (Tableau 15).

De plus, des corrélations significatives ont été observées entre les indices de la NUE basés sur la fertilisation, à savoir l'AE, la NRpE, la PFP et la TPE d'une part et le GY et la

TNU d'autre part, mais leurs corrélations avec le HI n'étaient significatives que pour TPE sous faible-N. Au niveau des 2 traitements azotés, les corrélations entre la NIE et le GY et la DMA ont montré une tendance similaire à celle des indices de la NUE basés sur la fertilisation. En ce qui concerne la PEN, elle était corrélée uniquement avec la NIE et la AE sous fort-N.

En outre, sous fort-N, l'AE est positivement corrélée avec la NRpE et la PEN ($r= 0,84^{***}$ et $0,63^*$, respectivement), mais sous faible-N l'AE, elle n'est corrélée qu'avec la NRpE ($r= 0,78^{***}$); toutefois, la corrélation entre la NRpE et la PEN n'a pas été significative au niveau des deux traitements.

4. Discussion

4.1. Paramètres agronomiques

Le matériel génétique examiné dans cette étude a révélé des capacités différentes pour l'expression du GY en réponse aux différents traitements azotés. Selon Abe et al. (2013), la différence de potentiel de rendement de chaque génotype testé était due à une variation génétique différente. Des recherches antérieures ont affirmé l'existence d'importantes variations du GY entre des génotypes testés sous différents traitements azotés (Du et al., 2020 ; Riache et al., 2021). En outre, le GY a augmenté de manière significative en réponse à l'augmentation du taux d'application de N pour tous les génotypes étudiés. Une augmentation du GY chez le maïs en raison de l'augmentation des taux d'azote a également été signalée par Li et al. (2021). Ce résultat n'est pas surprenant car l'azote est un élément essentiel à la croissance et au développement des plantes (Farooq et al., 2022).

Dans des conditions environnementales similaires, Riache et al. (2021) ont rapporté que l'augmentation relative de GY du maïs chez d'autres populations algériennes de maïs après l'application de 120 kg N ha^{-1} était de 36,6 % par rapport au traitement témoin.

Dans la présente étude, la variabilité du rendement observée dans l'interaction entre $G \times N$ a montré que les populations réagissent différemment à différents traitements azotés. Ceci est cohérent avec les résultats de Li et al. (2020) et Adeoluwa et al. (2022) dans lesquels des différences significatives entre $G \times N$ pour le GY ont été observées. En outre, l'apparition d'interactions $G \times N$ a permis de conclure que les génotypes les plus performants sous fort-N ne sont pas nécessairement les meilleurs sous faible-N (Adu et al., 2018).

Tableau 15. Corrélations entre les paramètres agronomiques et les indices de la NUE au niveau de faible-N (au-dessous de la diagonale) et fort-N (en-dessus de la diagonale).

	GY	DMA	TNC	HI	NHI	NIE	AE	NRpE	PFP	TPE	PEN
GY		0,96 ^{***}	0,94 ^{***}	-0,18	-0,02	0,86 ^{***}	0,72 ^{**}	0,63 [*]	1,00 ^{***}	0,96 ^{***}	0,03
DMA	0,95 ^{***}		0,98 ^{***}	-0,45	-0,18	0,69 ^{**}	0,72 ^{**}	0,66 [*]	0,96 ^{***}	1,00 ^{***}	-0,11
TNC	0,93 ^{***}	0,95 ^{***}		-0,44	-0,24	0,64 [*]	0,65 [*]	0,67 ^{**}	0,94 ^{***}	0,98 ^{***}	-0,12
HI	-0,45	-0,70 ^{**}	-0,61 [*]		0,66 ^{**}	0,27	-0,24	-0,35	-0,18	-0,45	0,40
NHI	0,21	-0,47	-0,35	0,88 ^{***}		0,32	-0,06	-0,26	-0,02	-0,18	0,35
NIE	0,72 ^{**}	0,55 [*]	0,41	0,03	0,13		0,63 [*]	0,39	0,86 ^{***}	0,69 ^{**}	0,28
AE	0,81 ^{***}	0,81 ^{***}	0,77 ^{**}	-0,41	-0,21	0,53 [*]		0,78 ^{***}	0,72 ^{**}	0,72 ^{**}	0,22
NRpE	0,78 ^{**}	0,82 ^{***}	0,87 ^{***}	-0,50	-0,29	0,27	0,84 ^{***}		0,63 [*]	0,66 [*]	0,06
PFP	1,00 ^{***}	0,95 ^{***}	0,93 ^{***}	-0,45	-0,21	0,76 ^{**}	0,81 ^{***}	0,78 ^{**}		0,96 ^{***}	0,03
TPE	0,95 ^{***}	1,00 ^{***}	0,95 ^{***}	-0,70 ^{**}	-0,47	0,55 [*]	0,81 ^{***}	0,82 ^{***}	0,95 ^{***}		-0,11
PEN	0,4	0,38	0,22	-0,15	-0,19	0,56 [*]	0,63 [*]	0,16	0,40	0,38	

GY : Rendement en grains, DMA : Accumulation de matière sèche, TNU : Absorption totale d'azote, HI : Indice de récolte, AE : Efficacité agronomique de l'azote, NRpE : Efficacité de la récupération de l'azote, PFP : Productivité partielle des facteurs, TPE : Efficacité totale de la production, PEN : Efficacité physiologique de l'azote, NIE : Efficacité interne de l'azote, NHI : Indice de récolte de l'azote. *, ** et *** indiquent une signification aux niveaux de 0,05, 0,01 et 0,001, respectivement.

Selon Mendonça et al. (2017), les plants de maïs peuvent être (i) efficaces dans l'utilisation de N avec un rendement élevé dans des conditions optimales, mais sont fortement affectés par le stress azoté, (ii) tolérants au stress azoté en montrant des rendements satisfaisants avec des apports en N relativement faibles, mais seulement des rendements modérés dans des environnements favorables. Par conséquent, un programme de sélection approprié doit être formulé pour améliorer les génotypes stables ou les génotypes spécifiques pour chaque apport d'azote. Pour cette raison Bänziger et al. (2006), lors de la sélection pour la tolérance aux faibles teneurs en azote, ont mené leurs essais à une intensité de stress azoté qui entraîne une réduction d'environ 25 à 35 % du rendement des parcelles suffisamment pourvues en azote. La réduction observée de 14,0 % du GY sous régime faible-N et de 31,6 % sous sans-N, dans notre étude, est inférieure aux résultats de Abe et al. (2013) qui ont signalé une réduction de 35,2 et 76,4 % du GY du maïs sous faible apport en azote et chez le témoin, respectivement. Par conséquent, la réduction de la fertilisation azotée de 150 kg N ha⁻¹ à 80 et à 0 kg N ha⁻¹ peut être utilisée pour sélectionner des populations capables de s'adapter à des conditions déficitaires en azote.

Dans cette étude, un GY élevé a été constaté chez les populations P2, P5 et P13 avec un apport élevé en N, mais avec une réduction très importante sous stress azotés (40,2 ; 40,4 et 41,1 %, respectivement). Une baisse de rendement moins importante causée par la réduction du niveau la fertilisation azotée, de 150 à 0 kg a été constatée chez les populations P9 et P16 avec une diminution de 16,0 et 19,3 % respectivement. Par conséquent, P2, P5 et P13 sont considérées comme les populations les plus efficaces dans des conditions optimales (forte-N), tandis que, P9 et P16 sont les populations les plus tolérantes dans des conditions de stress. Les populations P9 et P16, qui ont constamment produit des rendements élevés avec faible-N et sans-N, peuvent présenter des caractéristiques souhaitables pour la tolérance au stress azoté, qui pourraient être utilisées dans les programmes d'amélioration dans conditions de déficit azoté (Adu et al., 2018). Les populations locales de maïs représentent une source potentielle de traits adaptatifs face aux déficits en azote, car elles ont été traditionnellement cultivées dans des sols à faible fertilité (Lafitte et al., 1997).

Des résultats similaires ont été observés pour l'accumulation de la matière sèche (DMA) avec un coefficient de corrélation hautement significatif ($r= 0,96^{***}$ et $0,95^{***}$ sous faible-N et fort-N, respectivement). Ceci est en accord avec les résultats d'études précédentes, qui ont rapporté que la DMA est positivement corrélé au GY (Begizew et al., 2020 ; Rahimi Jahangirlou et al., 2021). Dans la présente étude, l'augmentation observée de 25,8 et 46,6 % de la DMA sous faible-N et fort-N par rapport au traitement témoin, respectivement, est comparable aux

résultats de Abbasi et al. (2013) qui ont rapporté que la DMA a significativement augmenté par la fertilisation azotée et variait entre 28 % et 39 % par rapport au témoin.

L'indice de récolte (HI) n'a été significativement affecté que par les génotypes, la non-significativité des traitements azotés pour le HI suggère que tous les génotypes utilisés dans notre étude ont la capacité de s'adapter à des conditions de faible apport en N (Adeoluwa et al., 2022). Des résultats similaires ont été trouvés dans des études sur le maïs dans lesquelles une augmentation des niveaux de N n'a pas eu d'effet significatif sur le HI (Chen et al., 2015 ; Chen et al., 2016). Ces résultats diffèrent de ceux rapportés par Chen et al. (2016) ainsi que Begizew et al. (2020), qui ont observé que l'apport en engrais azoté augmentait significativement le HI. Le HI des différents génotypes variait entre 0,36 et 0,53, ce qui est comparable à la fourchette moyenne de 0,4 – 0,5 pour le maïs donné par Tollenaar & Lee (2006) et Gondwe et al. (2014).

4.2. Absorption totale d'azote à maturité

Pour l'absorption totale d'azote à maturité (TNU), l'analyse des corrélations a indiqué que la TNU avait une corrélation significative avec la DMA et le GY au niveau des deux traitements azotés. Ces observations sont cohérentes avec des études antérieures démontrant que la TNU, la DMA et le GY s'améliorent simultanément (Qiu et al., 2015 ; Xu et al., 2017). Dans cette étude, l'augmentation des taux d'engrais azotés a entraîné une augmentation de la TNU, avec une forte variation observée entre les génotypes. En général, la TNU a augmenté d'une valeur moyenne de 132,91 à 210,02 kg N absorbé ha⁻¹ entre les traitements sans-N et fort-N. L'azote minéral du sol était suffisant pour permettre une absorption moyenne de 132,91 kg d'azote par hectare lorsqu'aucun engrais azoté n'a été appliqué. Sous régime sans-N, l'apport en N par le sol, incluant la teneur en nitrate avant le semis et la libération d'azote issue de la minéralisation de la matière organique, joue un rôle crucial (Cui et al., 2009).

Chen et al. (2015) et Zhang et al. (2020) ont également rapporté que la TNU augmentait avec la fertilisation azotée, principalement en raison de l'augmentation de la DMA, et parce que la TNU suivait une tendance similaire à celle de la DMA et qu'une corrélation significative existait entre ces deux paramètres (Abbasi et al., 2012 ; Kamara et al., 2014).

De plus, les génotypes étudiés ont montré différentes capacités à absorber l'azote. Certaines populations ont une meilleure capacité à absorber l'azote dans des conditions d'absence d'intrants (sans-N) ou de faibles intrants (faible-N), comme P2, P9, P16, P5 et P13.

L'absorption élevée d'azote dans des conditions de faible-N peut s'expliquer par le fait que les génotypes possèdent une plus grande tolérance au stress azoté (Ciampitti & Vyn, 2012).

4.3. Efficience d'utilisation de l'azote et ses indices

Les génotypes étudiés ont montré des différences significatives pour tous les indices de la NUE à l'exception de l'efficience physiologique de N (PEN), suggérant l'existence d'une grande variabilité des indices de la NUE entre les populations. Plusieurs études sont en accord avec les résultats de cette étude (Gondwe et al., 2014 ; Ma et al., 2020). Des études antérieures ont indiqué que la NUE et ses indices étaient affectés négativement par l'augmentation de N chez le maïs (Xu et al., 2017 ; Fu et al., 2020).

Cependant, cela n'est pas confirmé par nos données, qui révèlent que le traitement N n'a pas affecté de manière significative la plupart des indices de la NUE, à l'exception de la productivité partielle des facteurs (PFP) et l'efficience totale de la production (TPE). Des résultats similaires ont été signalés dans des études sur le maïs dans lesquelles l'augmentation de la fertilisation azotée n'a pas eu d'effet significatif sur la PEN (Dhakal et al., 2021), la NRpE (Dhakal et al., 2021), l'AE (Qiu et al., 2015), la NIE (Lai et al., 2022) et le NHI (Lai et al., 2022). Le fait qu'il n'y ait pas de différence entre les trois traitements azotés pour ces indices dans cette étude est probablement dû à l'absorption élevée de l'azote (TNU) dans le traitement témoin.

D'un point de vue agronomique, l'AE est le produit de la NRpE et la PEN ($AE = NRpE \times PEN$) (Mueller & Vyn, 2016). Par conséquent, la compréhension des mécanismes associés à la NUE, en particulier les deux composantes, est d'une importance majeure dans le développement des programmes de sélection pour améliorer la NUE (Uribelarrea et al., 2007), tout en maintenant un GY acceptable.

La contribution des deux composantes NRpE et PEN à la variation de l'AE a été validée par les résultats de la corrélation, où il a été montré que l'AE était plus fortement associée à la NRpE ($r = 0,84^{***}$) qu'à la PEN ($r = 0,63^*$) sous fort-N, ce qui est en accord avec les résultats rapportés par Moll et al. (1982).

La contribution de N peut modifier l'importance relative de ces deux composantes principales (NRpE et PEN) pour l'amélioration de l'AE, étant donné que dans le cas d'un faible-N, l'AE est uniquement déterminée par la NRpE ($r = 0,78^{***}$; PEN $r = 0,22^{ns}$). En outre, ces résultats suggèrent que la variation de la NRpE explique davantage la variation de l'AE que la variation

de la PEN. Selon DoVale et al. (2012), quelle que soit la disponibilité de N, la NRpE est la composante la plus importante de l'AE. Le résultat de la présente étude est contradictoire à celui rapporté dans d'autres études (Moll et al., 1982 ; Ma et al., 1998) selon lesquelles, la PEN est plus importante que la NRpE dans des conditions de faible-N. De plus, l'absence de corrélation entre la NRpE et la PEN suggère qu'il est possible d'améliorer ces deux composantes de l'AE de manière indépendante (Rakotoson et al., 2017).

Dans cette étude, les valeurs de l'AE allant de -1,52 à 50,79 kg de grains kg^{-1} N appliqué, comme indiqué dans le tableau 13, se rapprochent de celles indiquées par Ciampitti & Vyn (2012) et la moyenne de 22,61 kg de grains kg^{-1} N appliqués est comparable aux résultats de Ciampitti & Vyn (2012) et Gondwe et al. (2014) qui ont signalé des moyennes d'environ 24 et 21 kg de grains kg^{-1} N appliqués, respectivement. De même, l'AE moyenne dans la présente étude était supérieure à celle rapportée par Riache et al. (2022) (8,36 kg de grains kg^{-1} N appliqué) dans des conditions environnementales similaires. En ce qui concerne le comportement des génotypes, lors de cette étude, l'AE la plus élevée ne correspondait pas nécessairement au GY le plus élevé. Cela suggère que la sélection pour l'amélioration de l'AE était indirecte, alors que la sélection pour l'amélioration du GY était intentionnelle (Ma et al., 2020). Par conséquent, l'objectif de la sélection de la NUE devrait intégrer plusieurs caractéristiques souhaitables d'utilisation de N (Mastrodomenico et al., 2018) avec un rendement acceptable dans le même génotype (Adeoluwa et al., 2022).

Pour l'efficacité de la récupération de N (NRpE), nos résultats se situent dans une fourchette de 0,01 à 0,95 kg N absorbé kg^{-1} N appliqué, ce qui est en accord avec les résultats rapportés par Ciampitti & Vyn (2012) et Yu et al. (2022), et une moyenne de 0,53 kg d'absorption N kg^{-1} N appliqué comparable aux résultats de Ciampitti & Vyn (2012) qui ont rapporté des moyennes d'environ 0,49 kg N absorbé kg^{-1} N appliqué ; mais plus élevée que celle rapportée par Yu et al. (2022) (0,36 kg N absorbé kg^{-1} N appliqué). De plus, les génotypes de maïs ayant une NRpE élevée se caractérisent par une absorption de N élevée ($r=0,74^{**}$). Par conséquent, ces génotypes peuvent présenter un développement racinaire et une capacité d'absorption de N élevée (Dordas et al., 2008 ; Mastrodomenico et al., 2018). Il sera important, à l'avenir, d'étudier les caractéristiques racinaires des populations présentant des valeurs NRpE élevées.

En ce qui concerne la PFP et la TPE, les résultats ont été affectés négativement par l'augmentation de N de 80 à 150 kg ha^{-1} , soit une réduction de 38,0% et 37,8 %, respectivement. Woli et al. (2016) ont observé une tendance à la diminution de la PFP et de la TPE avec

l'augmentation des niveaux d'azote. L'application d'un apport élevée en N réduit souvent la PFP et la TPE, car le GY et la DMA augmentent moins que l'apport N. Kaizzi et al. (2012) ont expliqué cette relation négative entre le taux d'engrais N et la PFP et la TPE par le fait que l'utilisation de N par les plantes est souvent limitée par des contraintes abiotiques et biotiques autres que l'apport d'azote. De plus, les valeurs moyennes enregistrées pour la NIE et le NHI, soit 50,91 kg de grains kg^{-1} N absorbé et de 0,65, respectivement, sont similaires à celles rapportées par Zuffo et al. (2021) pour la NIE (53,83 kg de grains kg^{-1} N absorbé) et par Wang et al. (2019) pour le HNI (0,67).

5. Conclusion

Dans notre étude, des différences significatives ont été observées entre les populations pour tous les caractères, à l'exception de la PEN, révélant l'existence d'une variabilité génétique substantielle et adéquate pour les caractères agronomiques et les indices de la NUE parmi les populations algériennes du maïs sous différents niveaux de fertilisation azotée. Cette grande variabilité suggère que le matériel génétique est adapté à une large gamme de disponibilité en azote, en particulier dans des conditions sous-optimales (0 et 80 kg N ha^{-1}). Les données obtenues aideraient à la sélection parentale et à l'élargissement de la base génétique des populations reproductrices du maïs, afin d'améliorer le GY et la NUE.

De plus, une interaction significative entre $G \times N$ pour le GY a permis de conclure que les populations adaptées à un apport élevé en azote (P2, P5 et P13) ne seront pas nécessairement adaptées à un faible apport en azote. Cependant, les populations P9 et P16 ont présenté des performances de rendement élevées et stables dans des conditions d'apport élevée et faible en azote. Cette approche aide les petits agriculteurs à s'adapter aux conditions de faible disponibilité en azote tout en réduisant leur dépendance vis-à-vis des ressources externes souvent très chères.

L'identification de populations de maïs tolérants au stress azoté dans des conditions de stress et/ou efficaces dans l'utilisation de l'azote dans des conditions optimales est importante pour une meilleure utilisation des cultivars avec l'adoption de pratiques agronomiques améliorées pour des rendements élevés et stables.

Chapitre IV :

Effets de la fertilisation azotée sur l'accumulation, la répartition et la remobilisation de l'azote et de la biomasse végétale chez quelques populations algériennes de maïs

Chapitre IV : Effets de la fertilisation azotée sur l'accumulation, la répartition et la remobilisation de l'azote et de la biomasse végétale chez quelques populations algériennes de maïs

1. Introduction

Le maïs constitue une source essentielle de sécurité alimentaire et nutritionnelle pour des millions de personnes dans les pays en développement, notamment en Afrique et en Amérique latine (Prasanna et al., 2020). En raison de sa contribution significative à la fourniture de calories et de protéines. Par conséquent, l'amélioration du rendement en grains du maïs et sa concentration en protéines constitue une stratégie prometteuse pour lutter contre la famine et la malnutrition dans le monde (Atlin et al., 2010).

Le rendement en grains du maïs a régulièrement augmenté au cours des 50 dernières années grâce à des améliorations génétiques et des pratiques agronomiques (Tollenaar & Lee, 2002 ; Duvick, 2005). En revanche, la concentration en protéines du grain (GPC) a diminué dans les hybrides modernes (Chen et al., 2013). Donc, il existe une relation inverse entre le GY et la GPC (Bogard et al., 2010). Par exemple, aux États-Unis, entre les années 1930 et 1990, le rendement en grains du maïs a augmenté d'environ 120 %, tandis que la GPC a diminué d'environ 35 % (calcul effectué à partir des résultats de Duvick et Cassman (1999) *in* Chen et al. (2015)). Par conséquent, l'amélioration simultanée du GY et de la GPC représente un défi mondial majeur pour garantir la sécurité alimentaire, tant en termes de quantité que de qualité (Zhang et al., 2020).

Récemment, quelques études ont montré qu'il serait possible d'obtenir un rendement en grains et une concentration en protéines dans les grains élevée dans certains hybrides de maïs, en raison des différents mécanismes d'utilisation de l'azote (Chen et al., 2014). Il est donc crucial de comprendre la dynamique de l'accumulation de la matière sèche et de l'azote dans les cultivars de maïs et la relation entre ces paramètres et la gestion de l'azote pour améliorer notre capacité à augmenter le rendement en grains et la GPC simultanément (Yan et al., 2014).

Chez le maïs comme chez d'autres céréales d'importance mondiale, deux processus contribuent à la teneur en protéines des grains : (i) la remobilisation de l'azote absorbé par la plante au stade végétatif et (ii) l'absorption de l'azote après l'apparition des soies (Masclaux-Daubresse et al., 2008 ; Nasielski et al., 2019). Pour satisfaire la demande en azote des grains

en développement, de grandes quantités d'azote sont progressivement remobilisées à partir de divers organes végétatifs au cours de la phase de remplissage des grains (Masclaux-Daubresse et al., 2010). Environ 35 à 65 % de l'azote du grain à maturité physiologique provient de la remobilisation de l'azote accumulé dans les organes végétatives avant l'apparition des soies ; tandis que, les 35 à 65 % restants de l'azote du grain proviennent de l'absorption d'azote après l'apparition des soies (Nc-PostR1) (Gallais & Coque, 2005 ; Ning et al., 2017). Par conséquent, il est important d'augmenter l'efficacité de la remobilisation de N pour réduire les apports azotés sans affecter les rendements et la qualité nutritionnelle (Havé et al., 2017).

La remobilisation et l'absorption de l'azote après l'apparition des soies sont donc des processus essentiels de l'efficacité d'utilisation de l'azote (Gallais et al., 2007) et l'équilibre entre les deux processus est la clé de l'amélioration de l'efficacité d'utilisation de N (Masclaux-Daubresse et al., 2010). Cependant, plusieurs auteurs ont mis en évidence une forte corrélation négative entre ces deux processus (Ciampitti & Vyn, 2012 ; Chen et al., 2015). Ainsi, l'un des objectifs les plus difficiles à atteindre pour améliorer la GPC est d'augmenter l'absorption d'azote après l'apparition des soies sans réduire l'efficacité de remobilisation de l'azote (Zhang et al., 2020).

Les contributions relatives de N végétatif remobilisé et de N absorbé après l'apparition des soies à la teneur d'azote du grain (Grain-N) sont affectées par le génotype (Coque & Gallais, 2007) et des facteurs environnementaux externes, y compris le niveau de fertilisation azotée (Kant et al., 2011 ; Chen et al., 2013). Dans des environnements à faible disponibilité en N, la remobilisation de l'azote devient une source plus importante pour la Grain-N (Gallais & Coque, 2005 ; Abe et al., 2013). En revanche, des apports élevés en N favorisent l'accumulation de Nc-PostR1 et la fraction relative de la Grain-N provenant de la Nc-PostR1 (Lemaire et al., 2007). Cependant, la fertilisation azotée peut simultanément diminuer l'efficacité de la remobilisation de l'azote (Fowler, 2003). En outre, comparativement aux hybrides sénescents, les cultivars qui restent verts (stay-green) présentent généralement une absorption plus élevée de N après l'apparition des soies, accompagnée par une faible remobilisation de l'azote (Thomas & Ougham, 2014). L'absorption accrue d'azote après la formation des soies prolonge la longévité des feuilles d'une plante, favorisant ainsi une plus grande accumulation de la biomasse ce qui contribue à l'amélioration du GY (Mu et al., 2015). Toutefois, une sénescence prématurée réduit la surface foliaire verte ainsi que l'activité photosynthétique, entraînant une diminution significative des rendements en grains (Gregersen et al., 2013). C'est donc un grand défi

d'augmenter la remobilisation de l'azote des feuilles tout en assurant une photosynthèse élevée pendant la phase de remplissage des grains (Chen & Mi, 2018).

De même, l'accumulation de la matière sèche (MS) dans le grain est déterminée par deux principaux facteurs : (i) l'accumulation de la MS après l'apparition des soies et (ii) de remobilisation de la MS des organes végétatifs (Chen et al., 2015). Cependant, le rendement en grains dépend principalement de l'accumulation de la MS après l'apparition des soies (Zhu et al., 2010).

C'est dans cette optique que s'inscrit cette étude dont l'objectif est (i) d'étudier l'effet de la fertilisation azotée sur l'accumulation, la répartition et la remobilisation de azote et de la biomasse végétale entre les organes végétatifs et les grains chez quelques populations algériennes cultivées en plein champ (ii) d'évaluer la proportion de N remobilisé et absorbé après l'apparition des soies allouée aux grains et déterminer la source la plus contributive à la teneur en N des grains (iii) d'identifier les caractères liés à la remobilisation et à l'absorption de N après l'apparition des soies et (iv) d'identifier les populations les plus prometteuses à utiliser dans les programmes d'amélioration pour améliorer le rendement et la qualité nutritionnelle de maïs algérien.

2. Matériel et méthodes

2.1. Matériel végétal, dispositif expérimental et conduite de la culture

Les détails sur le matériel végétal utilisé et la mise en place de l'essai sont mentionnés dans la partie matériel et méthodes du chapitre II.

2.2. Échantillonnage et mesures

A l'apparition des soies (stade R1 ; lorsqu'au moins 50 % des plantes d'une parcelle présentent des soies exposées) et à la maturité physiologique (stade R6 ; lorsqu'au moins 50 % des plantes présentent une couche noire visible à la base des grains), trois plantes saines et uniformes consécutives du premier rang de chaque parcelle ont été coupées à la surface du sol et séparées en feuilles, tiges (y compris tiges, gaines foliaires, panicules, les rafles et les spathes au stade R6 ou épis au stade R1) et grains (au stade R6) pour déterminer la biomasse aérienne (l'accumulation de la matière sèche de chaque partie de la plante en $g\ plant^{-1}$) (Zhang et al., 2019).

Tous les échantillons ont été traités thermiquement dans une étuve à 105°C pendant 30 minutes, puis séchés à 75 ± 5°C à poids constant, pesés pour obtenir le poids sec (MS, g plante⁻¹), puis broyés en poudre fine (2 mm ; passée à travers un tamis à grillage de 2 mm) pour déterminer la concentration en N (%), en utilisant la méthode de Kjeldahl (Bremner, 1960). L'accumulation d'azote (g plante⁻¹) dans chaque partie de la plante a été calculée en multipliant la concentration en N (%) par l'accumulation de la MS de chaque partie de la plante (g plante⁻¹) (Zhang et al., 2022). Pour estimer la remobilisation de la MS et de N, on a supposé que toutes les pertes des parties végétatives étaient transférées au grain car la perte de la MS et de N due à la respiration n'a pas été déterminée (Xu et al., 2022).

2.3. L'accumulation, la répartition et la remobilisation de l'azote et de la matière sèche

À partir des mesures de l'accumulation de la matière sèche (MS) et de l'azote (N), nous avons calculé les indices suivants (Mi et al., 2003 ; Chen et al., 2013 ; Chen et al., 2014 ; Chen et al., 2015) :

1. Remobilisation de la MS (totale / foliaire / tige) (g plante⁻¹) = MS (totale / foliaire / tige) à R1 – MS (totale / foliaire / tige) à R6
2. Efficacité de remobilisation de la MS (totale / foliaire / tige) (%) = 100 × (MS (totale / foliaire / tige) à R1 – MS (totale / foliaire / tige) à R6) / MS (totale / foliaire / tige) à R1
3. Contribution à la MS du grain par la remobilisation de la MS (totale / foliaire / tige) = 100 × (MS (totale / foliaire / tige) à R1 – MS (totale / foliaire / tige) à R6) / MS du grain
4. Accumulation de la MS (totale / foliaire / tige) après l'apparition des soies = MS (totale / foliaire / tige) à R6 – MS (totale / foliaire / tige) à R1
5. Remobilisation de N (totale / foliaire / tige) (g plante⁻¹) = Nc (totale / foliaire / tige) à R1 – Nc (totale / foliaire / tige) à R6
6. Efficacité de la remobilisation de N (totale / foliaire / tige) (%) = 100 × (Nc (totale / foliaire / tige) à R1 – Nc (totale / foliaire / tige) à R6) / Nc (totale / foliaire / tige) à R1
7. Contribution à la Nc du grain par la remobilisation de N (totale / foliaire / tige) = 100 × (Nc (totale / foliaire / tige) à R1 – Nc (totale / foliaire / tige) à R6) / Nc du grain
8. Accumulation de N (totale / foliaire / tige) après l'apparition des soies = Nc (totale / foliaire / tige) à R6 – Nc (totale / foliaire / tige) à R1
9. Pourcentage d'absorption de N après l'apparition des soies = 100 × (Nc totale à R6 – Nc totale à R1) / Nc à R6

10. Contribution à Nc du grain par N Accumulé après l'apparition des soies = Accumulation de N après R1 / Nc du grain à R6

Où MS : l'accumulation de la matière sèche, MS_{totale} : la biomasse totale de la plante, à l'exclusion des grains (feuilles + tiges), Nc : la teneur en azote, Nc_{totale} : teneur en N des feuilles + tiges, R1 : stade de l'apparition des soies, R6 : stade de maturité physiologique.

11. La concentration en protéines des grains : GPC = GNC x 6,25

Où GNC est la concentration totale en N dans les grains de maïs, 6,25 est le facteur de conversion pour le maïs pour estimer la GPC (Mosse, 1990).

2.4. Analyses statistiques

Une analyse de variance (ANOVA) à deux facteurs a été effectuée à l'aide de logiciel R (Team, 2013) où les génotypes et les traitements azotés étaient considérés comme facteurs fixes, et les blocs comme facteur aléatoire. Les moyennes ont été comparées à l'aide du test de la plus petite différence significative (LSD) à $p < 0,05$, lorsque l'ANOVA montre un effet significatif. Pour évaluer les corrélations entre les paramètres mesurés, une analyse des corrélations de Pearson ($p < 0,05$) a été réalisée par paires entre les paramètres évalués. L'analyse de la variance a été réalisée à l'aide du package Doebioresearch dans R (Popat & Banakara, 2020); tandis que, pour l'analyse des corrélations, les packages Corrplot et Ggcorrplot ont été utilisés pour calculer les coefficients r et p -value (Wei et al., 2017 ; Kassambara & Kassambara, 2019).

3. Résultats

3.1. Accumulation de la matière sèche aux stades R1 et R6

L'accumulation de la MS dans différentes parties de la plante (feuilles, tiges et totale) aux stades R1 et R6 était significativement affectée par le génotype, le traitement N et leur interaction (Tableau 16). Environ la moitié (48,11%) de la biomasse aérienne totale a été accumulée lors du stade R1 (Figure 6A). De plus, cette accumulation a augmenté avec la fertilisation azotée.

3.1.1. Accumulation de la matière sèche au stade R1

Au moment de l'apparition des soies, l'accumulation de la MS total variait de 36,88 à 171,54 g plante⁻¹ avec une moyenne de 101,50 g plante⁻¹ chez le traitement témoin (sans-N) ; à partir de 52,17 à 209,88 g plante⁻¹ avec une moyenne de 134,54 g plante⁻¹ au niveau du

traitement faible-N et de 56,73 à 289,93 g plante⁻¹ avec une moyenne de 166,96 g plante⁻¹ chez le traitement fort-N (Tableau 16). De plus, l'accumulation de la MS sous le traitement témoin était inférieure à 24,6 % et 39,2 % à celle de faible-N et de fort-N, respectivement. Les populations P5 et P13 ont accumulé la biomasse totale la plus élevée avant l'apparition des soies et avaient la MS totale la plus élevée au niveau des 3 traitements azotés avec des valeurs moyennes de 212,39 et 212,06 g plante⁻¹, respectivement ; tandis que, P1 et P11 ont la plus faible teneur en MS au niveau des trois traitements azotés avec des valeurs moyennes de 46,11 et 51,49 g plante⁻¹, respectivement.

L'accumulation de la MS des feuilles et des tiges a suivi un schéma similaire à celui de la biomasse végétale totale au stade R1. Cependant, au moment de l'apparition des soies, 22,9 % de la MS se trouvait dans les feuilles et 77,1 % dans les tiges.

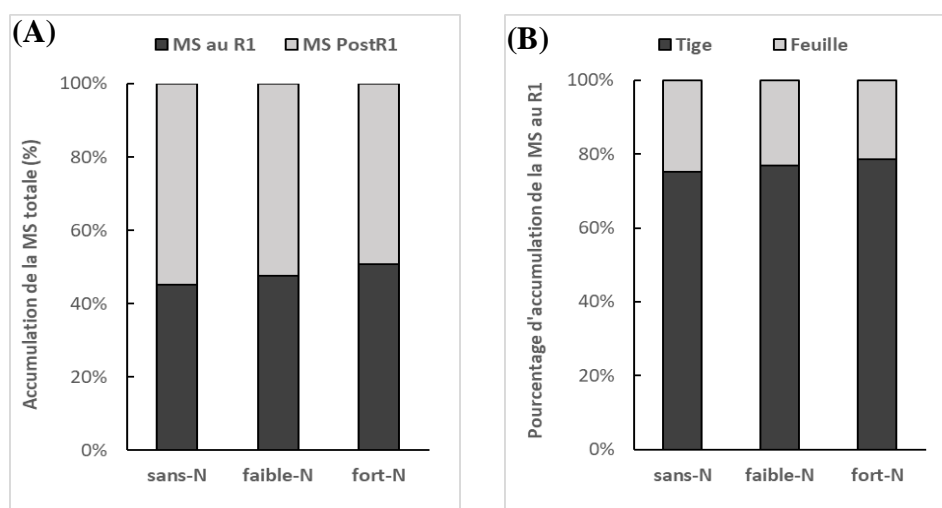


Figure 6. Pourcentage d'accumulation de la MS aux stades R1 et Post-R1 au niveau des trois traitements azotés (A). Répartition de la MS (feuilles et tiges) au stade R1 au niveau des trois traitements azotés (B).

3.1.2. Accumulation de la matière sèche au stade R6

Des résultats similaires ont également été observés pour l'accumulation de la MS à la maturité physiologique (R6). L'accumulation de la MS totale (DMA) et du GY sont déjà présentée dans le chapitre 3. Dans l'ensemble, à travers les différents traitements azotés, l'accumulation de la MS la plus élevée a été observée dans les tiges (45,5 %), suivie des grains (43,9 %) et des feuilles (10,7 %) (Tableau 16).

Tableau 16. Accumulation de la MS aux stades de l'apparition des soies (R1) et de la maturité physiologique (R6), ainsi que la remobilisation de la MS après R1 pour les 12 populations algériennes et les 2 hybrides au niveau des 3 traitements azotés.

Pop	MS au R1 (g plante ⁻¹)			MS au R6 (g plante ⁻¹)				Remobilisation de la MS (g plante ⁻¹)		
	Tiges	Feuilles	Total	Tiges	Feuilles	Grains	Total	Tiges	Feuilles	Total
P1	40,4 g	11,1 g	51,5 f	55,9 ef	12,0 hi	62,8 ef	130,7 fg	-15,5 abc	-0,95 cde	-16,4 bcd
P2	137,2 b	44,6 b	181,8 b	202,5 a	45,3 ab	161,1 ab	408,9 a	-65,3 e	-0,77 cde	-66,0 e
P3	46,5 g	14,9 fg	61,4 f	58,9 def	12,7 hi	77,8 de	149,3 ef	-12,4 ab	2,20 abc	-10,2 abc
P4	77,3 f	18,3 ef	95,7 e	79,3 d	17,9 g	82,6 cd	179,9 e	-2,0 a	0,39 bcde	-1,6 ab
P5	158,9 a	53,4 a	212,4 a	210,7 a	46,7 a	143,9 b	401,3 a	-51,8 de	6,79 ab	-45,0 de
P7	79,6 f	18,3 ef	97,9 e	75,9 de	15,8 gh	82,3 cd	174,0 e	3,7 a	2,51 abc	6,2 ab
P9	130,5 bc	40,4 bc	170,9 b	141,3 b	35,1 de	175,0 a	351,4 b	-10,8 ab	5,34 abc	-5,5 abc
P11	38,6 g	10,5 g	49,1 f	43,2 f	9,7 i	50,1 f	103,0 g	-4,6 a	0,85 bcd	-3,8 abc
P12	111,8 cde	23,7 e	135,5 d	117,7 c	28,3 f	99,5 c	245,5 d	-5,9 ab	-4,56 de	-10,5 abc
P13	159,4 a	52,7 a	212,1 a	202,0 a	46,2 a	156,4 b	404,6 a	-42,6 cde	6,42 ab	-36,2 cde
P14	104,2 e	31,9 d	136,1 d	149,8 b	37,9 cd	152,2 b	339,9 bc	-45,5 de	-6,06 e	-51,6 e
P16	107,6 de	35,5 cd	143,1 cd	157,2 b	40,7 bc	156,8 b	354,8 b	-49,6 de	-5,23 de	-54,9 e
H1	128,8 bcd	36,9 cd	165,7 bc	163,1 b	38,0 cd	153,0 b	354,1 b	-34,3 bcd	-1,09 cde	-35,4 cde
H2	129,3 bc	38,3 c	167,6 bc	118,2 c	30,6 ef	161,0 ab	309,8 c	11,1 a	7,77 a	18,9 a
Taux N										
sans-N	76,2 c	25,3 b	101,5 b	100,7 b	25,3 b	98,8 b	224,9 b	-24,6	-0,02 b	-24,6
faible-N	103,5 b	31,1 ab	134,5 a	127,8 a	30,7 a	124,2 ab	282,8 ab	-24,3	0,33 b	-24,0
fort-N	131,1 a	35,9 a	167,0 a	152,0 a	33,3 a	144,4 a	329,6 a	-20,9	2,61 a	-18,3
ANOVA										
G	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
N	*	*	*	*	*	*	*	ns	*	ns
G x N	**	*	**	***	*	*	***	*	ns	ns

MS au R1 et MS au R6 : Accumulation de la MS aux stades de l'apparition des soies et de la maturité physiologique, respectivement.

ns : non significatif au niveau de probabilité de 0,05, *, **, et *** : significatif aux niveaux de 0,05, 0,01, et 0,001, respectivement.

Tableau 17. Efficience de remobilisation de la MS, la contribution de la remobilisation de la MS au GY, l'accumulation de la MS après R1 (MS PostR1), le pourcentage d'accumulation de la MS après R1 (MS-PostR1/MS-total) et la contribution de la MS accumulée après R1 au GY (MS-PostR1/GY) au niveau des 3 traitements azotés.

Pop	Efficience de Remob de la MS (%)			Contribution de remob de MS au GY(%)			MS PostR1 (gplant ⁻¹)	MS-PostR1/MS-total (%)	MS-PostR1/GY (%)	GY/MS-total (%)
	Tiges	Feuilles	Total	Tiges	Feuilles	Total				
P1	-42,5 cd	-9,7 cde	-35,2 de	-25,3 bcdef	-1,7 cdef	-27,1 cdef	79,3 de	60,6 a	127,1 abcd	48,5 abc
P2	-52,2 d	-6,4 bcde	-40,9 e	-45,3 f	-2,3 def	-47,6 f	227,1 a	55,3 abc	147,6 a	39,4 ef
P3	-28,5 bcd	13,9 a	-17,8 abcde	-15,5 abcde	2,8 abc	-12,6 abcde	88,0 de	58,4 ab	112,6 bcdef	52,1 a
P4	-10,4 ab	1,1 abcd	-7,4 abc	-4,5 ab	0,5 abcde	-4,0 abc	84,2 de	46,4 de	104,0 def	45,8 cd
P5	-33,0 bcd	12,3 ab	-21,3 bcde	-36,8 ef	4,3 a	-32,5 def	188,9 b	46,9 cde	132,5 abc	36,1 f
P7	2,1 a	12,5 ab	4,4 ab	3,7 a	3,0 abc	6,7 ab	76,1 de	42,9 e	93,3 ef	47,4 bcd
P9	-9,6 ab	10,9 ab	-4,7 abc	-6,8 abc	2,9 abc	-3,9 abc	180,5 b	51,5 bcde	103,9 def	50,4 ab
P11	-15,1 abc	7,8 abc	-9,7 abcd	-9,0 abcd	2,2 abcd	-6,9 abcd	53,9 e	51,3 bcde	106,9 cdef	48,7 abc
P12	-28,6 bcd	-23,6 e	-25,9 cde	-13,2 abcd	-5,1 f	-18,4 bcde	110,0 cd	46,1 de	118,4 bcde	40,2 ef
P13	-30,9 bcd	9,8 abc	-20,3 bcde	-30,7 def	3,9 ab	-26,8 cdef	192,6 ab	47,3 cde	126,8 abcd	38,0 f
P14	-49,4 d	-21,5 e	-41,9 e	-29,4 cdef	-3,8 ef	-33,2 ef	203,8 ab	59,1 ab	133,2 ab	44,9 cd
P16	-47,8 d	-18,1 de	-40,4 e	-30,5 def	-3,1 ef	-33,6 ef	211,7 ab	59,2 ab	133,6 ab	45,0 cd
H1	-32,8 bcd	-6,0 bcde	-26,4 cde	-24,2 bcdef	-1,1 bcdef	-25,3 cdef	188,4 b	54,2 abcd	125,3 abcd	43,5 de
H2	5,8 a	17,3 a	8,5 a	4,6 a	4,5 a	9,0 a	142,2 c	47,1 cde	91,0 f	52,3 a
Taux N										
Sans-N	-32,4	-1,3 ab	-24,3	-24,7	0,0 b	-24,7	123,4 b	54,4	124,7	45,4
Faible-N	-26,5	-2,5 b	-20,7	-19,7	-0,1 b	-19,8	148,2 ab	52,5	119,8	44,8
Fort-N	-21,0	3,9 a	-14,8	-12,0	1,6 a	-10,3	162,7 a	48,7	110,3	45,3
ANOVA										
G	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
N	ns	ns	ns	ns	*	ns	*	ns	ns	ns
G x N	ns	ns	ns	*	ns	***	ns	ns	*	*

^{ns} : non significatif au niveau de probabilité de 0,05, *, **, et *** : significatif aux niveaux de 0,05, 0,01, et 0,001, respectivement.

3.2. Accumulation de la matière sèche après l'apparition des soies

L'accumulation totale de la MS après l'apparition des soies (MS-PostR1) dans le traitement témoin (sans-N) était de 123,4 g plante⁻¹, puis elle a augmenté de manière significative à 148,2 (20,2 %) et à 162,7 g plante⁻¹ (31,9 %) avec l'augmentation des taux d'engrais azotés (faible-N et fort-N, respectivement) (Tableau 17), mais la proportion d'accumulation de la MS après l'apparition des soies par rapport à l'accumulation de la MS totale (MS-PostR1/MSt, %) était similaire entre les 3 traitements azotés (51,9%).

Les populations étudiées expriment différentes capacités d'accumulation de la MS après la formation des soies ; P2 exprime la meilleure capacité avec une valeur moyenne de 227,1 g plante⁻¹, suivie de P16 et P14 avec des valeurs moyennes de 211,7 et 203,8 g plante⁻¹, respectivement ; tandis que, P11 a la capacité la plus faible dans les trois traitements N avec une valeur moyenne de 53,9 g plante⁻¹. De plus, l'accumulation totale de la MS après la formation des soies dans toutes les populations de maïs représentait 91,0 à 147,6 % du rendement en grains à la maturité (Tableau 17).

3.3. Remobilisation de la matière sèche et sa contribution à l'accumulation de la matière sèche du grain

Le traitement N n'a pas affecté la quantité de remobilisation de la MS totale, l'efficacité de remobilisation de la MS totale et la contribution à la MS du grain par la remobilisation de la MS totale, mais a affecté de manière significative celle de la MS des feuilles (Tableau 17).

Les valeurs négatives de remobilisation de la MS végétative et efficacité de remobilisation de la MS végétative et la contribution à la MS du grain par la remobilisation de la MS végétative indiquent l'augmentation nette de la MS dans les organes végétatifs (feuilles et tiges) après l'apparition des soies jusqu'à la maturité ; tandis que, les valeurs positives signifient la remobilisation de la MS des organes végétatifs au grain pendant la période de remplissage des grains (Tableaux 16 et 17).

À l'exception des génotypes P7 et de H2, il y a eu une accumulation nette de la MS dans les organes végétatifs (tiges et feuilles) dans les 3 traitements azotés (1,6 – 66,0 g plante⁻¹), ce qui suggère que l'accumulation de la MS après l'apparition des soies dépasse l'exigence de la formation du GY, indiquant l'absence de remobilisation de la MS végétative aux grains pendant la période de remplissage des grains, ce qui signifie que le comportement net des tissus des

feuilles et des tiges était celui d'un puits plutôt que d'une source de remobilisation de la MS (Tableau 16).

De la formation des soies à la maturité, la MS végétative des feuilles et des tiges chez P7 et de H2 a diminué de 4,4% ($6,2 \text{ g plante}^{-1}$) et 8,5% ($18,9 \text{ g plante}^{-1}$), respectivement, en raison de la remobilisation de la MS végétative aux grains. La remobilisation de la MS végétative représentait d'environ 6,7 % et 9,0 % de la biomasse finale des grains pour P7 et H2, respectivement (Tableaux 16 et 17).

3.4. Accumulation de l'azote aux stades R1 et R6

L'accumulation de N dans différentes parties de la plante aux stades d'apparition des soies (feuille et tige) et de maturité physiologique (feuille, tige et grain) était significativement affecté par le génotype, le traitement N (à l'exception de N_{feuilles} au R6) et l'interaction G x N (à l'exception de la Grain-N) (Tableau 18).

3.4.1. Accumulation de l'azote au stade R1

La concentration de N des feuilles, des tiges et totale au stade R1 était significativement affectée par le génotype, le traitement N et l'interaction G x N, indiquant que la différence de la concentration de N au stade R1 entre les génotypes variait selon les différents traitements azotés (Tableau 18). La concentration de N au stade R1 a augmenté avec l'augmentation des taux de N. De plus, la concentration de N des tiges et des feuilles chez le traitement témoin était de 0,83 et 2,09 %, respectivement, et qui a augmenté de manière significative à 0,96 et 2,43 % et à 1,04 et 2,65 % avec l'augmentation des apports azotés (faible-N et fort-N, respectivement).

Au stade de l'apparition des soies, la répartition de N dans les différentes parties de la plante variait significativement entre les populations. En général, les tiges ont accumulé environ 57,4 % du N total absorbé par la plante, allant de 0,50 (P11) à 1,33 (P5) g plante^{-1} , alors que l'accumulation de N dans les feuilles a varié de 0,31 (P11) à 1,12 (P5) g plante^{-1} , ce qui représente environ 42,6 % de l'absorption totale par la plante au stade R1 (Figure 7). L'accumulation de N total dans les feuilles et les tiges à la formation des soies a augmenté avec l'augmentation des taux de N (Tableau 18). De plus, l'absorption de N dans le traitement témoin (sans-N) était de 1,11 g plante^{-1} , puis a augmenté de manière significative à 1,63 (46,4 %) et 2,15 g plante^{-1} (93,6 %) avec l'augmentation des doses d'engrais N (faible-N et fort-N, respectivement).

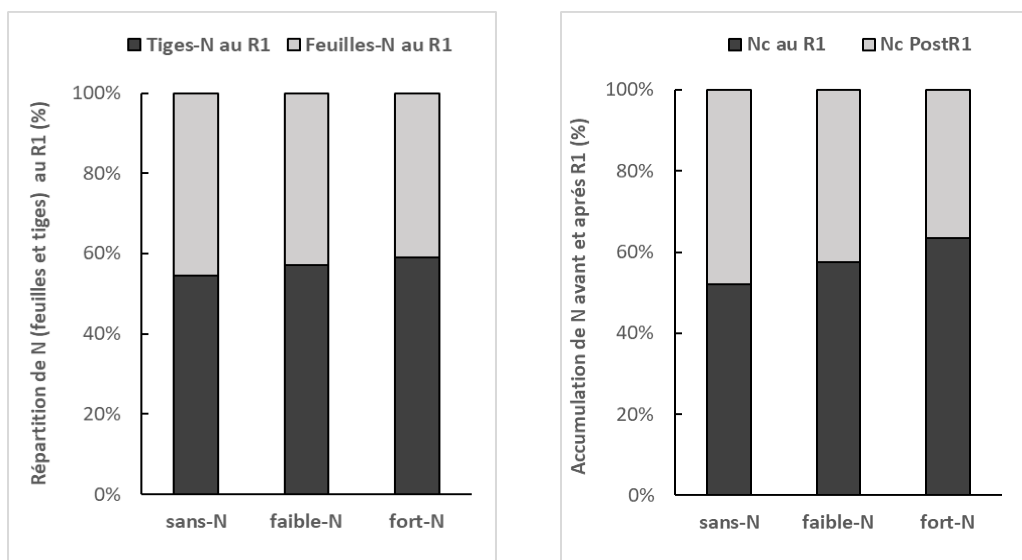


Figure 7. Pourcentage de répartition de l'accumulation d'azote (dans les tiges et les feuilles) au stade R1 (A). Accumulation d'azote avant et après le stade R1 (B).

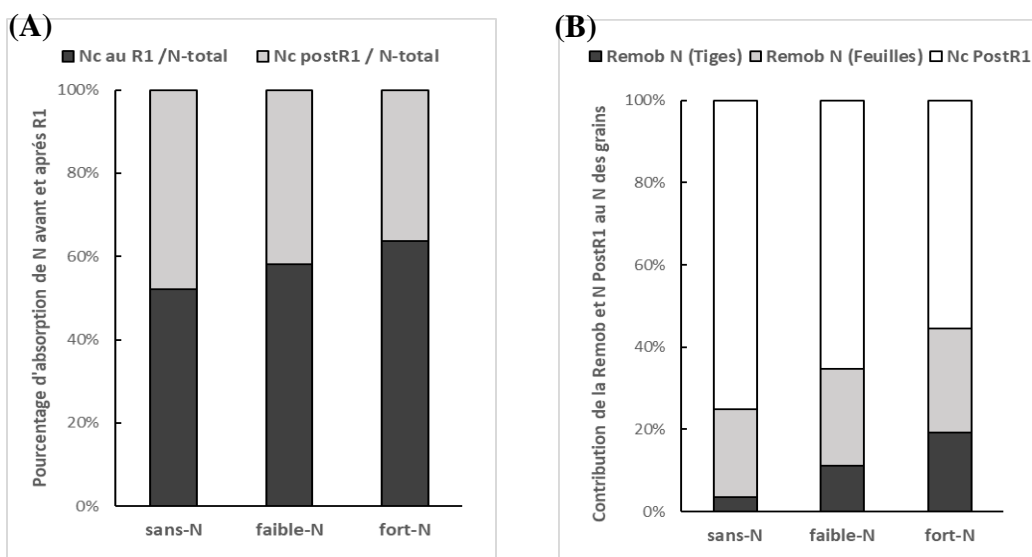


Figure 8. Pourcentage d'absorption de N avant et après l'apparition des soies (A), et pourcentage de contribution du N remobilisé et absorbé après R1 au N des grains (Grain-N) au niveau des trois traitements azotés (B).

Les géotypes étudiés expriment différentes capacités d'accumulation de N avant l'apparition des soies ; P5 a exprimé la meilleure capacité avec une valeur moyenne de 1,12 g plante⁻¹, suivie de P9 et P13 avec des valeurs moyennes de 1,02 et 0,98 g plante⁻¹, respectivement ; tandis que, P11 avait la capacité la plus faible pour les trois traitements azotés, avec une valeur moyenne de 0,31 g plante⁻¹. Au niveau du traitement témoin, 52,2 % de l'accumulation totale de N à la récolte a été réalisée à l'apparition des soies ; tandis que, 57,5 et 63,5 % de l'accumulation totale de N à la récolte ont été réalisées à l'apparition des soies au niveau de faible-N et de fort-N, respectivement (Figure 8).

3.4.2. Accumulation de l'azote au stade R6

Contrairement au stade R1, la concentration de N dans les tiges, les feuilles et les grains à la maturité physiologique n'était pas affectée par le traitement N et par l'interaction G x N (Tableau 18), indiquant que la concentration de N au stade R6 au niveau des 3 traitements azotés était similaire et que les géotypes avaient une réponse similaire par rapport à l'augmentation des niveaux de N. La concentration de N dans les organes végétatifs (les feuilles et les tiges) a diminué après le stade R1 chez tous les géotypes, indiquant que la remobilisation de N vers la graine était possible au cours de la période de remplissage des grains. De plus, la concentration de N moyenne dans les tiges, les feuilles et les grains parmi les différents traitements était de 0,61 ; 0,91 et 1,52 %, respectivement. Une variation génotypique de la concentration de N a été observée au niveau des grains. La concentration la plus élevée a été enregistrée par les populations P3 (1,89%) et P1 (1,83%) ; tandis que, P14 (1,24%) et P13 (1,25%) avaient la concentration la plus faible au niveau des trois traitements N.

Quant à l'accumulation de N des feuilles, des tiges et des grains, les résultats étaient significativement affectés par le géotype, le traitement N (à l'exception de N_c feuilles) et l'interaction G x N (à l'exception de la Grain-N). L'accumulation de N dans les organes végétatifs (les tiges et les feuilles) au niveau du traitement témoin était de 0,75 g plante⁻¹, puis a augmenté de manière significative à 1,0 (33,0 %) et 1,18 g plante⁻¹ (57,9 %) avec l'augmentation des taux d'engrais N (faible-N et fort-N, respectivement).

En outre, l'accumulation de N dans les organes végétatifs a montré une réduction nette, ce qui suggère que l'azote a été facilement remobilisé dans les grains au cours de la phase de remplissage de grains (Tableaux 18 et 19). Dans l'ensemble, à travers les différents traitements N, l'accumulation de N la plus élevée a été observée au niveau des grains (64,88 %), suivie des tiges (25,45 %) et des feuilles (9,66 %). La variation de l'accumulation de N dans les grains était de 0,60 à 2,05 g plante⁻¹ avec une moyenne de 1,38 g plante⁻¹ au niveau du traitement témoin ; de 0,93 à 2,38 g plante⁻¹ avec une moyenne de 1,83 g plante⁻¹ sous faible-N et de 1,13 à 3,25 g plante⁻¹ moyenne de 2,20 g de plante⁻¹ sous fort-N. La teneur en azote des grains (Grain-N) la plus élevée a été enregistrée par les populations P9 et P2 au niveau du traitement témoin (2,05 et 1,81 g plante⁻¹, respectivement), par H1, P13 et P16 sous faible-N (2,38, 2,37 et 2,37 g plante⁻¹ respectivement) et par P2 (3,25 g plante⁻¹) sous fort-N. Les populations P11 et P1 avaient la Grain-N la plus faible pour les trois traitements azotés (0,89 et 1,15 g plante⁻¹, respectivement).

La réduction du niveau de N de 150 à 80 et 0 kg N ha⁻¹ a causé une réduction de 24,8 % et 37,5 % de la Grain-N, respectivement (Tableau 18). La réduction de la Grain-N causée par l'absence de fertilisation azotée (sans-N) était variable selon les génotypes, étant plus prononcée pour P2 (37,9 %), H2 (37,5 %) et P5 (33,0 %) et plus légère pour P16 (2,0 %), P1 (13,7 %) et P3 (14,5 %).

3.5. Accumulation de l'azote après l'apparition des soies

L'accumulation de N après la formation des soies n'était significativement affectée que par le génotype (Tableau 19). Ces résultats ont indiqué que l'accumulation de N après la formation des soies au niveau des 3 traitements azotés était identique et que les génotypes avaient une réponse similaire à l'augmentation des niveaux de N. Cependant, le pourcentage de N accumulé après l'apparition des soies a diminué avec l'augmentation des taux d'application de N. Les génotypes étudiés expriment différentes capacités d'absorption de N après la formation des soies ; P2 a exprimé la meilleure capacité avec une valeur moyenne de 1,86 g plante⁻¹, suivie de P16 et H1 avec des valeurs moyennes de 1,64 et 1,49 g plante⁻¹, respectivement ; tandis que, P11 avait la capacité la plus faible pour les trois traitements N, avec une valeur moyenne de 0,54 g plante⁻¹.

Le pourcentage d'accumulation de N après la formation des soies par rapport à l'accumulation totale en N des plantes entières de différents génotypes variait de 30,15 (P13) à 59,38 (P1) % avec une moyenne de 47,96% au niveau du traitement témoin ; de 27,64 (P13) à 57,26 (P16) % avec une moyenne de 41,88% sous faible-N et de 15,70 (P12) à 48,16 (H1) avec une moyenne de 36,22% sous fort-N (Tableau 19). Après l'apparition des soies, l'azote a été remobilisé des organes végétatifs (feuilles et tiges) vers les grains. L'accumulation de N dans les feuilles et les tiges a diminué, et variait de 0,69 (R1) à 0,27 (R6) g plante⁻¹ dans les feuilles et de 0,94 (R1) à 0,71 (R6) g plante⁻¹ dans les tiges. Plus de N a été remobilisé après R1 à partir des feuilles que des tiges dans le traitement sans-N (0,30 vs 0,07 g plante⁻¹), faible-N (0,43 vs 0,20 g plante⁻¹) et fort-N (0,55 vs 0,41 g plante⁻¹).

Tableau 18. Concentrations et teneurs en N (feuilles, tiges, grains et total) aux stades R1 et R6 et la concentration en protéines des grains (GPC) pour les 12 populations algériennes et 2 hybrides au niveau des 3 traitements azotés.

	Concentration N au R1 (%)			Accumulation N au R1 (g p ⁻¹)			Concentration en N au R6 (%)				GPC (%)	Accumulation de N au R1 (g p ⁻¹)			
	Tiges	Feuilles	Total	Tiges	Feuilles	Total	Tiges	Feuilles	Grains	Total		Tiges	Feuilles	Grains	Total
P1	1,27 a	3,14 a	1,67 a	0,53 e	0,36 hi	0,88 g	0,83 a	1,01 bc	1,83 ab	1,34 a	11,46 ab	0,47 hij	0,12 e	1,15 fg	1,74 fg
P2	0,76 de	1,93 g	1,05 de	1,07 abc	0,89 bc	1,96 bc	0,48 efg	0,85 de	1,50 d	0,92 cd	9,35 d	0,99 ab	0,39 a	2,43 a	3,82 a
P3	1,24 a	2,94 ab	1,65 a	0,6 de	0,44 ghi	1,04 fg	0,73 abc	0,97 bcd	1,89 a	1,35 a	11,81 a	0,43 ij	0,12 e	1,47 ef	2,03 f
P4	1,04 b	2,59 cd	1,35 b	0,83 cd	0,47 fgh	1,31 ef	0,75 abc	0,96 bcd	1,66 c	1,19 b	10,41 c	0,59 fghi	0,17 de	1,38 f	2,15 f
P5	0,79 de	2,07 fg	1,11 d	1,33 a	1,12 a	2,45 a	0,51 ef	0,84 de	1,42 de	0,88 de	8,90 de	1,09 a	0,4 a	2,05 bcd	3,55 abc
P7	1,05 b	2,76 bc	1,37 b	0,86 cd	0,52 fg	1,38 ef	0,71 bc	0,91 cde	1,64 c	1,17 b	10,22 c	0,55 ghi	0,15 de	1,36 f	2,05 f
P9	0,95 bc	2,49 de	1,31 bc	1,25 ab	1,02 ab	2,27 ab	0,57 de	1,06 ab	1,34 ef	1,00 c	8,40 ef	0,8 cde	0,38 a	2,38 ab	3,56 ab
P11	1,26 a	2,88 b	1,61 a	0,5 e	0,31 i	0,81 g	0,78 ab	1,15 a	1,75 bc	1,29 a	10,95 bc	0,35 j	0,12 e	0,89 g	1,35 g
P12	1,02 b	2,52 cd	1,3 bc	1,23 ab	0,61 ef	1,84 cd	0,66 cd	0,97 bcd	1,76 bc	1,14 b	10,97 bc	0,78 cdef	0,28 bc	1,79 de	2,84 e
P13	0,78 de	1,87 g	1,05 de	1,25 ab	0,98 ab	2,23 abc	0,45 fg	0,86 de	1,25 f	0,8 e	7,79 f	0,92 abc	0,40 a	1,98 cd	3,3 bcde
P14	0,84 cd	2,24 ef	1,17 cd	0,89 c	0,72 de	1,61 de	0,49 efg	0,89 cde	1,24 f	0,87 de	7,75 f	0,72 defg	0,34 ab	1,89 d	2,96 de
P16	0,83 cd	2,19 f	1,16 cd	0,9 c	0,78 cd	1,68 de	0,57 de	0,84 de	1,31 ef	0,93 cd	8,19 ef	0,9 bcd	0,35 ab	2,07 bcd	3,32 bcd
H1	0,66 e	1,89 g	0,94 e	0,88 c	0,71 de	1,59 de	0,39 g	0,82 e	1,34 ef	0,85 de	8,41 ef	0,65 efgh	0,32 ab	2,11 abcd	3,08 cde
H2	0,74 de	1,99 fg	1,03 de	0,98 bc	0,8 cd	1,78 d	0,56 def	0,68 f	1,4 de	1,01 c	8,75 de	0,66 efg	0,21 cd	2,31 abc	3,18 bcde
Taux N															
NN	0,83 b	2,09 b	1,13 b	0,61 b	0,51 b	1,11 b	0,58	0,85	1,44	1	9,02	0,54 b	0,21 b	1,38 b	2,13 b
LN	0,96 a	2,43 ab	1,30 ab	0,93 ab	0,7 ab	1,63 ab	0,61	0,91	1,54	1,06	9,61	0,72 a	0,27 ab	1,83 ab	2,83 ab
HN	1,04 a	2,65 a	1,38 a	1,27 a	0,88 a	2,15 a	0,63	0,98	1,59	1,1	9,94	0,86 a	0,32 a	2,2 a	3,39 a
ANOVA															
G	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
N	*	*	*	*	*	*	ns	ns	ns	ns	ns	*	ns	ns	*
GxN	*	*	*	**	ns	*	ns	ns	ns	ns	ns	*	*	ns	*

^{ns} : non significatif au niveau de probabilité de 0,05, *, **, et *** : significatif aux niveaux de 0,05, 0,01, et 0,001, respectivement.

De plus, la remobilisation de N dans les organes végétatifs a augmenté avec l'augmentation des apports azotés. La remobilisation de N des feuilles variait de 0,19 (P11) à 0,72 (P5) g plante⁻¹, et la remobilisation de N des tiges variait de 0,01 (P16) à 0,46 (P12) g plante⁻¹ (Tableau 19). L'efficacité de remobilisation de N totale n'était pas significativement affectée par le traitement N et l'interaction G x N, elle était, par contre, significativement affectée par le génotype. En moyenne, l'efficacité de remobilisation de N à partir des feuilles était généralement plus élevée que celle des tiges (60% vs 15%). De plus, l'augmentation de l'apport en N a amélioré la remobilisation de N des feuilles vers les grains (57,42 à 63,11%).

3.6. Remobilisation de l'azote et sa contribution à l'accumulation de l'azote du grain

La contribution à N du grain par la remobilisation de N totale (CRem-N-total) et par N accumulé après l'apparition des soies (N-PostR1/Grain-N) était significativement affectée par le traitement N, mais pas par le génotype et l'interaction G x N (Tableau 19). CRem-N-total s'est améliorée avec l'augmentation des taux d'application de N, alors que la contribution de Nc-PostR1 au Grain-N a diminué avec l'augmentation des taux d'application de N.

Dans l'ensemble, 22,5 à 48,5 % de N dans les organes végétatifs ont été remobilisés dans les grains, contribuant à 24,8 % de N du grain à maturité chez le traitement témoin, 34,6 % au niveau de faible-N et 44,6 % au niveau de fort-N (Tableau 19). Ces résultats indiquent que 75,2 %, 65,4 % et 55,4 % de N final du grain sous régimes sans-N, faible-N et fort-N, respectivement, proviennent directement de l'apport du système racinaire pendant la phase du remplissage des grains (Figure 8).

Tableau 19. Remobilisation, efficience de la remobilisation de N (feuilles, tiges et total), contribution à la N du grain par la remobilisation de N, accumulation de N après R1, pourcentage d'absorption de N après R1 et la contribution à Nc du grain par N accumulé après R1 pour les 12 populations algériennes et 2 hybrides au niveau des 3 traitements azotés.

	Remob de N (g plante ⁻¹)			Efficience de Remob de N (%)			Contribution de la Remob de N pour N des grains (%)			N-PostR1 uptake (g p ⁻¹)	N-PostR1/ N-total (%)	N-PostR1/ Grain N (%)
	Tiges	Feuilles	Total	Tiges	Feuilles	Total	Tiges	Feuilles	Total			
P1	0,06 cd	0,24 ef	0,30 e	6,7 bc	64,1 abc	30,3	4,1	19,8 cde	23,9 cd	0,86 efg	50,5 a	76,1
P2	0,08 cd	0,49 bc	0,57 bcde	-0,2 c	51,4 cde	23,5	1,7	19,1 de	20,7 d	1,86 a	48,5 ab	79,3
P3	0,16 bcd	0,32 def	0,48 de	18,9 abc	71 a	42,4	10,8	21,7 cde	32,5 abcd	0,99 defg	48,9 ab	67,5
P4	0,24 abcd	0,30 def	0,54 cde	17,9 abc	62,7 abcde	36,2	14,8	21,8 cde	36,7 abcd	0,84 efg	39,9 abcd	63,3
P5	0,23 abcd	0,72 a	0,95 ab	13,5 abc	63,8 abcd	38,0	9,0	34,6 a	43,6 abc	1,10 cdef	33,0 cd	56,4
P7	0,31 abc	0,37 cde	0,68 bcde	27,8 ab	69,4 ab	45,2	20,9	26,7 bcd	47,6 a	0,68 fg	33,1 cd	52,4
P9	0,45 ab	0,64 ab	1,09 a	36,7 a	62,7 abcde	48,5	19,0	27 abc	46,1 ab	1,29 bcde	36,3 bcd	53,9
P11	0,15 cd	0,19 f	0,35 e	26,2 ab	61,7 abcde	40,2	17,4	22,5 cde	39,9 abcd	0,54 g	38,9 abcd	60,1
P12	0,46 A	0,33 cdef	0,79 abcd	8,9 bc	51,3 de	27,6	17,5	17,8 e	35,3 abcd	1,00 cdefg	38,4 abcd	64,7
P13	0,32 abc	0,59 ab	0,91 abc	20,2 abc	57,8 bcde	38,1	14,8	31,6 ab	46,4 ab	1,07 cdef	31,4 d	53,6
P14	0,16 bcd	0,38 cde	0,54 cde	11,4 abc	50,8 e	29,8	6,8	19,6 cde	26,4 bcd	1,35 bcd	46,4 ab	73,6
P16	0,06 d	0,43 cd	0,43 de	-3,8 c	52,7 cde	22,5	0,2	20,8 cde	21 d	1,64 ab	48,8 ab	79,0
H1	0,22 abcd	0,39 cde	0,62 bcde	18,6 abc	51,9 cde	34,6	9,2	18,6 e	27,8 abcd	1,49 abc	49,1 a	72,2
H2	0,32 abc	0,59 ab	0,91 abc	28,6 ab	70,7 a	47,4	12,5	25,2 bcde	37,8 abcd	1,40 abcd	45,2 abc	62,2
Taux N												
sans-N	0,07 b	0,30 b	0,36 b	5,6	57,4 b	29,5	3,5	21,3 b	24,8 b	1,02	48,0 a	75,2 a
faible-N	0,20 ab	0,43 ab	0,63 ab	16,4	59,9 ab	35,8	11,1	23,5 ab	34,6 ab	1,20	41,9 ab	65,4 ab
fort-N	0,41 a	0,55 a	0,97 a	27,5	63,1 a	42,7	19,3	25,3 a	44,6 a	1,24	36,2 b	55,4 b
ANOVA												
Pop	***	***	**	**	**	ns	ns	***	ns	***	**	ns
N	*	*	*	ns	*	ns	ns	*	*	ns	*	*
P x N	*	ns	ns	ns	ns	ns	*	ns	ns	ns	ns	ns

ns : non significatif au niveau de probabilité de 0,05, *, **, et *** : significatif aux niveaux de 0,05, 0,01, et 0,001, respectivement.

Tableau 20. Coefficients de corrélation de Pearson (*r*) entre les paramètres de l'accumulation, la répartition et la remobilisation de la MS et de N et les caractéristiques végétales liées au niveau de fort-N.

N151	MS-R1	GY-R6	MSt-R6	Rem-MSt	ERem-MSt	CRem-MSt	MS-PostR1	MS-PostR1 /MSt	MS-PostR1 /GY	% Nc-R1	Nc-R1
MS-R1											
GY-R6	0,84***										
MSt-R6	0,91***	0,95***									
Rem-MSt	-0,23	-0,46	-0,58*								
ERem-MSt	0,07	-0,23	-0,32	0,91***							
CRem-MSt	-0,06	-0,29	-0,42	0,95***	0,93***						
MS-PostR1	0,67**	0,89***	0,92***	-0,81***	-0,61*	-0,67**					
MS-PostR1/MSt	-0,35	0,06	0,05	-0,74**	-0,86***	-0,86***	0,42				
MS-PostR1 /GY	0,06	0,29	0,41	-0,95***	-0,93***	-1,00***	0,68**	0,86***			
% Nc-R1	-0,81**	-0,83***	-0,78**	0,15	-0,08	-0,01	-0,62*	0,23	0,01		
Nc-R1	0,91***	0,69**	0,79***	-0,19	0,09	-0,02	0,55*	-0,42	0,02	-0,53*	
GNC (GPC)	-0,63*	-0,80***	-0,80***	0,57*	0,35	0,42	-0,82***	-0,22	-0,42	0,78**	-0,41
% Ntotal R6	-0,75**	-0,88***	-0,91***	0,63*	0,39	0,46	-0,90***	-0,17	-0,46	0,80***	-0,56*
Grain-N	0,82***	0,93***	0,86***	-0,27	-0,07	-0,12	0,75**	-0,09	0,12	-0,72**	0,74**
Nc total-R6	0,92***	0,93***	0,95***	-0,42	-0,17	-0,26	0,82***	-0,09	0,26	-0,72**	0,87***
Rem-N-total	0,66*	0,40	0,41	0,29	0,51	0,46	0,11	-0,73**	-0,46	-0,30	0,83***
ERemN-total	-0,08	-0,19	-0,32	0,69**	0,76**	0,74**	-0,48	-0,61*	-0,74**	0,18	0,08
CRem-N-total	0,19	-0,18	-0,13	0,58*	0,71**	0,70**	-0,41	-0,84***	-0,70**	0,12	0,43
Nc-PostR1	0,50	0,83***	0,73**	-0,55*	-0,47	-0,50	0,83***	0,44	0,50	-0,65*	0,27
N-PostR1/Nc-total	-0,31	0,12	0,01	-0,41	-0,57*	-0,54*	0,29	0,79***	0,54*	-0,07	-0,54*
N-PostR1/N-Grains	-0,19	0,18	0,13	-0,58*	-0,71**	-0,70**	0,41	0,84***	0,70**	-0,12	-0,43
<i>PR1</i>	0,89***	0,93***	0,97***	-0,53	-0,26	-0,33	0,88***	-0,01	0,33	-0,81***	0,75**
<i>PR6</i>	0,88***	0,93***	0,98***	-0,57*	-0,29	-0,38	0,90***	0,04	0,38	-0,79***	0,76**

Tableau 20 (suite).

N151	GNC (GPC)	% Nc-total R6	Grain-N	Nc total-R6	Rem-N- total	ERem N-total	CRem- N-total	Nc-PostR1	N-PostR1/ Nc-total	N-PostR1/ N-Gr	<i>PPF</i>
% Nc-total R6	0,95***										
Grain-N	-0,53	-0,66**									
Nc total-R6	-0,62*	-0,76**	0,94***								
Rem-N-total	-0,03	-0,17	0,57*	0,58*							
ERemN-total	0,37	0,35	-0,02	-0,17	0,57*						
CRem-N-total	0,32	0,24	-0,03	-0,01	0,79***	0,78***					
Nc-PostR1	-0,62*	-0,68**	0,78***	0,71**	-0,06	-0,46	-0,63*				
N-PostR1/Nc-total	-0,19	-0,11	0,02	-0,09	-0,78**	-0,60*	-0,96***	0,62*			
N-PostR1/N-Gr	-0,32	-0,24	0,03	0,01	-0,79***	-0,78***	-1,00***	0,63*	0,96***		
<i>PPF</i>	-0,84***	-0,92***	0,80***	0,89***	0,39	-0,31	-0,10	0,68**	-0,04	0,10	
<i>PR6</i>	-0,83***	-0,92***	0,82***	0,91***	0,40	-0,30	-0,10	0,69**	-0,03	0,10	0,99***

MS-R1 et MSt-R6 : accumulation de la matière sèche aux stade R1 et R6, respectivement. GY : rendement en grains. Rem-MSt : Remobilisation de la matière sèche des organes végétatifs. ERem-MSt : Efficience de remobilisation de la matière sèche. CRem-MSt : Contribution de la remobilisation de la MS au GY. MS-PostR1 : Accumulation de la MS après R1. MS-PostR1/MSt : Pourcentage de l'accumulation de la MS après R1. MS-PostR1 /GY : Contribution de l'accumulation de la MS après R1 au GY. % Nc-R1 : Concentration en N au R1. Nc-R1 : Accumulation en N au R1. GNC (GPC) : Concentration en N des grains (concentration en protéines des grains). % Ntotal G6 : Concentration en N de la plante entière. Grain-N : Teneur en N des grains. Nc total-R6 : Accumulation de N dans la plante entière au R6. Rem-N-total : Remobilisation de N végétative. ERemN-total : Efficience de remobilisation de N végétative. CRem-N-total : Contribution de la remobilisation de N végétative au N des grains. Nc-PostR1 : Accumulation de N après R1. N-PostR1/Nc-total : Pourcentage d'absorption de N après l'apparition des soies N-PostR1/N-Grains : Contribution de l'accumulation de N végétative au N des grains. PR1 : Phase végétative. PR6 : cycle de développement total. *, **, et *** : significatif aux niveaux de 0,05, 0,01, et 0,001, respectivement.

4. Discussion

4.1. Accumulation de la matière sèche aux stades R1 et R6

L'un des objectifs de la présente étude était de déterminer comment la fertilisation azotée peut affecter l'accumulation et la répartition de la matière sèche (MS) dans les populations algériennes de maïs aux stades R1 et R6. L'azote est l'un des nutriments les plus importants pour la croissance des plantes (Ayadi et al., 2022) ; il affecte l'accumulation et la répartition de la MS chez de nombreuses espèces, telles que le maïs (Subedi & Ma, 2005 ; Ning et al., 2013 ; Qi & Pan, 2022), le blé (Dordas, 2009) et l'orge (Le Gouis et al., 1999).

Dans cette étude, l'augmentation de la fertilisation azotée a augmenté de manière significative l'accumulation de la MS des tiges et des feuilles à l'apparition des soies et à la maturité physiologique et celle des grains à la maturité physiologique. De plus, notre résultat a montré que l'accumulation de la MS aux stades R1, PostR1 et R6 augmentait de manière significative avec l'augmentation du rendement en grains ($r = 0,84^{***}$, $0,89^{***}$ et $0,95^{***}$, respectivement ; Tableau 20). Ceci est en accord avec les conclusions d'autres chercheurs, qui ont rapporté que le rendement en grains était principalement déterminé par l'accumulation de la MS (Dordas & Sioulas, 2009).

En outre, des différences significatives de l'accumulation de la MS entre les populations ont été observées pendant les stades d'apparition des soies et de maturité physiologique. Par ailleurs, l'interaction du traitement $N \times G$ était significative, ce qui indique que les populations différaient dans leur modèle de réponse au taux de N. De plus, l'accumulation de la MS aux stades R1 et R6 et la formation du GY sont étroitement liées avec la durée de la phase végétative ($r = 0,87^{***}$, $0,97^{***}$ et $0,93^{***}$, respectivement) et reproductrice ($r = 0,88^{***}$, $0,98^{***}$ et $0,93^{***}$, respectivement). De même, des études récentes ont révélé qu'une durée de croissance prolongée (avant, après l'apparition des soies et totale) est corrélée à une accumulation de la MS et à un GY plus élevés (Tian et al., 2020 ; Liu et al., 2023).

4.2. Accumulation de la matière sèche après l'apparition des soies

L'augmentation obtenue, lors de cette étude, soit 20,2 et 31,9 % de l'accumulation totale de la MS après l'apparition des soies, chez faible-N et fort-N par rapport au témoin (sans-N), respectivement, a également été signalée par d'autres chercheurs dans différentes conditions pédoclimatiques (Chen et al., 2015a ; Chen et al., 2015b). En outre, l'accumulation totale de la

MS après la formation des soies (MS-PostR1) chez toutes les populations de maïs représentait 91,0 à 147,6 % du GY à maturité, indiquant une influence dominante de la MS-PostR1 sur le GY, conformément à ce qui a été rapporté par d'autre étude (Bender et al., 2013).

L'accumulation de la MS après l'apparition des soies représentait environ 51,9 % de la MS totale. Ce résultat concorde avec les études précédentes, indiquant qu'environ 50 % de la biomasse sèche totale à maturité est accumulée après l'apparition des soies (Tollenaar et al., 2004 ; Guo et al., 2021). Dans cette étude, le rendement élevé des géotypes P9, P2, H1, P13, P14 et P16 provenait principalement de leur forte accumulation de la MS, en particulier pendant la phase de remplissage des grains ($r = 0,89^{***}$). Ce résultat est en accord avec les études précédentes qui ont révélé que le maïs à haut rendement avait une accumulation de la MS plus élevée après l'apparition des soies (Meng et al., 2016 ; Zhang et al., 2020).

4.3. Remobilisation de la matière sèche et sa contribution à la matière sèche du grain

La quantité et l'efficacité de remobilisation de la MS à partir des organes végétatifs n'étaient pas significativement différentes entre les trois traitements N. Des études antérieures ont rapporté que la remobilisation de la MS à partir des organes végétatifs était très importante pour la formation du rendement (Qi et al., 2020 ; Liu et al., 2023), ce qui est cohérent avec notre résultat pour P7 et H2. Par contre, d'autres études ont rapporté que l'accumulation de la MS après l'apparition des soies était plus importante (Liu et al., 2017), et qu'il y avait peu ou pas de remobilisation de la MS depuis les organes végétatifs (Yang et al., 2017 ; Srivastava et al., 2018), ce qui est cohérent avec nos résultats pour toutes les populations à l'exception de P7 et H2.

4.4. Accumulation de l'azote aux stades R1 et R6

La fertilisation azotée a augmenté de manière significative l'accumulation de N aux stades R1 et R6. Cette accumulation de N aux stades R1 et R6 en réponse à l'augmentation de la fertilisation N a également été rapportée précédemment par plusieurs chercheurs (Abe et al., 2013 ; Ning et al., 2017). L'accumulation de N augmente proportionnellement avec les apports azotés, principalement en raison de l'amélioration de l'accumulation de la MS (Qiu et al., 2015). Ce résultat a été confirmé par les résultats des corrélations (Tableau 20), où il a été montré que l'accumulation de N aux stades R1 et R6 était fortement corrélée avec l'augmentation de la MS aux mêmes stades ($r = 0,91^{***}$, $0,79^{**}$, $0,92^{***}$ et $0,95^{***}$, respectivement).

De plus, comme discuté par Bender et al. (2013), la prolongation de la phase de croissance renforce l'importance de la disponibilité des éléments nutritifs, améliorant ainsi leur absorption et utilisation par la plante ; et cette tendance a été confirmée par les résultats des corrélations de notre étude, où il a été montré que l'accumulation de N aux stades R1 et R6 était positivement corrélée avec la durée de la phase végétative et reproductrice ($r = 0,75^{**}$, $0,76^{**}$, $0,89^{***}$ et $0,91^{***}$, respectivement).

De plus, la contribution de l'accumulation de la MS à l'accumulation de N était plus importante que la concentration de N au stade R1 ($0,91^{***}$ vs $-0,53^*$). L'accumulation de N au stade R1 a été réduite de 48,3 % dans le traitement sans-N par rapport au traitement fort-N. Par conséquent, l'accumulation de N après R1 et/ou la remobilisation de N pour répondre à la demande du grain sont donc nécessaires dans des conditions de faible disponibilité en N.

Selon Chen et al. (2015), les besoins en N du grain pendant le remplissage du grain sont satisfaits soit par l'absorption du sol après l'apparition des soies et/ou par la remobilisation des réserves prélevées avant le remplissage du grain. Cependant, la proportion de contribution de chaque fraction dépend de la disponibilité de N et de la mesure dans laquelle les réserves en N stockées dans les organes végétatives peuvent être remobilisées (Kosgey et al., 2013).

Dans cette étude, la concentration en N a diminué de l'apparition des soies à la maturité dans les organes végétatifs, indiquant une remobilisation de N vers les grains en croissance au cours de la phase de remplissage des grains. Une variation génotypique de la concentration de N a été observée dans les grains. Cette différence génotypique pour la concentration en azote des grains n'était pas affectée par le traitement N, ce qui suggère que la concentration en protéines des grains était fortement liée à un déterminisme génétique (Chen et al., 2015).

La sélection du maïs a entraîné une diminution de la concentration en protéines des grains (GPC) (Chen et al., 2013). Par conséquent, la sélection de maïs pour une GPC élevée entraîne souvent une pénalité de GY (Simmonds, 1995 ; Triboi et al., 2006). Cette relation entre la GPC et le GY a été confirmée par notre résultat des corrélations (Tableau 20), où une corrélation fortement négative entre la GPC (GNC) et le GY ($r = -0,80^{***}$) a été obtenue. Par ailleurs, la teneur en azote des graines (Grain-N) est seulement corrélée avec le GY, et la GNC n'a aucun effet significatif sur la sur cette dernière, ce qui est en accord avec les résultats rapportés par (Ciampitti & Vyn, 2013).

En général, un GY élevé est associé à une concentration en N plus faible en raison de l'effet de dilution (Ciampitti & Vyn, 2013), principalement dans les hybrides de maïs améliorés

(Mueller et al., 2019 ; Guo et al., 2020). De plus, Ciampitti & Vyn (2012) ont démontré que l'augmentation de l'efficacité d'utilisation de l'azote dans les génotypes de maïs améliorés était principalement associée à une faible GPC. Cette relation négative entre le GY et la GPC (GNC) était cohérente avec les résultats d'une étude des QTL réalisée par (Mandolino et al., 2018). La corrélation négative découverte entre la GPC et le GY en raison de la dilution par les photo-assimilats (Triboi et al., 2006) représente un défi mondiale pour les stratégies visant à augmenter la GPC sans pénaliser le GY (Chen et al., 2014). Ainsi, une coordination efficace entre l'absorption et la remobilisation de l'azote après l'apparition des soies apparaît comme une solution optimale pour résoudre ce problème (Zhang et al., 2020). Les processus de la remobilisation et l'absorption de N après l'apparition des soies (Nc-PostR1) se produisent simultanément dans les tiges et les feuilles, ce qui suggère un renouvellement des protéines dans ces organes (Hirel & Gallais, 2006).

Nous avons observé également une forte corrélation positive entre la teneur en azote des grains (Grain-N) et l'absorption de N après l'apparition des soies et la remobilisation de N (Tableau 20). Cependant, dans cette étude, la Grain-N avait une corrélation plus élevée avec l'absorption de N après l'apparition des soies que la remobilisation de N ($r=0,78^{***}$ vs $r=0,57^*$), ce qui est en accord avec les résultats rapportés par Coque & Gallais (2007) et de Chen & Vyn (2017). Selon Guo et al. (2021), lors de la phase de remplissage des grains, l'accumulation d'azote dans les grains provient principalement de l'absorption d'azote du sol, plutôt que de la remobilisation de l'azote stocké dans les organes végétatifs.

4.5. Accumulation de l'azote après l'apparition des soies

Il est essentiel de comprendre les sources d'accumulation d'azote dans le grain (Grain-N) et en particulier le compromis entre la remobilisation et l'absorption de N après l'apparition des soies pour aider à orienter les améliorations futures du GY, la GPC et la NUE (Ciampitti & Vyn, 2013). Durant la période qui suit l'apparition des soies, la poursuite de l'absorption de l'azote par les racines constitue un facteur clé pour retarder et réduire au minimum la nécessité de remobiliser l'azote des organes végétatifs vers les organes reproducteurs (Ciampitti & Vyn, 2011), conservant ainsi la surface foliaire verte et prolongeant simultanément l'accumulation de la MS (Moll et al., 1994). L'absorption continue de N par les racines au cours de cette phase devrait prolonger la durée de la photosynthèse de la plante, contribuant ainsi à l'augmentation du GY final (Ciampitti & Vyn, 2011). De cette manière, la perte de nitrate par lessivage pendant l'étape de remplissage du grain peut être potentiellement réduite (Yang et al., 2017). Cette

relation entre l'absorption de N après l'apparition des soies et la durée de la phase de remplissage des grains, ainsi qu'entre l'absorption de N après l'apparition des soies et le rendement en grains, a été confirmée par nos résultats de corrélations ($r = 0,69^{***}$; $r = 0,83^{**}$, respectivement). La variabilité génétique observée pour l'accumulation de N après l'apparition des soies dans notre expérience pourrait expliquer les différences de capacité d'absorption de N entre les populations. Quant à l'effet de N sur l'absorption de N après l'apparition des soies, des études antérieures ont indiqué que l'absorption de N après l'apparition des soies était affectée négativement par la fertilisation azotée (Chen et al., 2015). Par contre, d'autres chercheurs ont indiqué que l'absorption de N après l'apparition des soies était positivement affectée par la fertilisation azotée (Zhang et al., 2020 ; Liu et al., 2021).

Dans notre étude, les différences d'absorption de N après la formation des soies (Nc-PostR1) parmi les 3 traitements azotés n'étaient pas significatives ; suggérant que la fertilisation azotée influence l'intervalle avant l'apparition des soies plus que l'absorption de N après la formation des soies. En outre, l'absence de l'interaction N x G dans la Nc-PostR1 montre que toutes les populations ont répondu de la même manière à un apport plus important en azote. Cependant, le taux de fertilisation le plus élevé a augmenté la proportion de l'absorption de N après l'apparition des soies dans l'accumulation totale de N au stade R6 ainsi que la proportion de l'absorption de N après l'apparition des soies dans la teneur en azote dans les grains. La contribution plus importante de l'absorption de N après l'apparition des soies par rapport à la remobilisation de N à la Grain-N souligne l'effet prépondérant du N disponible dans le sol sur l'absorption de N après l'apparition des soies (Abe et al., 2013).

En outre, une proportion importante de Nc-PostR1 a été redistribuée vers les grains dans le traitement à faible teneur en azote, comparativement au traitement à forte teneur en azote. L'allocation directe de N aux grains provenant de l'absorption de N après l'apparition des soies était de 75,2 %, 65,4 % et 55,4 % au niveau des traitements sans-N, faible-N et fort-N, respectivement, ce qui est très similaire aux résultats publiés par Mu et al. (2018) (63%) ; En revanche, Geng et al. (2018) ont observé qu'une plus grande proportion de N dans les grains provenait de l'absorption de N après l'apparition des soies, plutôt que de sa remobilisation, dans des conditions de forte disponibilité en N.

Une répartition accrue du N absorbé après l'apparition des soies directement sur le grain peut réduire le besoin de la remobilisation du N végétatif pour satisfaire la demande en N du grain et ainsi aider à maintenir la photosynthèse des feuilles (Ning et al., 2017). En outre, la corrélation négative documentée entre le N absorbé après l'apparition des soies et le N

remobilisé peut être physiologiquement expliquée à partir de la relation linéaire positive entre le N remobilisé et le N végétatif (Ciampitti & Vyn, 2013).

4.6. Remobilisation de l'azote et sa contribution à l'accumulation de l'azote du grain

Dans cette étude, après l'apparition des soies, l'accumulation de N a montré une diminution notable dans les organes végétatifs, suggérant que celui-ci est remobilisé au cours de cette période. Des études antérieures ont montré que N est remobilisé à partir de tous les organes végétatifs (Chen et al., 2016) et commence à être transporté vers les grains au stade R2 (Bender et al., 2013). Geng et al. (2018) ont montré qu'un faible stress azoté favorise la remobilisation de certains nutriments de divers organes végétatifs et que le traitement à faible teneur en N peut augmenter l'efficacité de remobilisation de l'azote. Cependant, certaines études ont rapporté que l'efficacité de remobilisation de l'azote dans les organes végétatifs n'était pas affecté par la disponibilité de N (Mi et al., 2003). Dans la présente étude, le taux d'application de N n'a pas affecté de manière significative l'efficacité de remobilisation de N.

Contrairement à la matière sèche, 36,02% du N dans les organes végétatifs (16,52% des tiges et 60,15% des feuilles) des génotypes étudiés a été remobilisé vers les grains, ce qui représente 34,7 % de la Grain-N. Selon Hirel et al. (2007), la majeure partie de N foliaire est remobilisée au grain pendant la phase de remplissage du grain. Cela est cohérent avec les résultats rapportés par Chen et al. (2014) et Liu et al. (2020) qui ont indiqué qu'environ 68,5 % et 61,9% de l'azote foliaire accumulé au stade R1 était remobilisé vers les grains, respectivement. Par conséquent, l'azote foliaire constitue l'une des principales sources impliquées dans la synthèse des protéines du grain (Chen et al., 2014). Cependant, Ta et Weiland (1992) ont rapporté que l'efficacité de la remobilisation de N dans les tiges (75-85 %) était nettement supérieure à celle observée dans les feuilles (60-73 %).

En outre, la remobilisation de N de la feuille peut entraîner une diminution de la surface foliaire verte et la photosynthèse (Mu et al., 2018). Cela signifie qu'il est difficile pour les feuilles d'augmenter la remobilisation de l'azote tout en maintenant simultanément des taux élevés de photosynthèse (Chen & Mi, 2018).

Dans la présente étude, 65,3 % de l'azote présent dans les grains provient de l'absorption d'azote après la formation des soies. Les 23,4 % et 11,3 % restants sont respectivement issus de la remobilisation de l'azote depuis les feuilles et la tige. Ces valeurs sont comparables à celles rapportées par (Mu et al., 2018). En général, l'amélioration de la remobilisation de l'azote peut

contribuer à augmenter sa teneur dans les grains (Chen et al., 2016 ; Ta & Weiland, 1992). Uribelarrea et al. (2007) ont rapporté que la sélection de génotypes présentant une teneur élevée en protéines entraînait une augmentation de l'efficacité de remobilisation de N.

5. Conclusion

La détermination de la remobilisation de l'azote et de la matière sèche chez le maïs s'est avérée essentielle pour une gestion optimisée de l'azote, permettant ainsi d'améliorer le rendement en grains et la concentration en protéines, tout en augmentant l'efficacité d'utilisation de l'azote.

Dans la présente étude, nous avons étudié pour la première fois l'effet de la fertilisation azotée sur l'accumulation (avant et après la formation des soies), la répartition et la remobilisation de l'azote et de la biomasse végétale chez quelques populations algériennes de maïs. Les résultats obtenus permettent non seulement de mieux comprendre les mécanismes physiologiques impliqués dans l'utilisation de l'azote, mais aussi d'identifier des stratégies pour optimiser le rendement en grains et la qualité nutritionnelle. La majorité des paramètres d'accumulation (avant et après la formation des soies), de répartition et de la remobilisation de l'azote et de la biomasse végétale ont été affectés par le niveau de la fertilisation azotée.

En outre, les corrélations positives observées lors de cette étude entre le rendement en grains, l'accumulation de la matière sèche et de l'azote avant l'apparition des soies, ainsi que la durée de la phase végétative, indiquent qu'une accumulation précoce et élevée de la matière sèche et de l'azote avant la formation des soies est indispensable pour maximiser le rendement et améliorer la qualité des grains. La grande proportion d'azote des grains à maturité, soit 65 %, provient de l'absorption d'azote après l'apparition des soies. Par conséquent, il est important d'améliorer l'efficacité de remobilisation de l'azote à partir des organes végétatifs.

Une bonne gestion de la fertilisation azotée, combinée à la sélection des génotypes à haut rendement caractérisés par une efficacité de remobilisation de N élevée, pourrait augmenter la concentration des protéines (GPC) sans affecter négativement le rendement GY ou entraîner un excédent d'azote stocké dans les organes végétatifs par l'absorption de N après l'apparition des soies. Cependant, l'amélioration de génotypes de maïs pour une concentration en protéines élevée sans pénaliser le rendement présente toujours un défi majeur.

Chapitre V :

***Évaluation des caractéristiques de l'architecture du
système racinaire chez quelques populations
algériennes de maïs cultivées sous deux niveaux
contrastés d'azote***

Chapitre V : Évaluation des caractéristiques de l'architecture du système racinaire chez quelques populations algériennes de maïs cultivées sous deux niveaux contrastés d'azote

1. Introduction

L'architecture racinaire joue un rôle majeur pour l'acquisition de l'eau et des nutriments (Pestsova et al., 2016), l'ancrage des plantes (Reddy et al., 2020) et l'interaction avec les facteurs biotiques et abiotiques de la rhizosphère (Smith & De Smet, 2012). Le système racinaire, malgré son importance évidente (Wu et al., 2005), a reçu moins d'attention dans la sélection végétale en raison de sa faible visibilité par rapport aux parties aériennes de la plante (Ma et al., 2020).

Chez le maïs, l'absorption de l'azote est fortement influencée par l'architecture du système racinaire et son fonctionnement (Wani et al., 2021), en particulier dans des conditions de carence en azote (Mi et al., 2007). Ainsi, l'amélioration de l'acquisition de l'azote par la morphologie des racines est une nouvelle stratégie pour accroître l'efficacité d'utilisation de l'azote chez le maïs (Torres et al., 2019).

En plus, l'azote joue un rôle clé dans la production de maïs (Abdel-Ghani et al., 2013), mais il a un coût important pour les agriculteurs et l'environnement (Good & Beatty, 2011). On estime que 50 à 75 % de l'azote fourni au sol est perdu (Good & Beatty, 2011) par une combinaison de lessivage, de dénitrification et de volatilisation (Cameron et al., 2013). Toutefois, cette situation peut se rendre moins critique en augmentant l'efficacité de l'absorption de l'azote.

L'azote est un élément mobile qui peut être facilement lessivé à travers le profil du sol (Cormier et al., 2016). Par conséquent, les cultivars de maïs ayant un système racinaire plus important peuvent avoir une meilleure efficacité d'absorption de l'azote (Pace et al., 2015) (Torres et al., 2019). Cependant, les caractéristiques des racines ont rarement été utilisées comme critères de sélection pour améliorer l'efficacité d'absorption des nutriments (Tuberosa & Salvi, 2007 ; Wang et al., 2019).

De nombreuses études ont montré une grande variation génétique et phénotypique dans l'architecture racinaire (Pace et al., 2014 ; Torres et al., 2019), ce qui donne l'opportunité

d'améliorer l'efficacité d'utilisation des nutriments (Abdel-Ghani et al., 2015). Récemment, les sélectionneurs de plantes se sont intéressés à la sélection de ressources naturelles pour améliorer les caractéristiques racinaires du maïs (Li et al., 2015).

Le maïs possède un système racinaire complexe qui se compose de racines embryonnaires et post-embryonnaires (Ju et al., 2018) formées à différents stades du développement (Hochholdinger, 2009). Les racines embryonnaires comprennent une racine primaire ainsi que quelques racines séminales, qui sont importantes pour le développement précoce au stade de la plantule ; tandis que, les racines post-embryonnaires se développent à partir des pousses et incluent les racines coronaires (formées sous la surface du sol), les racines d'encrage (formées au-dessus de la surface du sol) et les racines latérales dérivées des péricycles d'autres racines jouant un rôle majeur dans l'acquisition des nutriments du sol et l'ancrage de la plante, notamment lors des stades ultérieurs de croissance et de développement (Hochholdinger, 2004 ; Hochholdinger, 2009 ; Li et al., 2019).

Les racines post-embryonnaires, portées par les pousses, constituent la majeure partie de la biomasse racinaire chez les plantes adultes (Pace et al., 2014). Cependant, les jeunes plantules présentent tous les types de racines que l'on retrouve chez les plantes adultes, à l'exception des racines d'ancrage (Hochholdinger & Tuberosa, 2009). Par conséquent, les plantules sont souvent utilisées pour l'évaluation des caractéristiques racinaires (Hochholdinger, 2004). En outre, l'étude des systèmes racinaires des plantules a été l'approche la plus courante pour éviter les difficultés liées aux contraintes de temps et de main-d'œuvre pour collecter des systèmes racinaires intacts dans des conditions de terrain (Liu et al., 2017 ; Wang et al., 2019).

Plusieurs approches alternatives au laboratoire, pour le phénotypage des racines, ont été adoptées pour permettre aussi un dépistage précoce des caractères de l'architecture racinaire (RSA) chez le maïs (Liu et al., 2017 ; Wang et al., 2019). A ce titre, la culture en rouleaux de papier dans des conditions hydroponiques s'est avérée être le meilleur système pour étudier l'architecture des racines au stade plantule (Kumar et al., 2014 ; Wang et al., 2019). L'utilisation de la culture en rouleau de papier offre un certain nombre d'avantages, notamment des mesures rapides, peu coûteuses et précises à un stade précoce (Abdel-Ghani et al., 2016 ; Liu et al., 2017).

La disponibilité de l'azote dans le sol joue un rôle déterminant dans le développement du système racinaire du maïs (Abdel-Ghani et al., 2013 ; Li et al., 2015). Des résultats contradictoires ont été observés quant à l'effet de la disponibilité de N sur la RSA (Gao et al.,

2015). La plasticité de la RSA est une stratégie adaptative majeure pour optimiser l'acquisition de l'azote (Mi et al., 2016), notamment en situation de carence en azote (Li et al., 2016).

De nombreuses études ont mis en évidence la grande diversité génétique présente dans le maïs algérien (Belalia et al., 2019 ; Belalia et al., 2021), qui offre une source de caractères ayant une valeur adaptative pour les environnements difficiles en raison de son adaptation à long terme, sur plusieurs siècles, à des conditions extrêmes.

C'est dans cette optique que s'inscrit cette étude dont les objectifs sont : (i) étudier la variation phénotypique des populations algériennes de maïs au stade plantule sous deux niveaux contrastés de disponibilité en N (faible et élevée), (ii) déterminer les caractères racinaires qui expliquent la majeure partie de la variation phénotypique observée dans les populations étudiées, (iii) identifier les populations les plus prometteuses pour les programmes de sélection visant à améliorer l'efficacité d'absorption de l'azote et enfin (iv) étudier, par une analyse de corrélations, les relations entre les paramètres de l'architecture racinaire (RSA) au stade plantule, facilement détectables, et les caractères agronomiques des plantes adultes ainsi que d'autres paramètres liés à l'efficacité d'utilisation de l'azote (NUE).

2. Matériel et méthodes

2.1. Matériel végétal

Les détails sur le matériel végétal utilisé dans cette partie sont mentionnés dans la partie matériel et méthodes du chapitre II.

2.2. Expériences hydroponiques

L'architecture racinaire (RSA) a été évaluée selon le protocole décrit par Abdel-Ghani et al. (2016) dans un système de rouleaux de papier. Pour chaque génotype, 32 graines de taille similaire ont été sélectionnées et désinfectées en surface pendant 15 minutes dans une solution d'hypochlorite de sodium (6 %), puis lavées trois fois avec de l'eau distillée. Par la suite, quatre graines stérilisées ont été placées sur une double couche de papier de germination brunes pré-humidifiées avec une solution fongicide Captan[®] (2,5 g/L) pour éliminer tout risque de développement de champignons au cours de l'essai.

Tous les rouleaux de papier de germination ont été placés, en orientation verticale, dans des conteneurs en plastique (40 × 20 × 15 cm) contenant 6 L de solution nutritive de Hoagland avec deux niveaux d'azote.

La concentration d'azote dans la solution de Hoagland à fort niveau en azote (HN) est de 15 mM de NO_3^- , tandis que la concentration d'azote dans la solution de Hoagland à faible niveau en azote (LN) est de 1,5 mM de NO_3^- (Abdel-Ghani et al., 2013). Les autres éléments sont restés constants dans les deux traitements N (Tableau 21). La composition des solutions est décrite par (Abdel-Ghani et al., 2013 ; Abdel-Ghani et al., 2016). La solution nutritive a été aérée par une pompe électrique tout au long de notre essai (Figure 9).

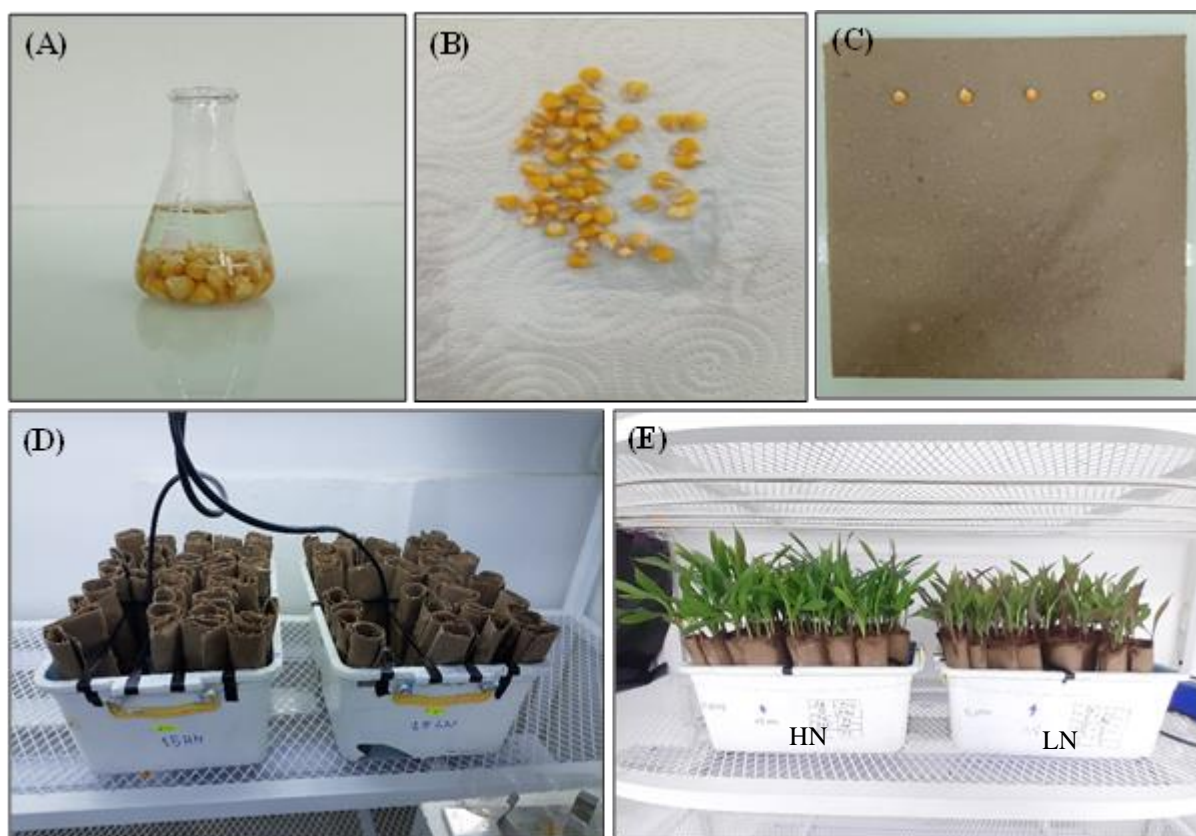


Figure 9. Différentes étapes de l'expérimentation. (A et B) Stérilisation des graines. (C) Disposition des graines sur le papier de germination. (D) Dispositif expérimental. (E) Développement des plantules après 14 jours du semis.

L'expérience a été menée dans une chambre de culture sous des conditions contrôlées avec une photopériode de 16/8 h (lumière/obscurité) à 25°C, et une humidité relative maintenue à 65%. Après 14 jours, les plantules ont été conservées dans de l'éthanol à 30 % et conservées dans une chambre froide pour éviter toute croissance supplémentaire. L'expérience a été menée selon un dispositif en split plot, avec trois répétitions par traitement azoté (N). Chaque rouleau de papier contenant trois plantules saines sur quatre ont été considérées comme une unité expérimentale.

Tableau 21. Composition de la solution nutritive de Hoagland utilisée dans l'étude sous les 2 niveaux N (15 et 1,5 mM NO₃⁻).

Éléments nutritifs	Formule chimique	Concentration (mM/L)	Masse moléculaire (g/mol)	Volume par 1 litre de SN (ml/L)
HN : 15 mM de NO₃⁻				
Nitrate de potassium	KNO ₃	5,0	101,10	5 ml of 1 M
Nitrate de calcium	Ca(NO ₃) ₂ 4H ₂ O	5,0	236,15	5 ml of 1 M
Phosphate mono-potassique	KH ₂ PO ₄	1,0	136,09	1 ml of 1 M
Sulfate de magnésium	MgSO ₄ .7H ₂ O	2,0	246,47	2 ml of 1 M
Solution mère de micronutriments				1 ml of stock solution
Chélate de fer	Fe-EDTA	0,014	367,05	5 ml of 1000 mg/l
LN : 1,5 mM de NO₃⁻				
Nitrate de calcium	Ca(NO ₃) ₂ 4H ₂ O	0,75	236,15	0,75 ml of 1 M
Phosphate mono-calcique	Ca(H ₂ PO ₄) ₂ ·H ₂ O	0,50	252,07	10 ml of 0,05 M
Sulfate de calcium	CaSO ₄ ·2H ₂ O	2,00	172,17	200 ml of 0,01 M
Sulfate de potassium	K ₂ SO ₄	2,50	174,26	5 ml of 0,5 M
Sulfate de magnésium	MgSO ₄ .7H ₂ O	2,00	246,47	2 ml of 1 M
Solution mère de micronutriments				1 ml of stock solution
Chélate de fer	Fe-EDTA	0,014	367,05	5 ml of 1000 mg/l
Solution mère de micronutriments				
Acide borique	H ₃ BO ₃	0,045	61,83	2,86 g/L
Chlorure de manganèse-4 hydrate	MnCl ₂ ·4H ₂ O	0,01	197,90	1,81 g/L
Sulfate de zinc-7 hydrate	ZnSO ₄ ·7H ₂ O	0,001	287,55	0,22 g/L
Sulfate de cuivre-5 hydrate	CuSO ₄ ·5H ₂ O	0,0003	249,69	0,08 g/L
Acide molybdique 85%	MoO ₃	0,0001	143,96	0,02 g/L

2.3. Mesures phénotypiques

Au niveau de la région coronaire, les plantules ont été divisés en systèmes racinaires et pousses. Neuf caractères phénotypiques ont été évalués pour chacun des deux niveaux azotés (Kumar et al., 2014). La longueur de la racine primaire (PRL), la longueur des racines séminales (SRL) et la longueur des racines coronaires (CRL) ont été mesurées avec une règle. La longueur totale des racines (TRL) a été estimée en additionnant les longueurs de PRL, CRL et SRL pour chaque plantule. Le nombre de racines séminales (SRN) et de racines coronaires (CRN) a également été compté. Les graines ont été retirées des racines afin de mesurer le poids sec des racines (RDW) et des pousses (SDW) et le rapport racines-pousses (RDW/SDW). Les racines et les pousses ont été séchées dans une étuve à 65°C pendant 4 jours, jusqu'à obtenir un poids constant. De plus, le pourcentage de réduction en réponse au stress N a été estimé comme suit (Abdel-Ghani et al., 2013) : $\%Red = (HN - LN) / HN \times 100$. Où : HN et LN représentent la moyenne des caractères testés sous des niveaux d'azote élevés et faibles respectivement.

2.4. Analyses statistiques

L'analyse statistique des données a été réalisée à l'aide du logiciel R (Team, 2013). Pour chaque caractère dans les deux traitements azotés, les statistiques descriptives (moyennes avec leurs erreurs standards, gamme et coefficient de variation) ont été calculées. L'analyse de variance (ANOVA) a été effectuée par le package "Doebioresearch" (Popat & Banakara, 2020) pour tester les différences entre les traitements azotés (N), les génotypes (G) et leurs interactions N x G. Les analyses en composantes principales ont été réalisées à l'aide du package factoextra (Kassambara, 2016) ; tandis que, pour les analyses des corrélations, les packages "Corrplot" et "Ggcorrplot" ont été utilisés pour calculer les coefficients et les matrices de *p-values* (Wei et al., 2017 ; Kassambara & Kassambara, 2019).

3. Résultats et discussion

3.1. Évaluation des caractères liés à l'architecture racinaire

Les caractéristiques des racines n'ont pas été utilisées auparavant comme critère de sélection, principalement en raison des difficultés associées à la mesure sur le terrain au stade adulte (Ma et al., 2020), en particulier chez les plantes vigoureuses comme le maïs (Wang et al., 2019).

L'ANOVA a révélé des différences phénotypiques très hautement significatives entre les génotypes pour l'ensemble des caractères pour les deux niveaux azotés (Tableau 22), avec des coefficients de variation (CV%) allant de 9,87 (SDW) à 39,15 % (CRL) et de 11,66 (PRL) à 32,84 % (RDW/SDW) au niveau de LN et HN, respectivement, indiquant la présence d'une variation phénotypique assez importante (Tableaux 22 et 23). Les coefficients de variation étaient comparables à ceux obtenus par Torres et al. (2019) sur 150 lignées consanguines de maïs. En outre, la majorité des caractères ont présenté des valeurs de CV% plus élevées dans les conditions de LN que HN. En général, l'ensemble des caractères présentaient un CV% intermédiaire ou faible, à l'exception de la CRL, la SRL et le RDW/SDW, qui avaient des valeurs de CV% élevées.

Cette variation phénotypique considérable entre les 12 populations pour tous les caractères mesurés et évalués à la fois sous les LN et HN, offre une opportunité d'améliorer l'efficacité d'absorption de l'azote dans des conditions de stress. De même, de nombreuses études ont mis en évidence des variations génotypiques et phénotypiques substantielles dans les caractéristiques racinaires en réponse à la disponibilité de l'azote (Mundim et al., 2013 ; Torres et al., 2019).

Tableau 22. Analyse de variance et carrés moyens des caractères mesurés sous deux niveaux N.

Traits	Source de variation		
	Genotypes (G)	Treatments (N)	Interaction (G x N)
Longueur de la racine primaire	20,13 ***	24,70 *	8,73 *
Nombre de racines coronaires	2,98 ***	0,01 ns	1,78 ***
Longueur des racines coronaires	488,47 ***	158,45 ns	163,50 ***
Nombre de racines séminales	2,76 ***	4,65 *	1,62 ***
Longueur des racine séminale	523,10 **	2147,57 *	337,88 *
Longueur totale des racines	768,30 **	5134,50 *	753,10 **
Poids sec de la pousse	856,11 ***	2606,09 *	381,38 ***
Poids sec de la racine	766,24 ***	132,91 ns	277,82 ***
Rapport racine-pousse	0,27 ***	0,54 ns	0,02 ns

ns : non significatif au niveau de probabilité de 0,05, *, **, et *** : significatif aux niveaux de 0,05, 0,01, et 0,001, respectivement.

Afin de déterminer le pourcentage de variance phénotypique expliqué par les effets de traitement azoté, des génotypes et de leur interaction G x N, une ANOVA globale a été réalisée pour tous les caractères racinaires pour les deux niveaux d'azote (Figure 10). L'effet de l'azote sur la variation observée pour le SRN, la SRL, la PRL, la SDW et le rapport RDW/SDW était clairement dominant (> 50 %) sur l'effet du génotype, de l'interaction ou des résidus. Par contre, la variation du CRN, la CRL et le RDW dépendait principalement de l'effet du génotype. L'effet de l'interaction (G x N) était faible mais significatif pour tous les caractères à l'exception du RDW/SDW.

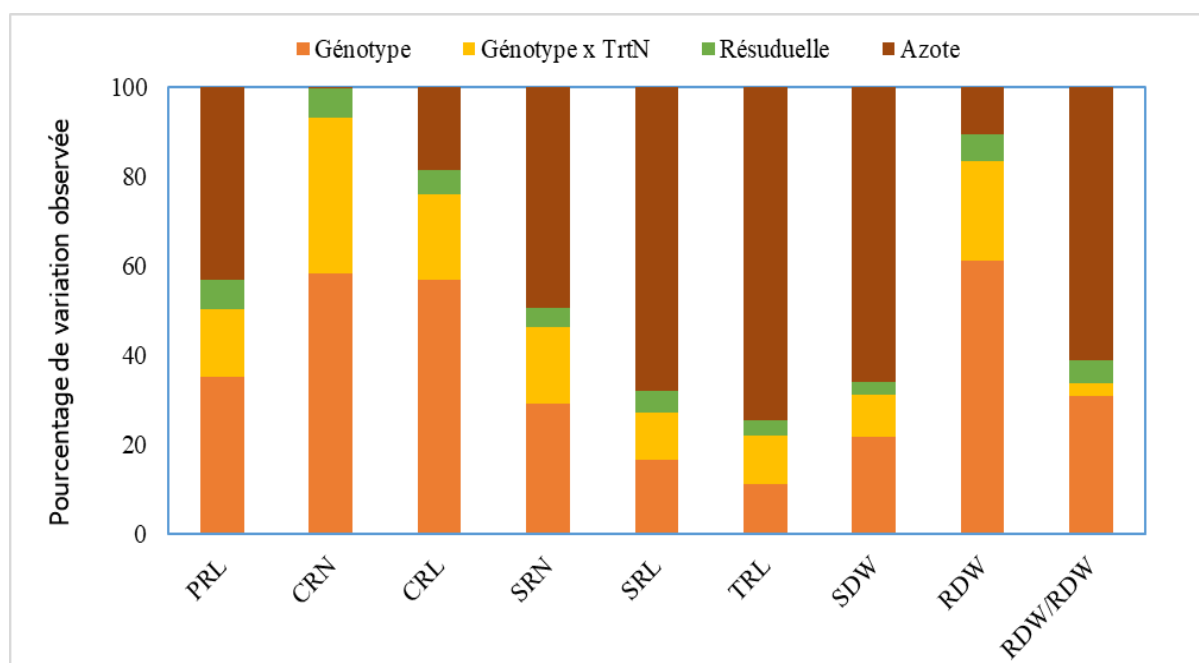


Figure 10. Représentation schématique de l'ANOVA pour les paramètres étudiés dans les 14 génotypes de maïs cultivés sous les 2 traitements azotés. PRL : longueur de la racine primaire (cm), CRN : nombre de racines coronaires, CRL : longueur des racines coronaires (cm), SRN : nombre de racines séminales, SRL : longueur des racines séminales (cm), TRL : longueur totale des racines (cm), SDW : poids sec des pousses (mg), RDW : poids sec des racines (mg), RDW/SDW : rapport racine-racine.

Les résultats de cette étude ont montré que la plupart des caractéristiques racinaires étaient significativement affectées par le traitement azoté, à l'exception du CRN, de la CRL, du RDW et du RDW/SDW. La PRL (6,80 %), le SRN (11,95 %), la SRL (22,97 %) et la TRL (20,35 %) étaient significativement plus élevés au niveau de LN qu'au HN (Figure 11). D'autre part, le SDW (15,88%) était significativement plus faible sous LN. Sous traitement LN, les moyennes de la PRL, le SRN, la SRL, la TRL, le RDW et le SDW étaient respectivement de 17,04 ; 4,41 ; 54,14 ; 94,29 ; 47,83 et 58,99, alors que sous traitement HN, les moyennes étaient respectivement de 15,96 ; 3,94 ; 44,03 ; 78,35 ; 45,32 et 70,13.

En général, sous LN, les géotypes ont démontré une croissance des racines supérieure à celle des pousses, et *vice-versa*. Ces résultats indiquent que les ressources azotées ont été préférentiellement allouées au développement des racines sous LN (Xu et al., 2020). Abdel-Ghani et al. (2013) ont également indiqué que le développement des racines était plus prononcé sous LN que sous HN. Plusieurs études sur le maïs ont montré que dans des conditions de LN, le système racinaire augmente généralement sa taille et son poids pour entrer en contact avec un plus grand volume de sol et, par conséquent, augmenter l'absorption des nutriments (Kumar & Narayana, 2013 ; Li et al., 2019). Cependant, Gao et al. (2015) et Li et al. (2016) ont rapporté des résultats contradictoires quant aux effets de la LN sur la croissance des racines.

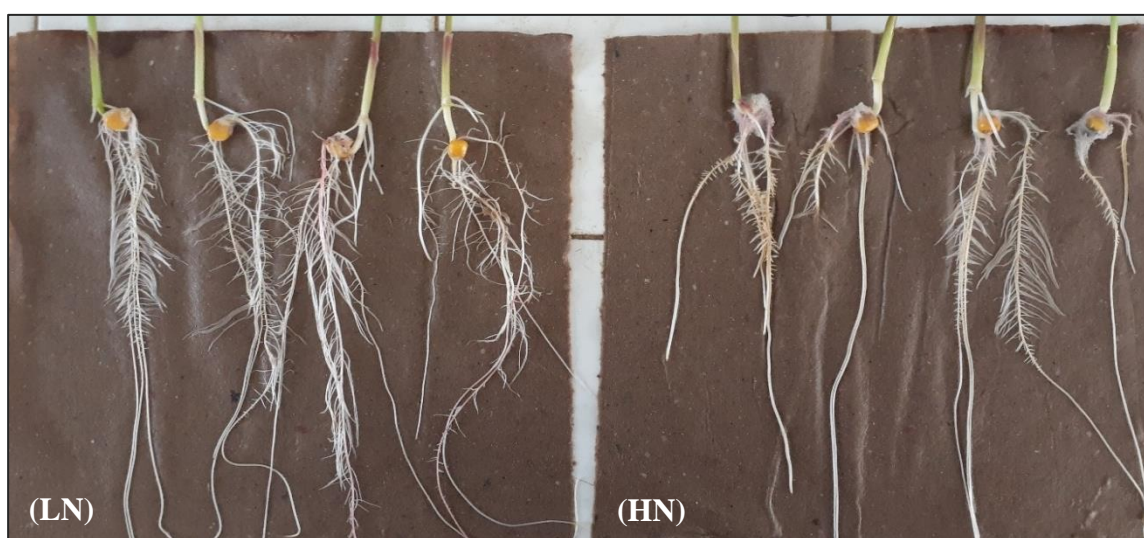


Figure 11. Effet des traitements azotés sur l'architecture racinaire après 14 jours de traitement.

Par ailleurs, une interaction significative a été observée entre le géotype et le traitement N pour l'ensemble des caractères étudiés, à l'exception de RDW/SDW, ce qui indique que les géotypes ont réagi différemment à différents niveaux de N. Par conséquent, les meilleurs géotypes sous HN ne sont pas nécessairement les meilleurs sous LN. Cela suggère que les sélectionneurs devraient utiliser différentes approches de sélection à différents niveaux de N (Li et al., 2016). Cependant, la présence d'interaction non significative pour le rapport RDW/SDW indique que, pour ce caractère, le classement des géotypes sous les 2 niveaux d'azote LN et HN n'a pas changé.

Tous les caractères, au niveau des deux traitements N ont eu une large gamme de valeurs phénotypiques (Tableau 23). Cependant, à l'exception du SRN et de la SRL, les gammes de variations étaient plus importantes sous LN que sous HN pour l'ensemble des caractères. De plus, tous les caractères ont montré une différence de 2 à 5 fois entre les valeurs minimales et

maximales et ont varié de 1,51 à 14,97 parmi les génotypes sous chaque traitement N, ce qui est similaire aux résultats obtenus par Ma et al. (2020) sur 74 lignées de maïs. Cette diversité peut être exploitée pour améliorer la tolérance à la sécheresse ou à la carence en nutriments.

Tableau 23. Statistiques descriptives des 09 caractères testés pour les deux niveaux d'azote.

Traits	TrtN	Min (G)	Max (G)	Moy \pm SE	FC	CV%	%Red
PRL	LN	11,87 (H1)	22,50 (P5)	17,04 \pm 0,69	1,90	11,54	6,80
	HN	12,32 (P11)	18,60 (P7)	15,96 \pm 0,46	1,51	11,66	
CRN	LN	0,91 (P9)	4,67 (P7)	3,34 \pm 0,27	5,13	16,88	0,52
	HN	1,50 (P5)	4,33 (P7)	3,32 \pm 0,20	2,89	18,47	
CRL	LN	2,80 (P9)	41,92 (H2)	21,22 \pm 3,26	14,97	39,15	15,56
	HN	3,02 (P5)	35,25 (H2)	18,36 \pm 2,42	11,67	28,40	
SRN	LN	2,59 (P9)	5,67 (P5, H1)	4,41 \pm 0,22	2,19	12,65	11,95
	HN	2,83 (P4)	6,50 (H1)	3,94 \pm 0,23	2,30	18,08	
SRL	LN	22,11 (P9)	71,40 (H1)	54,14 \pm 3,18	3,23	20,92	22,97
	HN	20,22 (P11)	72,72 (H1)	44,03 \pm 3,23	3,60	31,07	
TRL	LN	40,60 (P9)	120,85 (H2)	94,29 \pm 4,86	2,98	15,01	20,35
	HN	47,12 (P11)	104,13 (H1)	78,35 \pm 4,67	2,21	20,77	
SDW	LN	30,59 (P1)	77,28 (P16)	58,99 \pm 3,76	2,53	9,87	-15,88
	HN	49,54 (P11)	106,17 (P7)	70,13 \pm 4,50	2,14	19,69	
RDW	LN	12,84 (P9)	70,77 (P16)	47,83 \pm 4,08	5,51	17,41	5,54
	HN	27,04 (P9)	58,87 (P7)	45,32 \pm 3,25	2,18	19,79	
RDW/SDW	LN	0,26 (P9)	1,31 (P1)	0,85 \pm 0,07	5,04	23,69	23,30
	HN	0,31 (P9)	1,05 (P1)	0,69 \pm 0,05	3,39	32,84	

TrtN : traitement N, LN : faible niveau de N (1,5mM NO₃⁻), HN : niveau élevé de N (15mM NO₃⁻), G : génotype, SD : erreur standard, CV% : coefficient de variation, %Red : Pourcentage de réduction, PRL : longueur de la racine primaire (cm), CRN : nombre de racines coronaires, CRL : longueur des racines coronaires (cm), SRN : nombre de racines séminales, SRL : longueur des racines séminales (cm), TRL : longueur totale des racines (cm), SDW : poids sec des pousses (mg), RDW : poids sec des racines (mg), RDW/SDW : rapport racine/pousse.

3.2. Corrélations des caractéristiques racinaires

A chaque niveau de N, des corrélations significatives ont été observées entre les différents caractères racinaires et les coefficients de corrélation variaient de 0,01 à 0,94 pour LN et de - 0,02 à 0,87 pour HN (Tableau 24). Sur les 36 estimations de corrélations phénotypiques, 15 coefficients se sont révélés significatifs au niveau de LN ; tandis que, 12 coefficients étaient significatifs au niveau de HN. Toutes les corrélations étaient positives à l'exception de celles entre le SDW et le RDW/SDW dans les conditions de LN.

Les mêmes corrélations ont été trouvées dans les deux niveaux de N entre la TRL et la CRL, la SRL et le RDW ; le RDW et la CRL, la SRL et le RDW/SDW ; le CRN et la CRL ; le SRN et la SRL. Cependant, sous HN, les corrélations entre le CRN et la CRL ; le RDW et la CRL ; la TRL et la SRL étaient beaucoup plus faibles par rapport au niveau de LN. De plus, les corrélations entre le RDW/SDW et le CRN, le SRN, la SRL et la TRL ; entre le CRN, la TRL et le RDW et entre le RDW et le SDW étaient significatives sous LN et non significatives sous HN. Inversement, les corrélations entre la PRL et la TRL et le RDW et entre le CRN et le SDW étaient significatives sous HN mais pas sous LN.

De même que nos résultats, d'autres auteurs, tels que Li et al. (2016) et Sun et al. (2020) ont mis en évidence une corrélation positive entre la TRL et le RDW, d'une part, et d'autres caractéristiques racinaires, d'autre part. Par conséquent, la sélection basée sur le RDW et la TRL pourrait être suffisante pour être utilisée comme indicateur de la taille totale des racines et d'autres caractéristiques racinaires. Donc, il serait plus facile, d'un point de vue pratique, de se concentrer sur le RDW plutôt que sur des caractères chronophages, tels que les caractères liés à la longueur des racines (Kumar et al., 2012).

De plus, aucune corrélation n'a été observée entre la taille des grains (PMG) et les caractéristiques de la plantule, ce qui indique que la taille des grains n'a aucun effet sur la performance de la plantule (Abdel-Ghani et al., 2013). Cela suggère que les variations observées entre les génotypes évalués étaient dues à une variation génétique et non à la taille des graines (Manavalan et al., 2011). Ces résultats sont similaires à ceux rapportés par Manavalan et al. (2011) et Abdel-Ghani et al. (2013), qui n'ont pas observé des corrélations entre la taille des graines, la longueur des racines, le RDW et le SDW. Cependant, la littérature fait état de résultats contradictoires concernant le rôle de la taille des grains sur le développement des racines, indiquant une influence modeste de cette dernière sur la morphologie des racines (Kumar et al., 2012).

Tableau 24. Coefficients de corrélation de Pearson entre les différents caractères des plantules à un niveau faible en N (en dessous de la diagonale) et fort niveau en N (au-dessus de la diagonale).

	PRL	CRN	CRL	SRN	SRL	TRL	SDW	RDW	RDW/ SDW	PMG
PRL		0,17	0,41	- 0,04	0,37	0,57*	0,47	0,65*	0,25	0,27
CRN	0,28		0,74**	- 0,19	0,03	0,42	0,73**	0,28	- 0,51	- 0,02
CRL	0,17	0,63*		- 0,19	0,22	0,71**	0,52	0,66*	0,05	- 0,20
SRN	0,24	0,10	- 0,15		0,86***	0,49	0,10	0,32	0,27	0,49
SRL	0,32	0,34	0,09	0,94***		0,84***	0,30	0,67*	0,40	0,51
TRL	0,44	0,66*	0,74**	0,52	0,73**		0,52	0,87***	0,32	0,27
SDW	0,25	0,20	0,43	- 0,21	0,01	0,32		0,31	- 0,54*	0,22
RDW	0,37	0,76**	0,71**	0,24	0,54*	0,86***	0,55*		0,59*	0,07
RDW/SDW	0,18	0,58*	0,32	0,56*	0,66*	0,64*	- 0,41	0,59*		- 0,10
PMG	- 0,21	- 0,28	- 0,25	- 0,26	- 0,17	0,29	0,03	- 0,047	- 0,17	

PRL : longueur de la racine primaire, CRN : nombre de racines coronaires, CRL : longueur des racines coronaires, SRN : nombre de racines séminales, SRL : longueur des racine séminale, TRL : longueur totale des racine, SDW : poids sec de la pousse, RDW : poids sec de la racine, RDW/SDW : rapport racine-pousse, PMG : poids de mille grains (taille du grain), *, ** et *** : significatifs aux niveaux de 0,05, 0,01 et 0,001, respectivement.

3.3. Analyse en composantes principales

Une analyse en composantes principales a été réalisée pour déterminer les caractères les plus contributifs à chaque niveau de N. Les deux premières composantes principales expliquent 73,46 et 74,82 % de la variation totale dans les conditions de LN et de HN, respectivement (Tableau 25 ; Figure 12).

Dans les conditions de HN, la première composante principale, qui explique environ 47% de la variation totale, a révélé que la TRL, le RDW et la SRL étaient les caractères les plus importants. Pour la deuxième composante principale, qui a contribué à plus de 27 % de la variation totale, les caractères les plus prédominants étaient respectivement le RDW/SDW, le CRN et le SDW.

Dans les conditions de LN, la première composante principale explique environ 50 % de la variation totale et révèle que la TRL, le RDW et le CRN sont les caractères les plus importants. Cependant, les caractères contributifs les plus importants dans la deuxième composante principale sont le SRN, le SDW et la CRL, qui ont contribué à plus de 23 % de la variabilité totale.

Tableau 25. Analyse en composantes principales des caractères testés sous les 2 niveaux N.

Items	Paramètres	LN		HN	
		PC1	PC2	PC1	PC2
Valeurs propres		4,49	2,00	4,13	2,55
% de variance		49,93	22,17	45,88	28,34
% cumulatif		49,93	72,09	45,88	74,22
Paramètres	Longueur de la racine primaire (PRL)	0,48	0,13	0,66	-0,05
	Nombre de racines coronaires (CRN)	0,75	0,30	0,51	-0,77
	Longueur des racines coronaires (CRL)	0,61	0,61	0,75	-0,44
	Nombre de racines séminales (SRN)	0,59	-0,72	0,40	0,62
	Longueur des racines séminales (SRL)	0,80	-0,50	0,76	0,50
	Longueur totale des racines (TRL)	0,96	0,11	0,98	0,11
	Poids sec des pousses (SDW)	0,22	0,71	0,58	-0,65
	Poids sec des racines (RDW)	0,91	0,24	0,89	0,20
	Rapport racine/pousses (RDW/SDW)	0,75	-0,42	0,27	0,81

Ainsi, la TRL, le RDW et la SRL expliquent la majeure partie de la variation phénotypique pour les deux traitements azotés ; ils peuvent être utilisés comme critères de sélection des plantules pour la morphologie des racines (Li et al., 2015). De même, Kumar et al. (2012) et Reddy et al. (2020) ont indiqué que la TRL et le RDW contribuent le plus à la variation phénotypique totale et sont suffisants pour améliorer d'autres caractéristiques racinaires. En combinaison avec l'analyse des corrélations, il paraît que le RDW et la TRL étaient suffisants pour expliquer la majeure partie de la variation racinaire et qu'ils pouvaient être utilisés comme caractères idéaux pour le criblage de la morphologie racinaire au stade plantule.

En se basant principalement sur ces deux caractéristiques, le RDW et la TRL, ainsi que sur d'autres paramètres pour les deux traitements azotés, les populations les plus performantes sont P16, P3 et P5 pour le traitement LN, et P7, P13 et P14 pour le traitement HN.

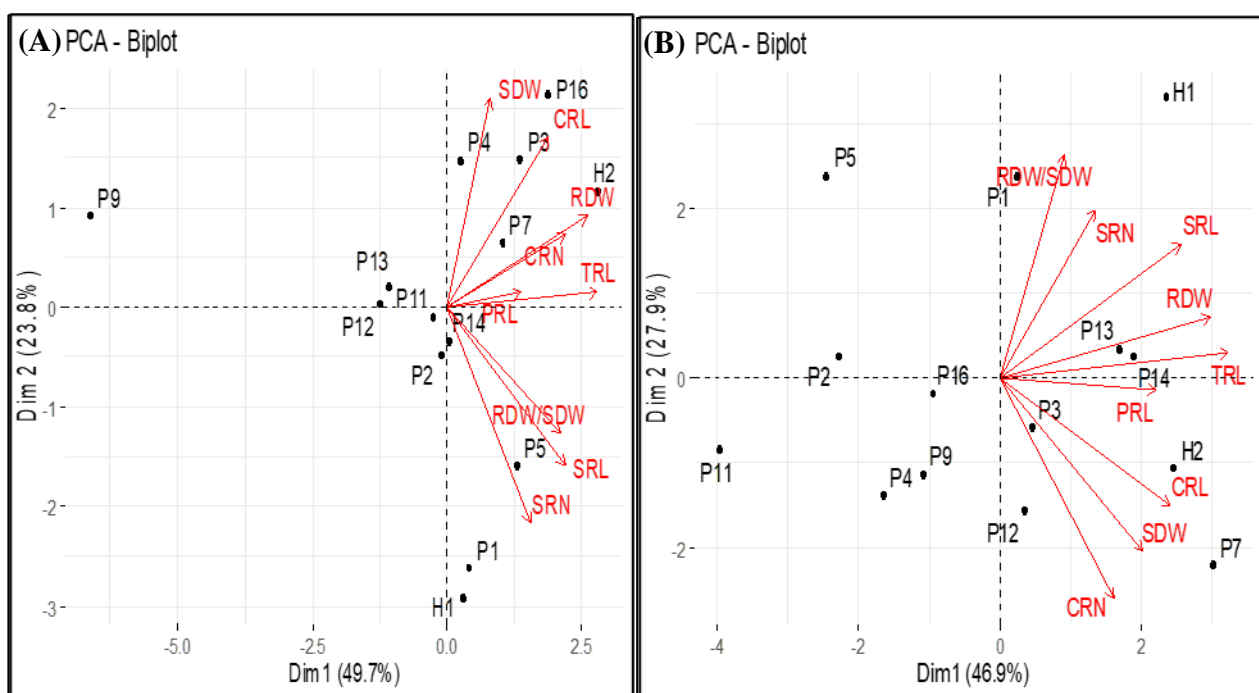


Figure 12. Analyse en composantes principales des caractères testés à un niveau d'azote faible (A) et élevé (B). PRL : longueur de la racine primaire, CRN : nombre de racines coronaires, CRL : longueur des racines coronaires, SRN : nombre de racines séminales, SRL : longueur des racines séminale, TRL : longueur totale des racine, SDW : poids sec de la pousse, RDW : poids sec de la racine, RDW/SDW : rapport racines-pousses.

4.4. Corrélations entre les caractéristiques de l'architecture racinaire et les paramètres des plantes adultes

Pour étudier la relation entre les caractéristiques racinaires au stade plantule facilement mesurables et les caractères agronomiques des plantes adultes, mesurés sur terrain ainsi que d'autres indices liés à la NUE, une matrice de corrélations de Pearson a été effectuée (Tableau 26).

Des corrélations significatives ont été observées entre certains paramètres de la RSA et les paramètres des plantes adultes (agro-morphologiques et de la NUE). En général, sur 144 estimations de corrélations, 6 et 26 coefficients étaient significatifs sous faible (LN/faible-N) et forte disponibilité en azote (HN/fort-N), respectivement.

Sous faible disponibilité en azote (LN/faible-N), les six corrélations significatives entre les caractéristiques de la RSA et les traits des plantes adultes ont été observées uniquement avec les paramètres agro-morphologiques (PRL avec Vig et HI ; CRL avec FF, FM et HI ; et RDW/SDW avec Vig), et non pas avec les indices liés à la NUE. Les corrélations non significatives entre les caractéristiques de la RSA et celles des plantes adultes sous faible disponibilité en N (LN/faible-N) pourraient s'expliquer par un niveau de N relativement élevé dans le traitement faible-N en plein champ (80 kg N ha⁻¹). Des résultats similaires ont été rapportés par Abdel-Ghani et al. (2013) dans des conditions de faible disponibilité en N.

Sous forte disponibilité en azote (HN/fort-N), plusieurs corrélations significatives ont été observées entre les caractéristiques de la RSA et les paramètres agro-morphologiques ainsi que les indices liés à la NUE (PFP, TPE, NIE et NHI).

D'après Cane et al. (2014), les faibles corrélations entre les caractéristiques de la RSA et les caractères agronomiques ne sont pas du tout surprenantes si l'on considère que les données relatives à la RSA ont été mesurées à un stade très précoce et dans des conditions de croissance incapables de reproduire correctement les conditions du sol, et donc incapables de tenir compte de la plasticité de la RSA et de son rôle adaptatif pour le rendement en grains sur le terrain. Par contre, Abdel-Ghani et al. (2013) ont évalué 74 lignées consanguines de maïs pour les caractéristiques racinaires en plein champ et en chambre de culture. Ils ont observé des corrélations significatives et positives entre les caractéristiques racinaires au stade plantule et les paramètres des plantes adultes sous différents niveaux d'azote, suggérant qu'une croissance plus vigoureuse des plantules pourrait favoriser un rendement en grains plus élevé (Sanchez et al., 2018). Cela a été confirmé par nos résultats des corrélations sous forte disponibilité en azote,

Tableau 26. Coefficients de corrélation entre les caractères des plantules (chambre de culture ; chapitre 06) et des plantes adultes pour les populations algériennes de maïs sous faible et forte disponibilité en azote (LN/faible-N et HN/fort-N).

Traits	Trt N	PRL	CRN	CRL	SRN	SRL	TRL	SDW	RDW	R/S
Vig	LN/faible-N	-0,34*	-0,01	0,20	0,27	0,23	0,20	-0,13	0,22	0,35*
	HN/fort-N	-0,14	0,09	0,36	0,29	0,29	0,37*	-0,07*	0,34*	0,32*
FF	LN/faible-N	0,21	-0,18	-0,32*	0,01	0,06	-0,09	0,07	-0,02	-0,15
	HN/fort-N	0,27	-0,21	-0,35*	0,24	0,20	0,02	-0,02	-0,03	0,02
FM	LN/faible-N	0,20	-0,21	-0,34*	-0,01	0,04	-0,12	0,10	-0,04	-0,18
	HN/fort-N	0,25	-0,20	-0,37*	0,25	0,20	0,00	-0,02	-0,06	0,01
HP	LN/faible-N	0,04	-0,22	-0,23	0,01	0,07	-0,05	0,06	0,07	-0,05
	HN/fort-N	0,20	-0,16	-0,26	0,46**	0,40**	0,20	0,02	0,12	0,09
SF	LN/faible-N	-0,03	-0,25	-0,21	-0,04	0,03	-0,09	0,12	0,02	-0,09
	HN/fort-N	0,18	-0,02	-0,12	0,37*	0,34*	0,22	0,07	0,09	0,03
GY	LN/faible-N	-0,03	-0,22	-0,19	-0,18	-0,08	-0,09	0,02	0,01	-0,08
	HN/fort-N	0,20	-0,08	-0,25	0,36*	0,31*	0,14	0,07	0,04	-0,02
DMA	LN/faible-N	0,11	-0,18	-0,27	-0,09	0,02	-0,11	0,08	0,07	-0,06
	HN/fort-N	0,21	-0,27	-0,42**	0,36*	0,29	0,05	-0,06	-0,04	0,06
TNC	LN/faible-N	0,14	-0,15	-0,18	-0,16	-0,01	-0,09	0,06	0,10	-0,09
	HN/fort-N	0,15	-0,18	-0,35*	0,26	0,23	0,03	-0,04	-0,15	-0,03
HI	LN/faible-N	-0,38*	-0,05	0,32*	-0,16	-0,19	0,14	-0,19	-0,08	0,05
	HN/fort-N	-0,12	0,49***	0,49**	-0,28	-0,18	0,08	0,25	0,11	-0,19
AE	LN/faible-N	0,00	0,04	-0,16	0,04	0,06	-0,07	0,06	0,01	-0,08
	HN/fort-N	0,14	-0,16	-0,19	0,18	0,12	0,02	-0,07	0,09	-0,02
NRpE	LN/faible-N	0,08	0,14	-0,11	-0,01	0,10	-0,04	-0,05	0,13	0,09
	HN/fort-N	0,05	-0,19	-0,28	0,21	0,16	-0,04	-0,13	-0,13	0,03
PFP	LN/faible-N	-0,03	-0,22	-0,19	-0,18	-0,08	-0,10	0,02	0,01	-0,08
	HN/fort-N	0,20	-0,08	-0,25	0,36*	0,31*	0,14	0,07	0,04	-0,02
TPE	LN/faible-N	0,11	-0,18	-0,27	-0,09	0,02	-0,11	0,08	0,07	-0,06
	HN/fort-N	0,21	-0,27	-0,47**	0,36*	0,29	0,06	-0,06	-0,04	0,06
PEN	LN/faible-N	-0,13	0,057	0,27	-0,04	-0,10	0,11	0,15	0,02	-0,16
	HN/fort-N	0,29	-0,14	-0,08	-0,10	-0,12	-0,10	0,10	0,04	-0,11
NIE	LN/faible-N	-0,28	-0,23	-0,09	-0,11	-0,15	-0,03	0,03	-0,13	-0,21
	HN/fort-N	0,22	0,15	0,097	0,24	0,24	0,25	0,25	0,31*	-0,02
NHI	LN/faible-N	-0,27	-0,11	0,16	0,14	-0,01	0,05	-0,18	0,01	0,15
	HN/fort-N	-0,02	0,46**	0,51***	-0,08	-0,04	0,20	0,31*	0,28	-0,11

PRL : longueur de la racine primaire, CRN : nombre de racines coronaires, CRL : longueur des racines coronaires, SRN : nombre de racines séminales, SRL : longueur des racines séminales, TRL : longueur totale des racines, SDW : poids sec des pousses, RDW : poids sec des racines, RDW/SDW : rapport racine-racine, GY : Rendement en grains, DMA : Accumulation de matière sèche, TNU : Absorption totale d'azote, HI : Indice de récolte, AE : Efficacité agronomique de l'azote, NRpE : Efficacité de la récupération de l'azote, PFP : Productivité partielle des facteurs, TPE : Efficacité totale de la production, PEN : Efficacité physiologique de l'azote, NIE : Efficacité interne de l'azote, NHI : Indice de récolte de l'azote. *, ** et *** indiquent une signification aux niveaux de 0,05, 0,01 et 0,001, respectivement.

où l'ensemble des paramètres, à savoir le GY, la HP, la SF et la Vig étaient positivement corrélés avec certaines caractéristiques racinaires, telles que le CRL, le SRN, le SRL, le TRL, le RDW et le rapport RDW/SDW (Tableau 26). En outre, Cai et al., (2012) a également signalé que le rendement en grains était étroitement associé aux caractéristiques de la RSA aux premiers stades de développement chez le maïs.

Dans une autre étude Yu et al. (2015), ont trouvé une forte corrélation entre le RDW/SDW et la NUE à la formation des soies et ont conclu que les cultivars de maïs avec un RDW/SDW plus élevé avaient une NUE plus élevée. Certains auteurs ont affirmé que des plantules vigoureuses à forte biomasse seraient excellentes pour avoir un meilleur établissement du peuplement et par conséquent de meilleures performances en conditions de terrain (Bohn et al., 2006 ; Paschold et al., 2010).

4. Conclusion

Une variation phénotypique considérable pour tous les caractères étudiés aux niveaux LN et HN a été obtenue. Les résultats suggèrent une allocation préférentielle des ressources azotées vers le développement des racines sous LN, indiquant que les géotypes dans des conditions LN donnent la priorité à la croissance et au développement de leur système racinaire. Par conséquent, cela pourrait constituer une stratégie d'adaptation visant à augmenter l'efficacité de l'absorption de N dans des conditions de carence en N.

Parmi les caractères racinaires étudiés, RDW et TRL pourraient être plus faciles et plus efficaces pour estimer la taille totale des racines et d'autres caractères liés à la RSA. De plus, certaines populations étudiées, telles que P16, P3 et P5, ont montré des performances plus élevées dans des conditions LN ; tandis que, les populations P7, P13 et P14 ont montré des performances plus élevées dans des conditions HN, offrant ainsi la possibilité d'améliorer l'efficacité d'utilisation de l'azote et/ou la tolérance au stress azoté.

En l'absence de contraintes, la sélection directe pour les caractéristiques de la RSA dans des conditions de terrain serait la meilleure approche pour cribler les géotypes le plus performant pour une meilleure absorption d'azote, Toutefois, cette technique alternative, au stade plantule, confirme sa fiabilité grâce aux résultats des corrélations observées dans notre étude ainsi que dans d'autres travaux antérieurs. En outre, cette technique a prouvé son efficacité en tant qu'outil puissant pour caractériser avec précision les caractéristiques de la RSA et évaluer la diversité génétique.

Chapitre VI :

*Analyse transcriptomique de deux
populations algériennes de maïs présentant une
tolérance contrastée au stress azoté*

Chapitre VI : Analyse transcriptomique de deux populations algériennes de maïs présentant une tolérance contrastée au stress azoté

1. Introduction

Contrairement à l'approche de la révolution verte qui se concentrait sur le développement de génotypes répondant à des doses élevées d'azote, la recherche actuelle se dirige désormais vers des génotypes performants dans des environnements à faible teneur en azote, sans compromettre la productivité des cultures (Subudhi et al., 2020). Cette approche de sélection de génotypes tolérants au stress azoté a un grand potentiel comme moyen de renforcer la résilience des cultures face aux variations environnementales dont celles liées aux stress azoté, et de réduire la dépendance aux intrants chimiques, tout en préservant les ressources naturelles (Faraj, 2011 ; Badu-Apraku et al., 2018).

En tant qu'élément essentiel, l'azote joue un rôle central dans la photosynthèse en contribuant à la synthèse de la chlorophylle (Tantray *et al.*, 2020) et des enzymes clés impliquées dans le cycle de Calvin (Sugiharto et al., 1990). La photosynthèse est le processus par lequel les plantes transforment l'énergie solaire en énergie chimique. Elles utilisent cette énergie pour synthétiser des substances organiques à partir de matériaux inorganiques tels que le CO₂ et H₂O (Tkemaladze & Makhashvili, 2016). La fluorescence chlorophyllienne, étroitement liée aux processus de la photosynthèse (Wu et al., 2019), est un outil puissant pour étudier la relation entre les conditions de stress et l'efficacité photochimique des plantes (Maxwell & Johnson, 2000). Cette technique rapide, peu coûteuse et non destructive permet de surveiller l'activité photosynthétique *in vivo*, offrant une approche fiable pour le phénotypage des phénomènes physiologiques affectant l'appareil photosynthétique et son métabolisme associé (Cen et al., 2017).

La fluorescence chlorophyllienne a un potentiel utile pour détecter les stress avant l'apparition des symptômes visuels, ce qui est idéal pour le criblage des génotypes en vue de l'identification précoce de ceux qui présentent une tolérance élevée aux stress biotiques et abiotiques (Gorbe & Calatayud, 2012 ; Wang et al., 2015). Dans ce contexte, certain nombre d'études ont montré que la fluorescence chlorophyllienne est un bon indicateur des carences en nutriments (Gorbe & Calatayud, 2012). Et est donc largement utilisée pour étudier la réponse des plantes au stress environnemental (Yao et al., 2018 ; Killi et al., 2020), y compris les effets d'une faible teneur en N (Simkó et al., 2020).

Bien que la relation entre la carence en azote et la photosynthèse ait été largement étudiée chez le maïs, on en sait moins sur le mécanisme moléculaire qui sous-entend la réponse du système photosynthétique du maïs à la carence en azote (Mu et al., 2017). Ces informations sont importantes non seulement pour améliorer les performances de la photosynthèse en cas d'apport insuffisant d'azote par l'amélioration génétique, mais aussi pour le développement d'outils moléculaires potentiels pour le diagnostic de l'état de nutrition azotée (Mu et al., 2017).

RNA-seq, l'une des techniques de séquençage à haut débit de nouvelle génération (Quan et al., 2016), a été largement utilisé récemment par rapport aux méthodes de séquençage traditionnelles (Chen et al., 2011), en raison de son haut débit, de son faible coût et de sa grande sensibilité (Kakumanu et al., 2012). Ainsi, cette technique offre des opportunités fascinantes dans le domaine des sciences de la vie et a considérablement amélioré l'efficacité et la rapidité de la découverte des gènes (Hao et al., 2011). Ces dernières années, grâce à cette technique, les profils transcriptomiques de nombreuses plantes ont été étudiés dans diverses conditions, y compris les stress biotiques et abiotiques (Soniya et al., 2023), tels que le stress azoté (Tan et al., 2020), stress salin (Ju et al., 2023) et le stress hydrique (Zhao et al., 2020).

L'étude des profils d'expression génique constitue une approche prometteuse pour approfondir la compréhension des réponses des plantes aux stress environnementaux, ce qui pourrait grandement faciliter la sélection de génotypes mieux adaptés (Zenda et al., 2019), notamment dans des conditions de stress azoté (Wang et al., 2019). C'est ainsi qu'au cours des deux dernières décennies, des efforts ont été déployés pour comprendre la base moléculaire et physiologique des plantes cultivées sous stress azoté, ce qui a permis d'identifier un grand nombre de gènes différentiellement exprimés (DEGs) sous un apport limité en azote dans de nombreuses cultures (Curci et al., 2017 ; Quan et al., 2019 ; Subudhi et al., 2020).

La majorité des recherches se sont principalement focalisées sur la compréhension de la régulation de l'expression des gènes sensibles à l'azote dans un seul génotype soumis à un stress azoté (Singh et al., 2022). Cependant, sans comparer les différences transcriptomique entre deux génotypes présentant une tolérance contrastée au stress azoté, il était impossible de séparer les gènes de tolérance au stress aux gènes sensibles au stress (Sinha et al., 2018 ; Singh et al., 2022). Par conséquent, l'analyse comparative du transcriptome entre les génotypes tolérants au stress N et les génotypes sensibles est devenue plus reconnue comme un outil de compréhension de l'efficacité d'utilisation de l'azote et/ou de la tolérance au stress azoté (Yang et al., 2020 ; Yan et al., 2021) et d'identification des gènes candidats (Sinha et al., 2018).

Dans la présente étude, nous avons examiné les effets du stress à faible teneur en azote au stade plantule (V5) sur les caractéristiques de la fluorescence chlorophyllienne ainsi que sur certains paramètres morpho-physiologiques chez deux populations algériennes de maïs présentant une tolérance contrastée au stress à faible teneur en azote. Par la suite, à l'aide du RNA-seq, nous avons effectué une analyse comparative complète du transcriptome de ces deux populations contrastées afin d'élucider les mécanismes moléculaires dynamiques sous-jacents à la tolérance au stress dû à la faible teneur en azote. Les résultats de cette étude nous ont permis, non seulement de mieux comprendre les mécanismes moléculaires sous-jacents à l'adaptation au stress azoté, mais pourraient également constituer une ressource précieuse pour les chercheurs visant à améliorer l'efficacité d'utilisation de l'azote et la tolérance au stress azoté chez le maïs.

2. Matériel et méthodes

2.1. Matériel végétal et conditions de croissance

Deux populations avec une tolérance contrastée aux faibles teneurs en azote (P11, sensible ; P13, tolérante) ont été utilisées pour cette étude. Ces deux populations ont été sélectionnées parmi les 12 populations algériennes de maïs étudiées précédemment en plein champs sur la base des indices de la NUE (notamment la PFP) et du rendement en grains (Tableaux 12 et 13 du chapitre III).

Les graines saines de ces deux populations ont été imbibées pendant 24h dans de l'eau distillée puis semées dans des pots en plastique de 2 L remplis d'un mélange de tourbe et de terre végétale (1:2). L'expérience a été menée sous serre au département d'AGRARIA, Université Méditerranéenne de Reggio Calabria, Italie, en octobre 2023. Le dispositif expérimental a été réalisé en blocs aléatoires complets avec trois répétitions.

Pendant la première semaine, tous les pots ont été irrigués par l'eau distillée. Après la levée, les pots ont été éclaircis à 3 plantules par pot pour les deux populations. À partir de la deuxième semaine, et pendant 14 jours, les plantules ont été irriguées avec une solution nutritive de Hoagland adaptée au traitement à faible teneur en azote (0.5 mM de NO_3^-) (Dechorgnat et al., 2019 ; Raddatz et al., 2020). La solution nutritive était composée de 0.5 mM de $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$, 0,2 mM de KH_2PO_4 , 0,2 mM de $\text{K}_2\text{H}_2\text{SO}_4$, 0,1mM de MgSO_4 , 46,3 μM de H_3BO_3 , 9,2 μM de $\text{MnCl}_2\cdot 4\text{H}_2\text{O}$, 1,4 μM de ZnSO_4 , 0,5 μM de CuSO_4 , 0,1 μM de NaMoO_4 et 22,4 μM de Fe-EDTA.

2.2. Détermination des paramètres morpho-physiologiques

Après 14 jours de traitement, les pousses ont été prélevées et leur poids frais (SFW) a été déterminé, puis elles ont été placées à 60 °C pour mesurer leur poids sec (SDW).

La teneur totale en azote (N), des pousses de chaque population, a été déterminée par la méthode de combustion à l'aide d'un analyseur LECO-CNS-1000 (LECO Instruments Ltd., Mississauga, ON) comme indiqué par Aci et al. (2021) ; tandis que, la NUE a été calculée comme le rapport SDW/N selon Chardon et al. (2010). De plus, la teneur en chlorophylle a également été mesurée par le SPAD (Minolta).

La fluorescence chlorophyllienne a été mesurée à l'aide d'un fluoromètre d'imagerie modèle Maxi Imaging PAM version (Heinz Walz GmbH, Effeltrich, Germany) en utilisant le tiers supérieur des feuilles complètement développées (Zhou et al., 2019). Les feuilles ont été adaptées à l'obscurité pendant 20 minutes. La liste des paramètres de la fluorescence chlorophyllienne utilisés dans cette étude sont présentées dans le tableau 27.

2.3. Analyses statistiques des données phénotypiques

La normalité des données a été vérifiée à l'aide du test de Kolmogorov-Smirnov, et l'homogénéité des variances a été testée à l'aide du test de Levene. Une analyse de la variance (ANOVA) à un facteur a été réalisée à l'aide du logiciel R (Team, 2013), et les moyennes ont été comparées par le test de Student (test t) avec un seuil de signification de $p < 0,05$.

2.4. Extraction de l'ARN et préparation de bibliothèques pour le séquençage

Pour l'analyse de l'ARN-seq, les échantillons (les pousses) ont été prélevés 14 jours après le traitement à faible teneur en azote correspondant au stade V5, puis conservés à -80 °C pour garantir l'intégrité de l'ARN. Pour obtenir un profil d'expression de l'ARN représentatif au niveau de chaque population, avant la construction de la bibliothèque, les échantillons de 6 plantules (2 pots) pour chaque population ont été regroupées en une seule répétition biologique. Au total, 6 extractions de l'ARN (bibliothèques) [2 populations (6 plantules / population / répétition) × 3 répétitions biologiques] ont été prélevés pour effectuer une analyse d'ARN-Seq ultérieure. L'ARN a été extrait à l'aide du RNeasy mini kit (Qiagen, Hilden, North Rhine-Westphalia, Germany) conformément aux instructions du fabricant, suivie d'un traitement de purification (pour éliminer l'ADN) de l'ARN avec TURBO DNA-free™ Kit (Thermo-Fisher).

Tableau 27. Paramètres de la fluorescence chlorophyllienne mesurés.

Paramètres	Formule	Description	Référence
ETR		Le taux de transport d'électrons (Electron Transport Rate)	(de Sousa et al., 2017)
Fv/Fm	F_v/F_m	L'efficacité photochimique maximale (maximal photochemical efficiency)	(Baker, 2008)
F PSII	$(F'_m - F_s)/F'_m$	Le rendement quantique de la conversion d'énergie dans le PSII (the effective quantum yield of energy conversion in PSII)	(Roháček, 2002)
qP	$(F'_m - F_s)/(F'_m - F'_o)$	Le coefficient du quenching photochimique (photochemical quenching coefficient)	(Murchie & Lawson, 2013)
NPQ	$(F_m - F'_m)/F'_m$	Le quenching non photochimique (non-photochemical quenching)	(Murchie & Lawson, 2013)
qN	$(F_m - F'_m)/(F_m - F'_o)$	Le coefficient du quenching non photochimique (non-photochemical quenching coefficient).	(Gorbe & Calatayud, 2012)
qL	$qP \times F_o/F_s$	Le coefficient du quenching photochimique dans le modèle 'lake' (photochemical quenching in the lake model)	(Gorbe & Calatayud, 2012)
F NO	$1/(NPQ + 1 + qL(F_m/F_o - 1))$	Le rendement quantique de la dissipation d'énergie non régulée dans le PSII (quantum yield of nonregulated energy dissipation in PSII)	(Kramer et al., 2004)
F NPQ	$1 - F_{PSII} - F_{NO}$	Le rendement quantique de la dissipation d'énergie régulée dans le PSII (Quantum yield of regulated energy dissipation in PSII)	(Gorbe & Calatayud, 2012)

F_m : Rendement maximal de fluorescence d'un échantillon adapté à l'obscurité avec tous les centres PS II fermés ; F'_m : Rendement maximal de fluorescence d'un échantillon illuminé avec tous les centres PS II fermés ; F_o : Rendement minimal de fluorescence d'un échantillon adapté à l'obscurité avec tous les centres PS II ouverts ; F'_o : Rendement minimal de fluorescence d'un échantillon illuminé avec tous les centres PS II ouverts ; F_s : Intensité de fluorescence de la chlorophylle mesurée à l'état stationnaire après avoir soumis l'échantillon à une illumination actinique non saturante. Les termes F_m , F'_m , F_o , F'_o et F_s ont été déterminés comme a montré Maxwell et Johnson (2000) et Roháček (2002).

La quantité et la qualité de l'ARN isolé ont été vérifiées à l'aide d'un spectrophotomètre NanoDrop 1000 (Thermo Scientific, Wilmington, Delaware, États-Unis) et d'une électrophorèse sur gel d'agarose dénaturant, respectivement.

2.5. Séquençage de l'ARN et traitement des données

0,5 µg de l'ARN total ont été utilisés pour la préparation des bibliothèques de séquençage en utilisant Illumina Stranded mRNA Prep (Illumina Inc.). Les bibliothèques ont été séquencées sur la plateforme Illumina NovaSeq X plus, et des lectures de 150 pb en paires ont été générées. La qualité des lectures brutes a été vérifiée à l'aide de FastQC (Andrews, 2010) et les données ont été nettoyées à l'aide de Trim Galore (v3.0) (Krueger, 2021), puis cartographiées avec le logiciel STAR (Dobin et al., 2013) sur le génome de référence du maïs B73 Zm-B73-REFERENCE-NAM-5.0 version. Les lectures cartographiées ont été assignées à des gènes et quantifiées avec 'featureCounts' (Liao et al., 2014). L'analyse des données a été réalisée avec R v.4.1.2 (R Core Team, 2022) sur des données normalisées à l'aide de DESeq2 (Love et al., 2014). De plus, une analyse en composantes principales (ACP) a été réalisée à l'aide de ce même package pour visualiser les variations entre les 6 bibliothèques.

2.6. Analyse d'enrichissement de l'ontologie génétique

Afin d'évaluer l'ontologie des gènes (GO, Gene Ontology), les DEGs candidats ont été soumis à agriGO (boîte à outils d'analyse GO et base de données pour la communauté agricole ; <http://bioinfo.cau.edu.cn/agriGO/index.php>) et les termes GO enrichis ont été sélectionnés à l'aide de l'analyse d'enrichissement singulier (SEA, Singular Enrichment Analysis) avec le génome de référence du maïs B73 comme arrière-plan. En outre, les trois catégories (processus biologique, composant cellulaire et fonction moléculaire) ont été filtrées par le test exact de Fisher ainsi que par la méthode d'ajustement multitest de Bonferroni (Du et al., 2010).

2.7. Analyse pondérée du réseau de co-expression de gènes

L'analyse pondérée du réseau de co-expression de gènes (WGCNA, Weighted gene co-expression network analysis) a été réalisée à l'aide des données d'expression transformées par stabilisation de la variance (VST, variance stabilizing transformed) des DEGs obtenus. La corrélation entre les gènes a été estimée à l'aide du coefficient de corrélation de Pearson, utilisé pour calculer la matrice de distance. Cette analyse a été effectuée à l'aide du package WGCNA v1.70-3 (Langfelder & Horvath, 2008). La matrice des distances a ensuite été utilisée pour le

classement hiérarchique dynamique et pour construire des arêtes (connexions) entre les nœuds (gènes) du réseau. De plus, la recherche sur la topologie du réseau a été exécutée de 1 à 20 puissances de seuillage progressives (soft thresholding) à l'aide de critères de topologie sans échelle et a utilisé une puissance de 16 pour identifier les modules co-exprimés. La taille minimale du module a été fixée à 30 gènes et la hauteur de coupe de fusion a été fixée à 0,15 (pour fusionner les modules avec au moins 85% de similarité). Les corrélations entre les gènes ont été incorporées dans une matrice d'adjacence, qui a ensuite été transformée en matrice topologique (Yip & Horvath, 2007). Après un regroupement hiérarchique, les gènes fortement corrélés ont été assignés au même module (Ravasz et al., 2002). Enfin, les gènes propres fortement associés à la NUE ont été considérés comme des gènes pivots pour construire des réseaux de régulation en utilisant le logiciel Cytoscape v3.10.1 (Shannon et al., 2003).

2.8. Validation de l'analyse de RNA-Seq par PCR quantitative en temps réel

L'ARN total a été isolé à partir des feuilles des populations P11 et P13 cultivées dans un milieu à un faible niveau d'azote. L'ARN a été extrait à l'aide du kit RNeasy Plant Mini (Qiagen, Milan, Italie) selon le protocole du fabricant et sa qualité et sa quantification ont été analysées à l'aide d'un NanoDrop 2000 (Thermo Scientific). Un premier brin d'ADNc a été synthétisé à partir de 2 µg de l'ARN total à l'aide du kit Maxima™ Reverse Transcriptase et une analyse d'expression quantitative a été réalisée à l'aide du PowerUp™ SYBR™ Green Master Mix (Thermo Fisher) sur un système de PCR en temps réel QuantStudio® 5 (Applied Biosystems, Europe). Les profils d'expression de huit DEGs sélectionnés au hasard ont été analysés par comparaison avec le gène de référence codant pour l'actine. Enfin, les corrélations entre les données d'RNA-seq et de qRT-PCR ont été déterminées à l'aide d'un modèle linéaire. Les amorces spécifiques aux gènes utilisées sont présentées dans le tableau 28.

Tableau 28. Les amorces spécifiques aux gènes utilisées pour le qRT-PCR.

Gene name	Forward primer (5'-3')	Reverse primer (5'-3')	Tm °C
<i>Zm00001eb351810</i>	ATCCAACACTGAACCCCACC	CGATGAAGCAGAGGCAGTCT	59
<i>Zm00001eb404560</i>	CCCTTGAGGTTGAGCACGAT	GTCACCAGACACTGCTCACA	59
<i>Zm00001eb161780</i>	CCAGCATCTCACCTGCATGA	AACGGAAGCGCGTTACAAC	60
<i>Zm00001eb127520</i>	TGGAGGCTGCGAGAAAGAAG	GCTCTCACGTACGGTCTCAC	60
<i>Zm00001eb352710</i>	AGTGCATAGCGGTTTTGTCTG	TCAATGGCAGCAAGGCTCTC	60
<i>Zm00001eb112180</i>	TGCATACTATCTTTCGCTGT	CTGCTGGCGTGCATAAATC	59
<i>Zm00001eb162310</i>	CGAGATGGCCTCCTCAATGG	CTTACGGCTTGTGTTGGGTC	60
<i>Zm00001eb348450 (actin)</i>	CTGGGGAAGACAGCTCTTGG	CCGACCAGGCTGCATAACTG	61

3. Résultats

3.1. Effet du stress azoté sur les paramètres morfo-physiologiques des deux populations contrastées

Dans des conditions de faible teneur en N, les poids frais (SFW) et sec (SDW) de la partie aérienne des plantules de la population P13 étaient respectivement 1,47 et 1,29 fois plus élevés que ceux de la population P11 (Figure 13). De même, la NUE de P13 était 1,23 fois plus élevée que celle de P11. En revanche, aucune différence significative n'a été observée pour la teneur en chlorophylle (SPAD) entre les deux populations contrastées. Ces résultats ont également montré que la population P13 est plus tolérante au stress azoté que P11, ce qui renforce la fiabilité des populations sélectionnées pour leur tolérance à la faible teneur en N.

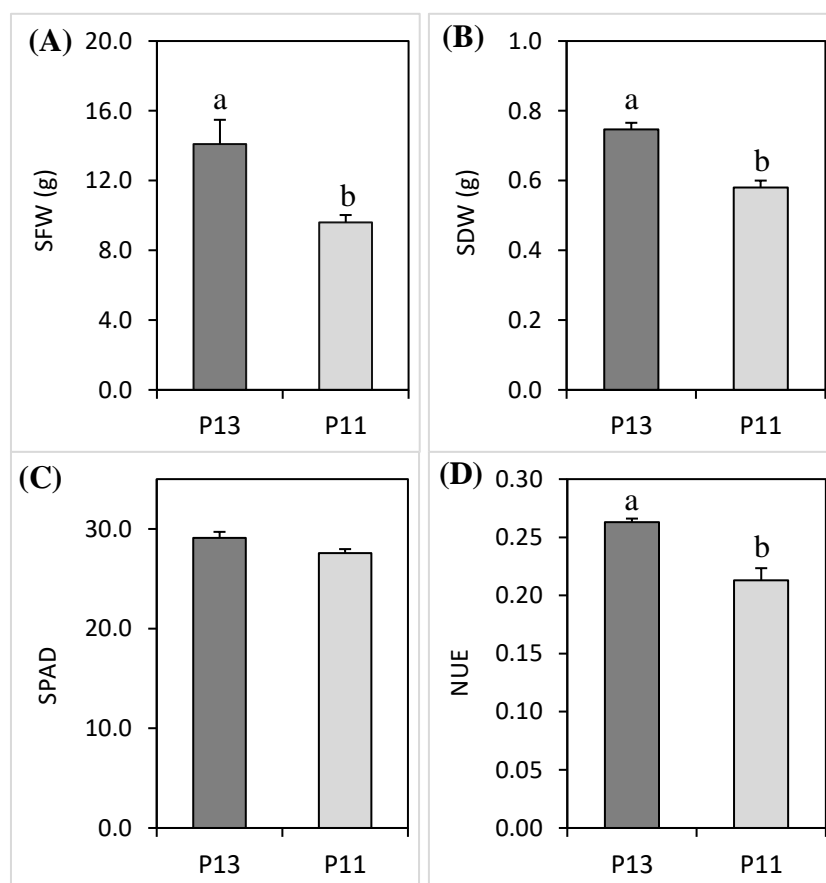


Figure 13. Effet de stress à faible teneur en azote sur les paramètres morfo-physiologiques. (A) Poids frais des pousses (SFW) ; (B) Poids sec des pousses (SDW) ; (C) Teneur en chlorophylle (SPAD) ; (D) Efficacité d'utilisation de l'azote (NUE). Toutes les données représentent les moyennes \pm erreurs standards de 3 répétitions. Les valeurs avec des lettres différentes indiquent une différence significative au niveau $p < 0,05$ entre les deux populations sur la base d'une ANOVA à un facteur (test t).

Afin de mieux comprendre les effets du stress à faible teneur en azote sur les caractéristiques photosynthétiques des deux populations contrastées, nous avons évalué et comparé les paramètres de la fluorescence chlorophyllienne dans des conditions de faible teneur en N au niveau des deux populations (Figure 14).

La population tolérante P13 a montré une activité supérieure à celle de la population sensible P11 pour l'ETR, le Fv/Fm et le FNO, avec des augmentations respectives de 34,25 %, 2,71 % et 14,08 %. En revanche, le qL chez P13 a diminué de 22,12 % par rapport à P11. Par ailleurs, aucune différence significative n'a été relevée entre les deux populations concernant les autres paramètres de la fluorescence chlorophyllienne, à savoir le FPSII, le qP, le NPQ, le qN et le FNPQ.

3.2. Résultats du séquençage transcriptomique

La réponse transcriptomique à l'échelle du génome entre les 2 populations cultivées sous faible teneur en azote a été étudiée par le séquençage de l'ARN à haut débit (RNA-seq).

Après avoir éliminé les lectures de faible qualité, l'analyse RNA-seq a permis d'obtenir entre 24,04 et 30,14 millions de lectures propres (Tableau 29). Parmi ces lectures, 90,94 à 93,11 % des lectures pouvaient être bien alignées sur le génome de référence B73, dont 6,37 à 7,30 % étaient cartographiées (alignées) de manière multiple et 83,64 à 86,71 % étaient cartographiées de manière unique. Ces résultats indiquent que les données de séquençage pourraient être utilisées pour une analyse plus approfondie.

Tableau 29. Résultats du séquençage de l'ARN et de l'alignement pour les 6 échantillons (bibliothèques)

	Nombre de lectures propres	Nombre total de lectures alignées	Nombre de lectures alignées de manière unique	Nombre de lectures alignées de manière multiple
P11_1	27 255 071	24 784 250 (90,94%)	22 795 205 (83,64%)	1 989 045 (7,30%)
P11_2	30 140 847	27 497 002 (91,23%)	25 406 192 (84,29%)	2 090 810 (6,94%)
P11_3	24 044 887	22 380 902 (93,08%)	20 849 069 (86,71%)	1 531 833 (6,37%)
P13_1	28 900 132	26 911 843 (93,11%)	24 819 944 (85,88%)	2 091 899 (7,24%)
P13_2	26 357 985	24 445 566 (92,74%)	22 579 009 (85,66%)	1 866 557 (7,08%)
P13_3	26 027 118	24 194 183 (92,96%)	22 413 464 (86,12%)	1 780 719 (6,84%)

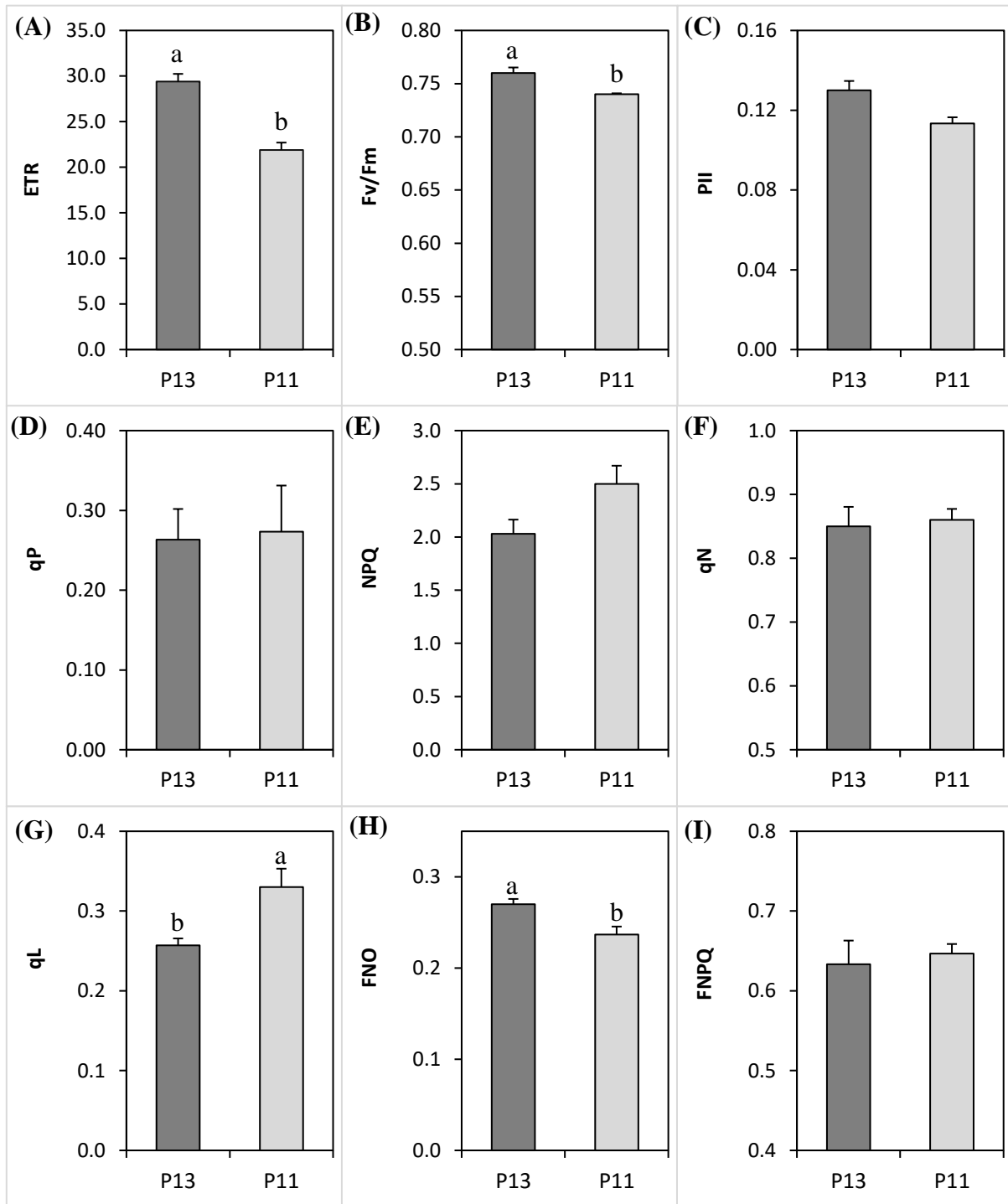


Figure 14. Effet du stress à faible teneur en azote sur les paramètres de la fluorescence chlorophyllienne. (A) Le taux de transport d'électrons (ETR) ; (B) L'efficacité photochimique maximale (Fv/Fm) ; (C) Le rendement quantique de la conversion d'énergie dans le PSII (FPSII) ; (D) Le coefficient du quenching photochimique (qP) ; (E) Le quenching non photochimique (NPQ) ; (F) Le coefficient du quenching non photochimique (qN). (G) Le coefficient du quenching photochimique dans le modèle 'lake' (qL) ; (H) Rendement quantique de la dissipation d'énergie non régulée dans le PSII (FNO) ; (I) Rendement quantique de la dissipation d'énergie régulée dans le PSII (FNPO). Toutes les données représentent les moyennes \pm erreurs standards de trois répétitions. Les valeurs avec des lettres différentes indiquent une différence significative au niveau $p < 0,05$ entre les populations sur la base d'une ANOVA à un facteur (test t).

3.3. Identification et analyse des gènes différentiellement exprimés

Au total, 24502 gènes ont été identifiés entre les 2 populations (P13 vs P11) sous stress à faible teneur en N. Cependant, seulement 963 DEGs ont été exprimés de manière différentielle et significative, ce qui représente 3,9 % de tous ces gènes, dont 396 gènes sont surexprimés et 567 sont sous-exprimés (Figure 15).

De plus, la carte volcanique a permis de visualiser les variations dans l'expression des gènes ainsi que le niveau de signification des résultats (Figure 16) où la distribution des gènes sous-exprimés (567) était supérieur à celle des gènes surexprimés (396).

Par ailleurs, la carte thermique présentée au niveau de la figure 17 a facilité la compréhension des changements des profils d'expression des gènes DEGs (surexprimés et sous-exprimés) entre les 3 répétitions pour tester la répétabilité et la fiabilité des résultats. Il apparaît que la plupart des gènes présentant des niveaux d'expression plus élevés dans P13 avaient des niveaux d'expression plus faibles dans P11 et *vice versa*.

Ensuite, pour analyser les similitudes et les différences entre les 6 bibliothèques, une analyse en composantes principales a été effectuée (Figure 18). Cette analyse a montré que les trois répétitions biologiques pour chaque population ont été bien regroupées d'une part, tandis qu'une séparation claire entre les deux populations était observée, ce qui suggère que la répétabilité entre les répétitions biologiques était bonne et qu'il existait de véritables différences entre les deux populations. Dans l'ensemble, ces résultats de l'ACP et de la carte thermique ont montré que cette expérience est reproductible et fiable.

Enfin, Pour confirmer la fiabilité des données de séquençage de l'ARN, un modèle linéaire a été utilisé pour modéliser la corrélation entre les données de RNAseq et de la qRT-PCR (log2 fold change de sept gènes sélectionnés au hasard). La qualité de l'ajustement a été déterminée par les coefficients de détermination (R^2), qui étaient égaux à 0,98, ce qui indique une bonne corrélation entre les données de RNA-seq et celles de la qRT-PCR (Figure 19). Ces résultats ont également confirmé la fiabilité des données RNA-Seq.

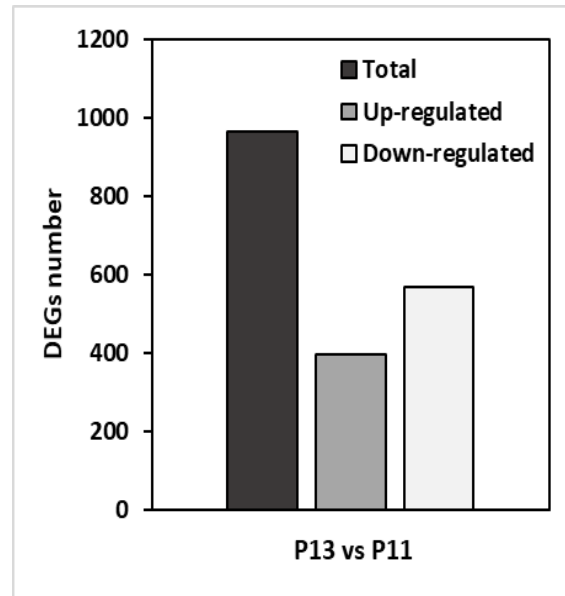


Figure 15. Nombre de gènes différentiellement exprimés : total, sur-exprimés et sous-exprimés dans la comparaison P13 vs P11.

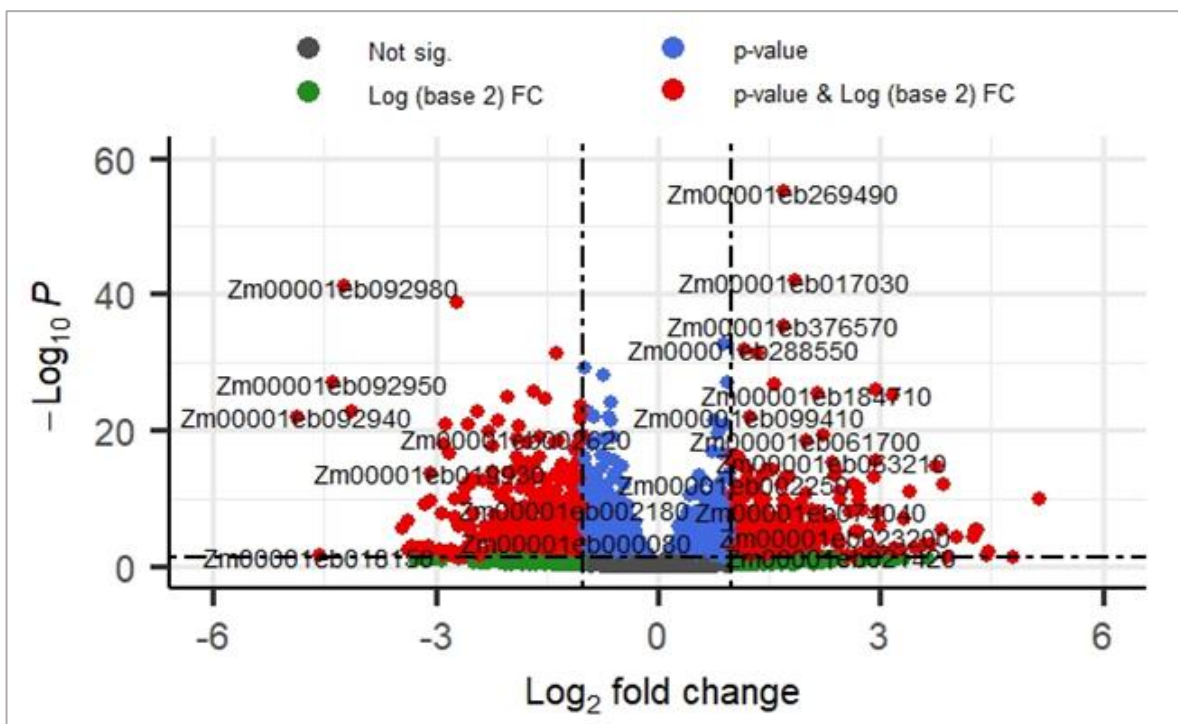


Figure 16. Représentation graphique (volcanique) de l'analyse de l'expression différentielle des gènes dans la comparaison P13 vs P11. Les points rouges indiquent les DEGs sur-exprimés (à droite) et sous- exprimés (à gauche) ; les points verts représentent les gènes exprimés de manière différentielle (dépassant le seuil de \log_2 fold change $\geq |1|$) et non significative (p value > 0.05) ; les points bleus indiquent les gènes exprimés de manière significative et non différentielle (avec un \log_2 fold change $\leq |1|$) inférieur au seuil) ; et les points gris indiquent les gènes exprimés de manière non significative et non différentielle (avec un \log_2 fold change inférieur au seuil $\leq |1|$).

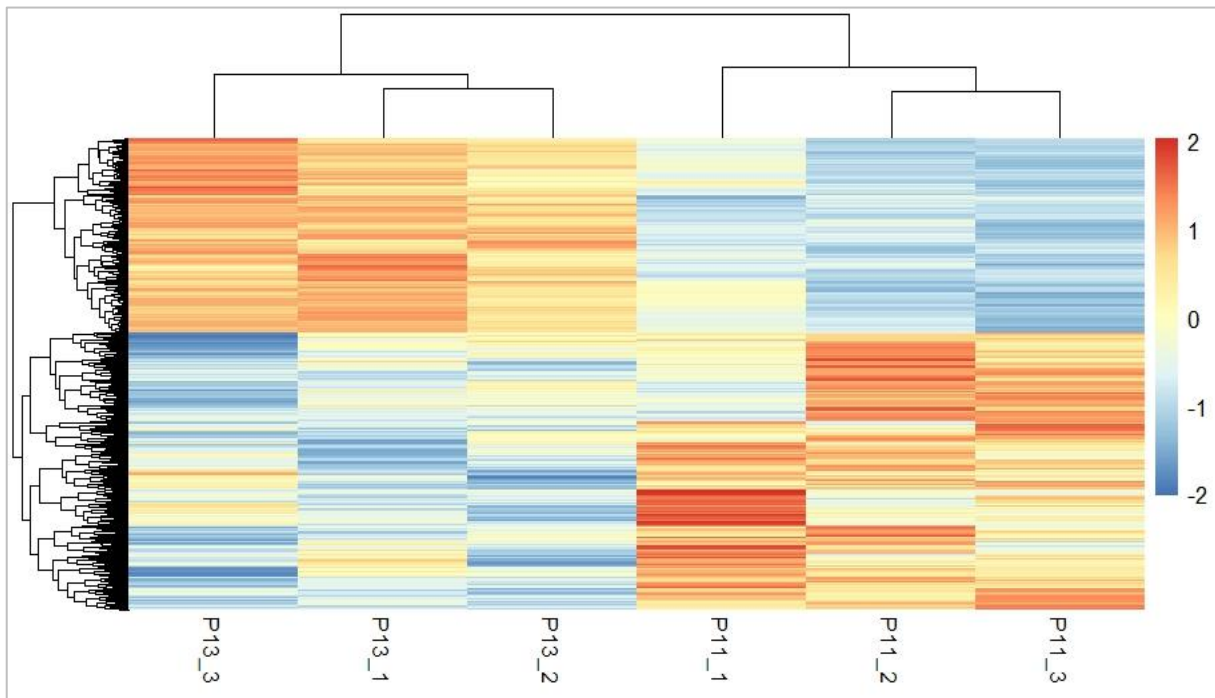


Figure 17. La carte thermique des DEGs parmi les 3 répétitions pour les deux populations P11 et P13. L'axe des x représente différents échantillons et l'axe des y représente les gènes différentiellement exprimés.

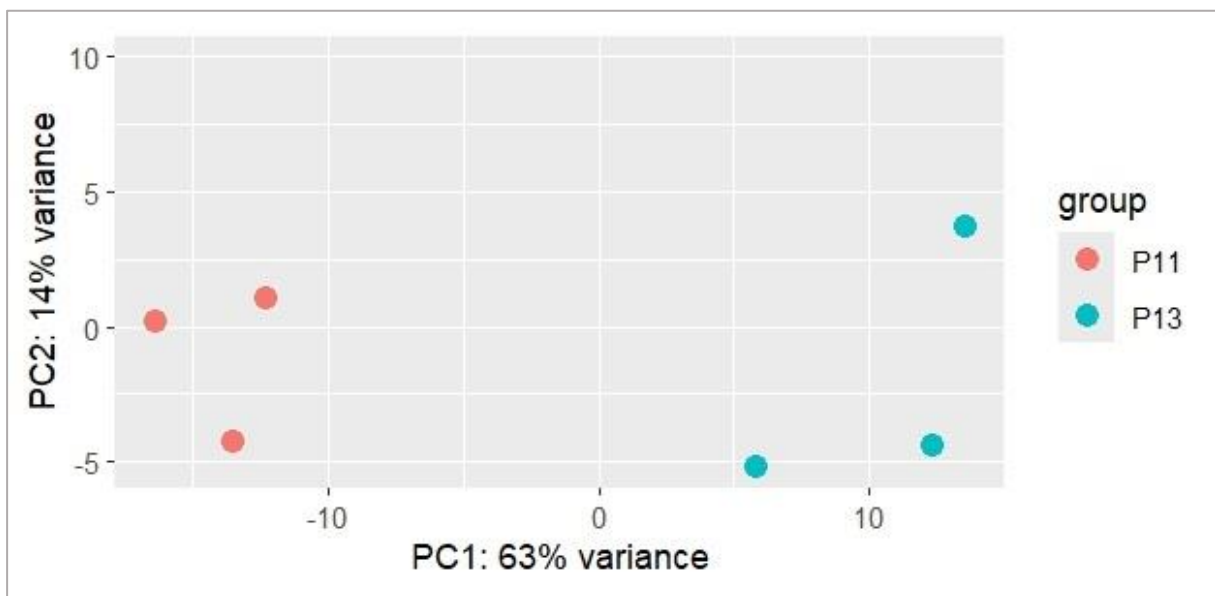


Figure 18. Analyse en composantes principales des 6 bibliothèques de la RNA-seq (2 populations x 3 répétitions) de P11 et P13 sous stress de faible teneur en azote.

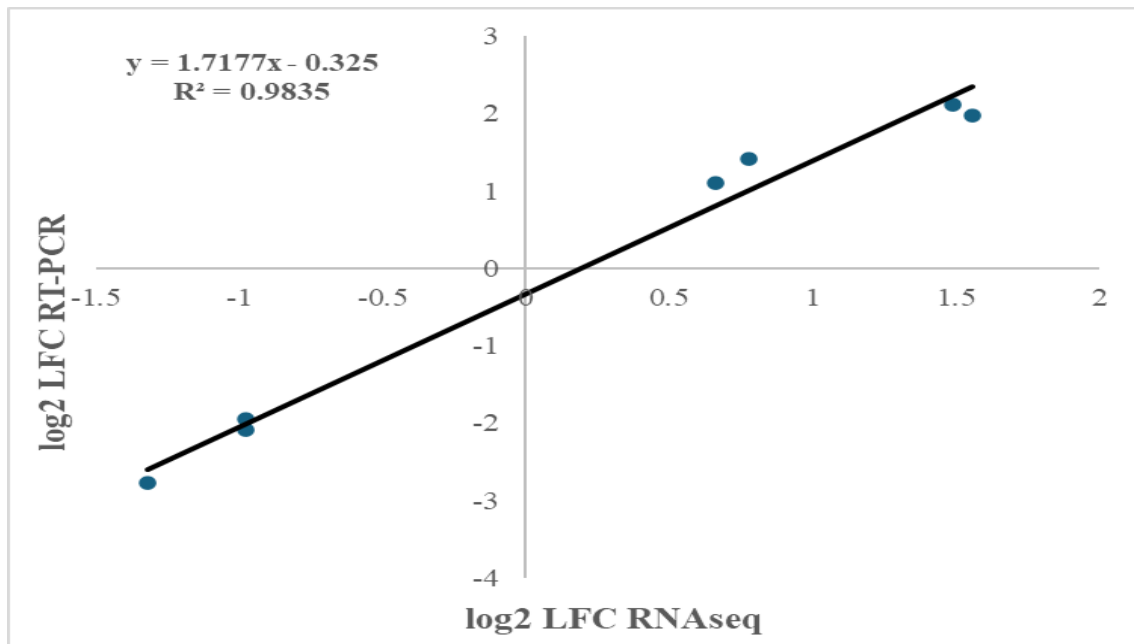


Figure 19. Validation des données d'expression RNA-seq par analyse qRT-PCR.

3.4. Analyse d'enrichissement des ontologies géniques pour les gènes différentiellement exprimés

Pour comprendre les fonctions de tous ces gènes différentiellement exprimés (DEGs), liés à la tolérance au stress à faible teneur en azote, une analyse d'enrichissement d'ontologies géniques (GO) a été réalisée afin de classer les DEGs selon trois principales catégories : (i) processus biologique, (ii) composante cellulaire et (iii) fonction moléculaire (Figure 20).

Au total, 45 termes GO ont été enrichis de manière significatives ($FDR < 0,05$ ou bien $p_{adj} \leq 0,05$), dont 10, 21 et 14 termes appartenant respectivement au processus biologique (BP), au fonction moléculaire (MF) et à la composante cellulaire (CC). Dans les processus biologiques, le «cellular component organization or biogenesis (GO:0071840)», «cellular component organization (GO:0016043)» et «organelle organization (GO:0006996)» et «cellular nitrogen compound metabolic process (GO:0034641)» étaient les termes les plus enrichis (Figure 20A). De plus, «catalytic activity (GO:0003824)», «iron ion binding (GO:0005506)» et «monooxygenase activity (GO:0004497)» étaient les termes les plus enrichis pour la catégorie de la fonction moléculaire (Figure 20B). Parmi les composantes cellulaires (Figure 20C), les trois termes les plus enrichis étaient «intracellular organelle (GO:0043229)», «organelle (GO:0043226)» et «intracellular anatomical structure (GO:0005622)».

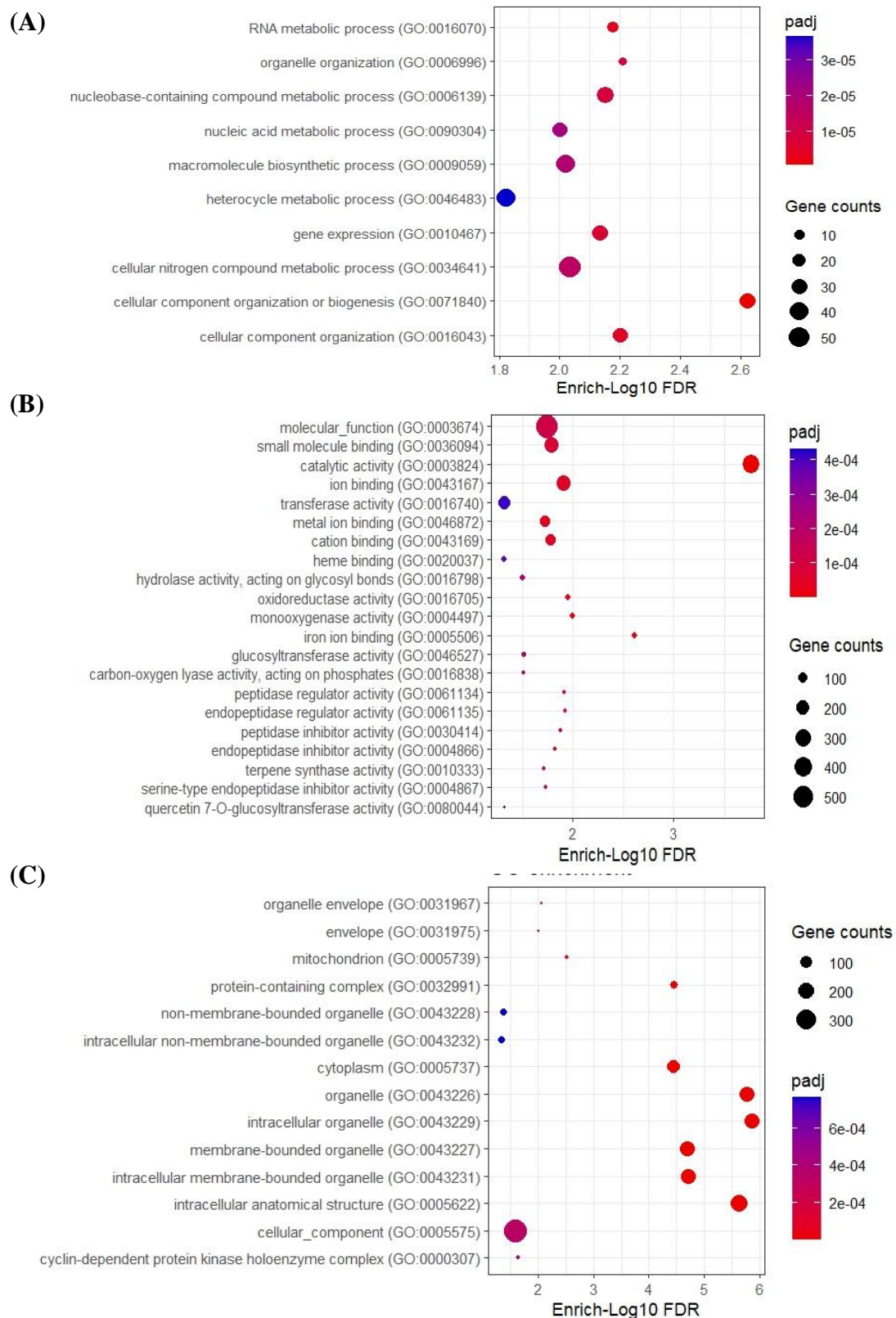


Figure 20. Analyse de l'enrichissement des ontologies géniques selon les catégories de processus biologique (A), Fonction moléculaire (B) et Composante cellulaire (C) des gènes différentiellement exprimés dans les deux populations de maïs. L'axe horizontal représente le \log_{10} de l'enrichissement FDR, l'axe vertical représente les termes GO enrichis ; la taille du point indique le nombre de gènes différentiellement enrichis dans un terme GO et la couleur du point représente p value.

2.5. Gènes différentiellement exprimés liés aux facteurs de transcription.

Les facteurs de transcription (TFs) jouent un rôle essentiel dans la régulation de l'expression des gènes en réponse au stress biotique et abiotique pour l'adaptation au métabolisme du stress.

Au total, 72 DEGs codant pour des facteurs de transcription ont été identifiés dans cette étude, dont 51 gènes sur-exprimés et 21 gènes sous-exprimés appartenant à 24 familles de TFs (Figure 21). Parmi ces gènes de TFs, 5 familles représentaient environ 2/3 des gènes TFs, à savoir AP2-EREBP (13), bHLH (10), NAC (9), MYB (8), WRKY (6) et les 23 autres facteurs de transcription appartenant à d'autres familles (19).

Les résultats ont montré que les mécanismes de régulation transcriptomique étaient significativement différents entre les deux populations contrastées P11 et P13. Par conséquent, ces gènes de TFs pourraient être les principaux contributeurs à la tolérance au stress de faible teneur en azote dans le génotype tolérant de maïs.

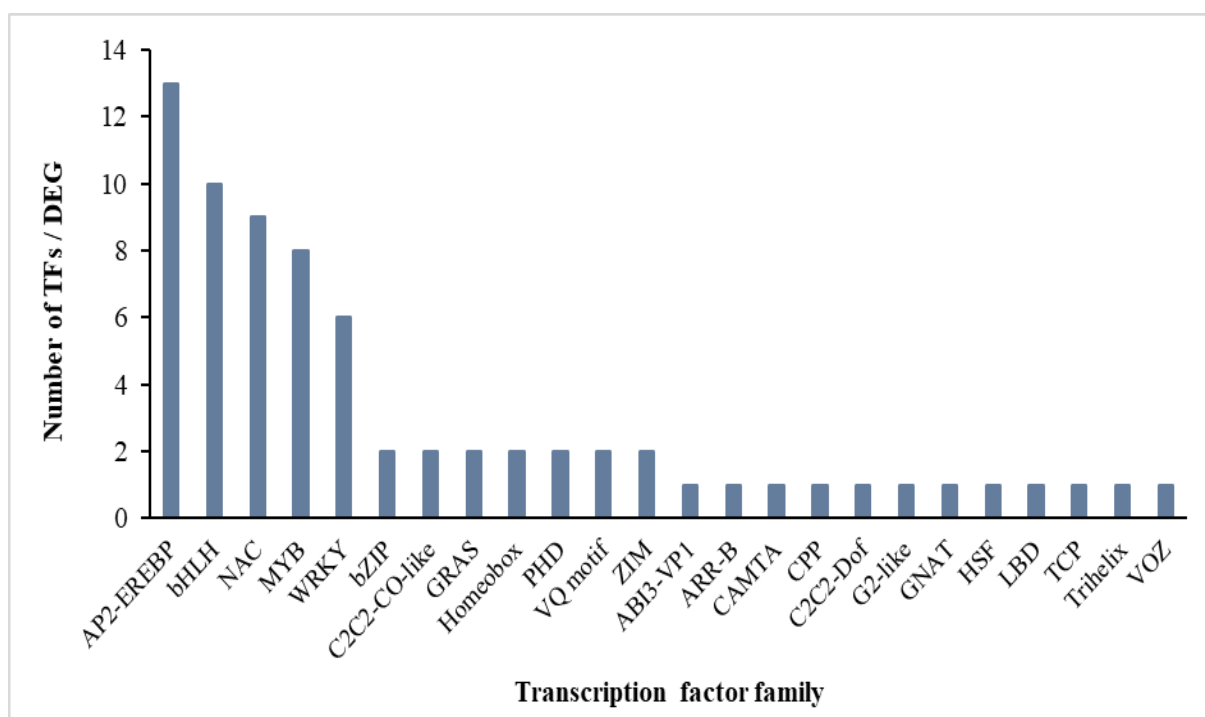


Figure 21. Nombre de gènes différentiellement exprimés (DEGs) identifiés par famille de facteurs de transcription.

3.6. Analyse pondérée du réseau de co-expression de gènes

L'analyse pondérée du réseau de co-expression de gènes (WGCNA) est une méthode bio-informatique puissante utilisée pour identifier des modules de co-expression génique à partir de données de transcriptomique. Les modules de co-expression sont des groupes de nœuds fortement interconnectés (gènes) présentant des profils d'expressions génique similaires (Langfelder & Horvath, 2007). Les gènes d'une même branche ont des profils d'expression similaires, et chaque branche représente un module de co-expression, qui se distingue par des couleurs différentes (Yu et al., 2023).

Dans cette étude, en fonction d'un seuil de similarité $> 85\%$ avec un nombre minimum de gènes par module > 30 (Figure 22, 23 et 24). Le nombre de gènes regroupés dans chaque module est présenté dans la figure 24. Le module *turquoise* contient le plus grand nombre de gènes, tandis que les modules *violet* et *jaune-vert* en contiennent le plus petit nombre. L'analyse WGCNA a permis d'identifier huit modules clés : *turquoise* (396 gènes), *brun clair* (160 gènes), *black* (106 gènes), *brun* (86 gènes), *vert* (78 gènes), *rose* (51 gènes), *jaune-vert* (43 gènes) et *violet* (43 gènes).

Pour identifier les modules de co-expression présentant de fortes corrélations avec les paramètres morpho-physiologiques, nous avons recherché des corrélations significatives entre ces paramètres et les valeurs d'expression des modules identifiés. De nombreuses corrélations fortes ont été observées. 6 des 8 modules (tous les modules sauf *noire* et *jaune-vert*) sont corrélés avec au moins un caractère morpho-physiologique à un niveau de signification p -value $< 0,05$, et 4 modules ont montré des corrélations avec un niveau de p -value $< 0,01$. Les corrélations entre les 08 modules et les 12 paramètres morpho-physiologiques sont présentées dans la figure 25.

Les modules de co-expression *turquoise*, *violet*, *rose* et *brun clair* présentaient le plus grand nombre et la plus grande force de corrélation avec les paramètres morpho-physiologiques. La corrélation la plus significative pour le module *turquoise* était avec ETR (Fig. 3 ; $r = 0,93$, $p = 0,006$) et la NUE ($r = -0,99$ et $p < 0,001$). Pour le module *rose*, la corrélation la plus significative était avec Fv/Fm ($r = -0,97$, $p = 0,002$). En revanche, la corrélation la plus significative pour le module *brun clair* était avec NPQ ($r = 0,95$, $p = 0,005$). Dans l'ensemble, trois des quatre corrélations les plus significatives étaient liées aux paramètres de la fluorescence chlorophyllienne.

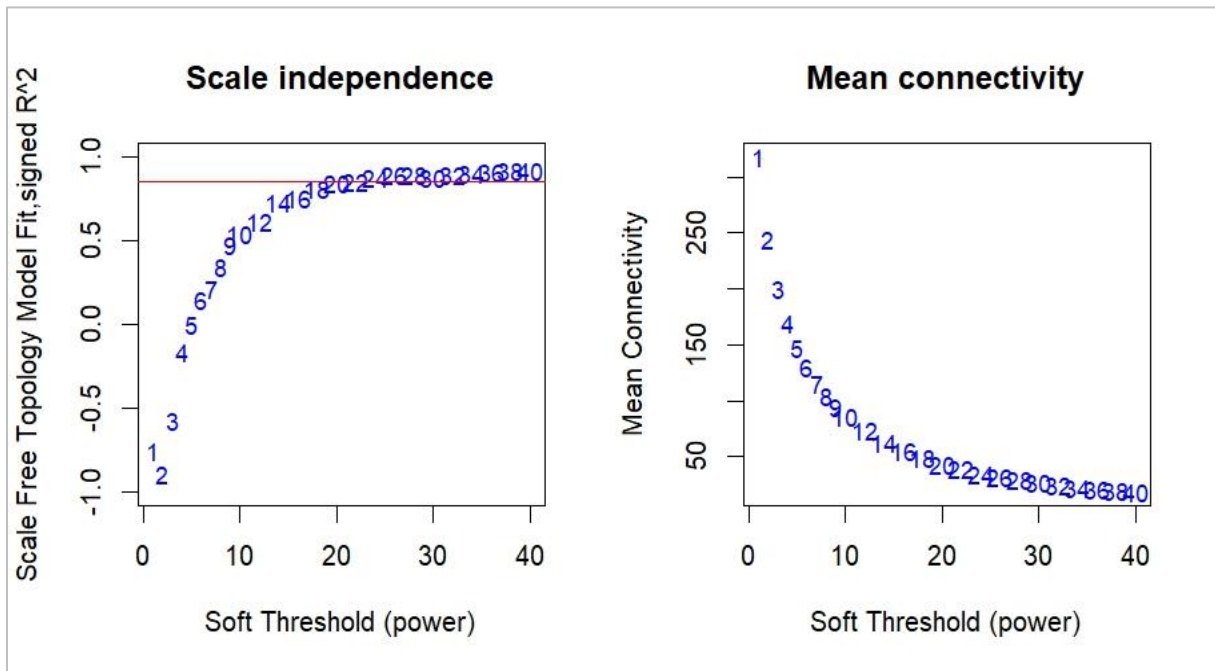


Figure 22. Analyse du réseau de co-expression génique pondéré de l'ensemble des gènes différentiellement exprimés. (A) Ajustement du modèle de topologie sans échelle et (B) connectivité moyenne des gènes sous différentes puissances de seuil souple. La courbe de l'indice d'ajustement indique qu'une puissance de seuil souple supérieure à 20 satisfait à une topologie sans échelle au-dessus de 0.85.

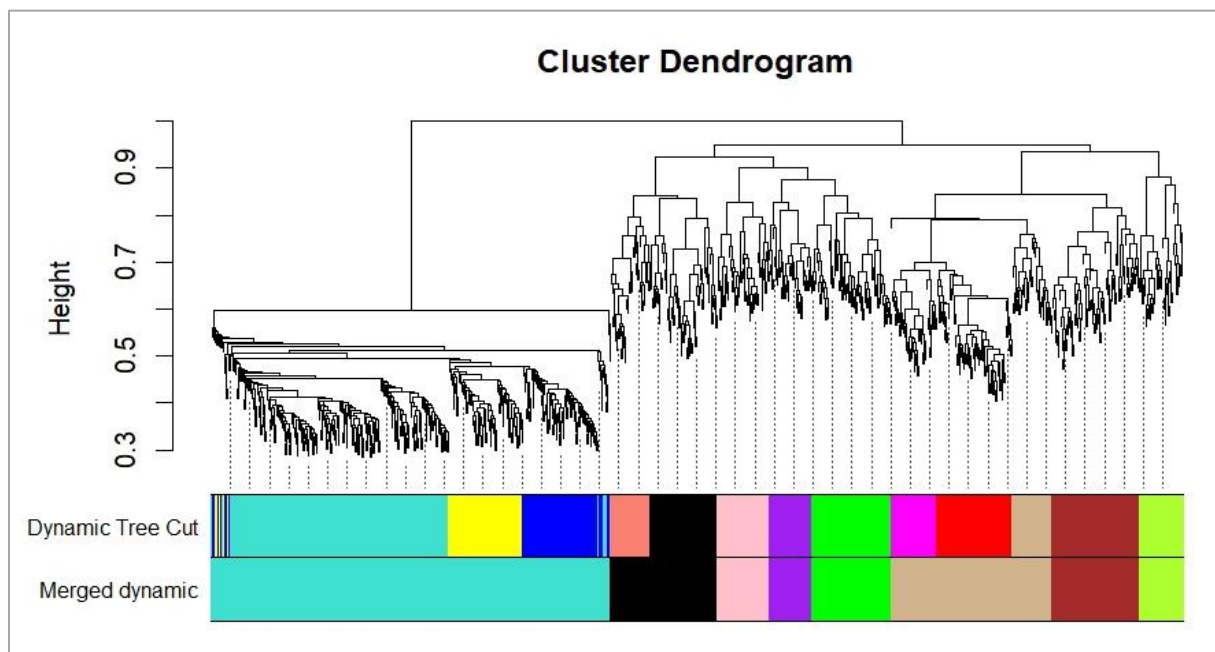


Figure 23. Dendrogramme de regroupement de gènes et division de modules par la WGCNA. 8 modules représentés par des couleurs différentes dans l'axe horizontale ont été trouvés en utilisant la fusion à un seuil de 0.15. L'axe des y représente la distance basée sur la dissimilarité (les valeurs inférieures correspondant aux gènes les plus connectés dans un module donné)

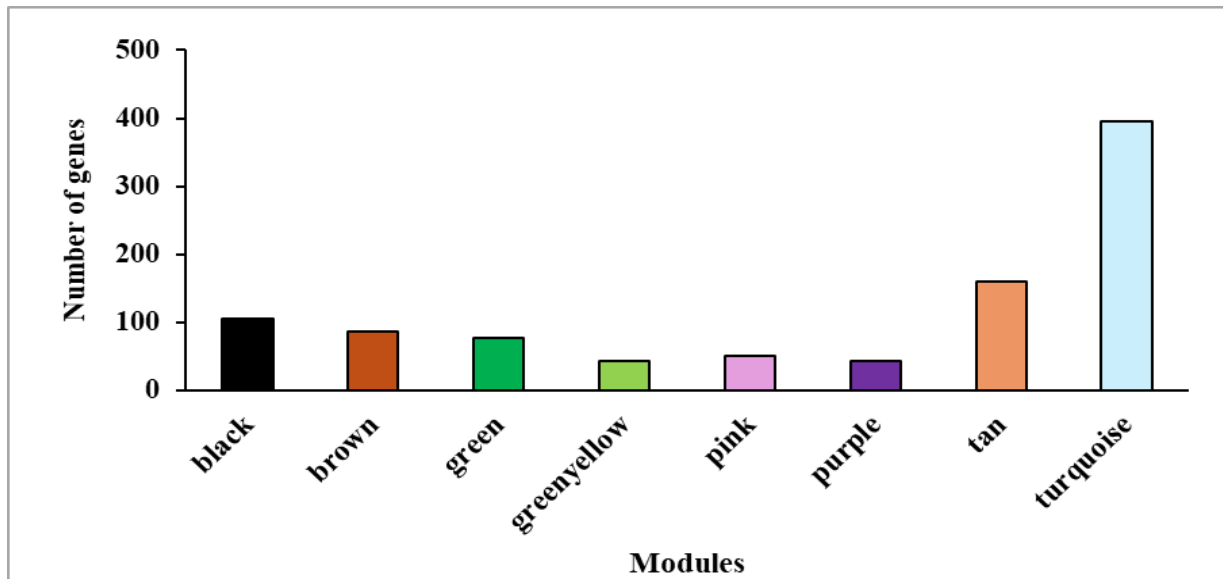


Figure 24. Nombre de gènes DEGs pour chaque module de co-expression.

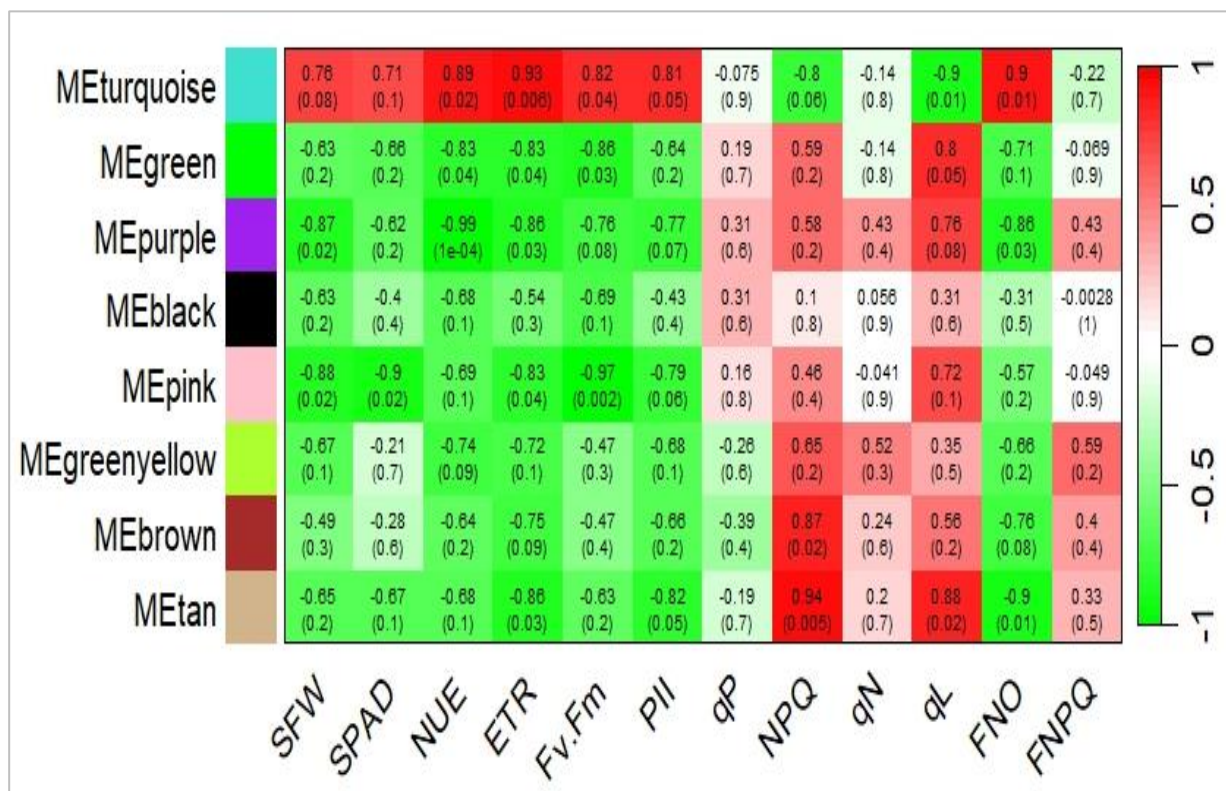


Figure 25. La carte thermique de la corrélation entre les 8 modules et les paramètres morpho-physiologiques. Chaque colonne représente un paramètre et chaque ligne désigne un eigengène propre pour un module. La corrélation correspondante (r) et la p -value sont incluses dans chaque cellule. Les couleurs rouge et verte indiquent respectivement la corrélation positive et négative avec l'expression génétique.

En raison de l'objectif de cette étude, nous concentrons notre attention sur la corrélation entre le module *turquoise* et la NUE (corrélation positive) afin d'identifier le gène spécifique conférant une NUE élevée chez la population tolérante P13. Cependant, il est important de noter que pour les modules *turquoise*, *rose* et *brun clair*, le ETR, le Fv/Fm et le NPQ peuvent également être étudiés en raison de leurs fortes corrélations avec les modules correspondants. En particulier, dans le module *turquoise*, les gènes pivots ont été sélectionnés sur la base d'un MM $\geq 0,95$ et d'un GS $\geq 0,95$ (Figure 26). Différents gènes ont été identifiés, notamment des gènes de transport de potassium et de nitrate, de photosynthèse et de processus métaboliques secondaires (tableau 30).

Le réseau de régulation modulaire *turquoise* a révélé la présence de 180 nœuds reliés par 1015 arêtes (Figure 26A). En outre, le réseau de régulation modulaire a révélé que les gènes les plus connectés (cercle vert) au sein du réseau codaient : Pectinesterase inhibitor 7 (Zm00001eb043900), Polygalacturonase inhibitor (1Zm00001eb079860), Photosynthetic NDH subunit of subcomplex B 3 (Zm00001eb105200), Alpha-ketoglutarate-dependent dioxygenase alkB-like protein 2 (Zm00001eb018840), Cleavage stimulation factor 50 kDa subunit (Zm00001eb057630), Binding partner of ACD11 1 (Zm00001eb072190), ARM repeat superfamily protein (Zm00001eb146820), Isoflavone 2'-hydroxylase (Zm00001eb017030) et isoflavone 3'-hydroxylase-like (Zm00001eb030110) (Figure 26B).

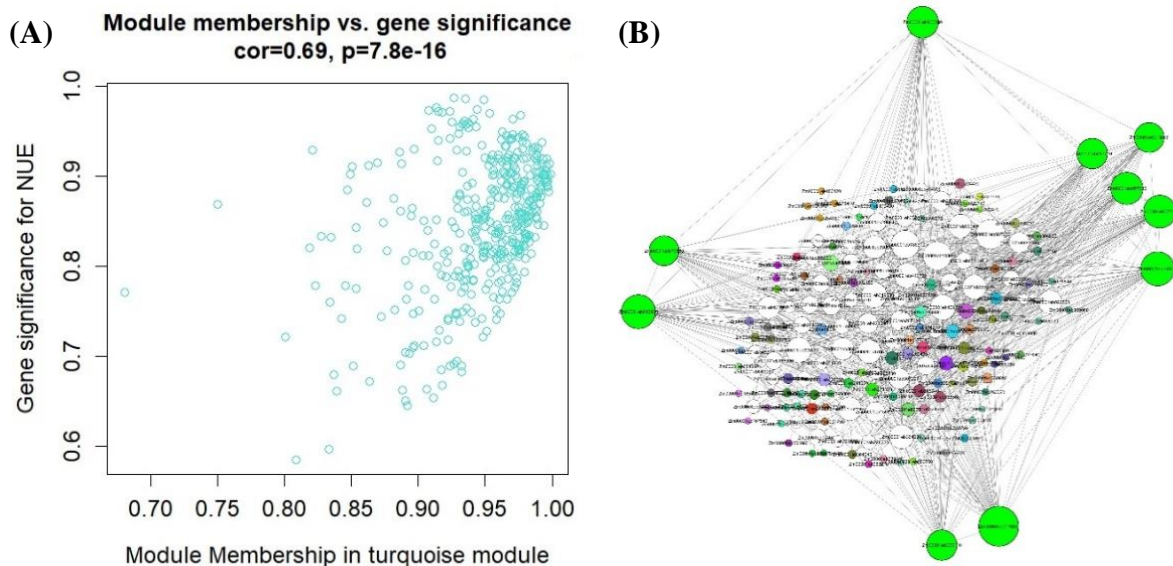


Figure 26. Diagramme de dispersion décrivant la relation entre MM (module membership) et GS (gene significance) dans le module *turquoise* lié à la NUE (A) et le réseau du gène impliqué dans ce caractère (B). GS représente la corrélation entre un gène et un caractère. Le MM représente la corrélation entre un gène individuel et le module eigengene.

Tableau 30. Gènes pivots sélectionnés dans le module *turquoise* pour le caractère de la NUE

Gene ID	Description
Zm00001eb355570	Glutelin type-A 1
Zm00001eb146820	ARM repeat superfamily protein
Zm00001eb330550	Peroxidase
Zm00001eb376570	GDSL esterase/lipase
Zm00001eb057630	Cleavage stimulation factor 50 kDa subunit
Zm00001eb030110	isoflavone 3'-hydroxylase-like
Zm00001eb409220	Photosystem I reaction center subunit N
Zm00001eb223510	MOB kinase activator-like 1A
Zm00001eb043900	Pectinesterase inhibitor 7
Zm00001eb079860	Polygalacturonase inhibitor 1
Zm00001eb105200	Photosynthetic NDH subunit of subcomplex B 3
Zm00001eb423030	ARM repeat superfamily protein
Zm00001eb263010	Cysteine-rich receptor kinase
Zm00001eb381250	Protein kinase domain-containing protein
Zm00001eb186310	Taxadien-5-alpha-ol O-acetyltransferase
Zm00001eb413730	Potassium transporter
Zm00001eb428590	SPX domain-containing protein
Zm00001eb155630	Subtilisin-like protease
Zm00001eb018840	Alpha-ketoglutarate-dependent dioxygenase alkB-like protein 2
Zm00001eb162310	High affinity nitrate transporter 2.7
Zm00001eb402400	50S ribosomal protein L32

4. Discussion

L'azote constitue un nutriment indispensable au développement et à la croissance des plantes (Lin et al., 2013). Un apport insuffisant en azote influence négativement la morphologie, limite la croissance (Jang et al., 2019) et diminue la qualité nutritionnelle (Chen *et al.*, 2015; Zhang *et al.*, 2020). Par conséquent, il est impératif de développer des génotypes avec une meilleure efficacité d'utilisation de l'azote et/ou une tolérance accrue au faible apport en azote, constituant ainsi l'un des meilleurs moyens de résoudre ce problème (Zhang et al., 2021). Pour améliorer l'efficacité d'utilisation de l'azote, il est crucial de comprendre la réponse des plantes aux traitements azotés, en particulier sous faible teneur en N, tant au niveau physiologique que transcriptomique (Guo et al., 2022).

Les plantes s'appuient sur des modifications morphologiques pour s'adapter au stress nutritionnel, un phénomène fréquemment observé chez les plantes cultivées dans des conditions

de carence en nutriments (Boot & Mensink, 1990). Par conséquent, la biomasse relative ou le poids sec sont souvent utilisés comme indicateurs de la tolérance des plantes au stress nutritionnel (Hermans et al., 2006).

Dans cette étude, réalisée sous conditions de faible teneur en azote, la population tolérante P13 a montré un SFW et un SDW plus élevés que la population sensible P11. Les différences de performance de croissance entre ces deux populations contrastées ont confirmé nos résultats précédents, montrant que la population P13 est plus tolérante au stress de faible teneur en azote que la population P11. En outre, une tendance similaire a été observée pour la NUE, ce qui nous a amenés à émettre l'hypothèse que les géotypes à faible NUE sont plus sensibles aux conditions de faible teneur en azote conformément à ce qui a été rapporté par (Tan et al., 2020).

Cependant, aucune différence significative n'a été observée entre les deux populations en ce qui concerne la teneur en azote (SPAD), ce qui s'aligne sur les résultats rapportés par (Quan et al., 2019) dans l'orge sauvage sous un faible niveau d'azote. En général, par rapport aux géotypes sensibles au stress azoté, les géotypes tolérants peuvent maintenir une plus grande quantité de chlorophylle dans des conditions de carence en azote (Wang et al., 2015 ; Li et al., 2020) pour favoriser la photosynthèse et assurer la croissance ainsi que le développement optimal des plantes (Wu et al., 2019 ; Yang, 2019). De plus, la mesure de la fluorescence chlorophyllienne est un outil puissant et rapide pour analyser la réponse photosynthétique des plantes en cas de stress abiotique (Mathur & Jajoo, 2014 ; Tantray et al., 2020).

Dans cette étude, une différence significative a été constatée entre les deux populations pour les paramètres de la fluorescence chlorophyllienne, y compris l'ETR, le Fv/Fm, le qL et le FNO. Nos résultats sont cohérents avec d'autres études qui ont montré que les géotypes tolérants à faible teneur en azote présentent des valeurs plus élevées pour l'ETR, le Fv/Fm et le FNO par rapport aux géotypes sensibles dans des conditions de faible teneur en azote (Tantray et al., 2020 ; Wu et al., 2019).

En général, les effets du stress azoté sont plus marqués pour les géotypes sensibles que pour les géotypes tolérants, ce qui signifie que les géotypes tolérants à une faible teneur en azote s'adaptent mieux que les géotypes sensibles en maintenant des paramètres de la fluorescence chlorophyllienne et une photosynthèse relativement stable, comme déjà mentionné par (Wu et al., 2019).

La plus grande sensibilité de P11 au stress azoté par rapport à celle de P13 était inexpliquée, ce qui nous a poussé à entamer une étude approfondie des profils d'expression génique (RNA-seq) et de leur relation avec les paramètres morpho-physiologiques de ces deux populations contrastées, pour aider à mieux comprendre cette différence de sensibilité au stress azoté. Cela permettrait également d'identifier les principaux gènes régulateurs et les voies métaboliques impliquées dans la tolérance au stress azoté chez le maïs.

Le RNA-seq est une approche utile pour l'identification des DEGs dans un réseau de régulation au niveau du transcriptome, qui fournit un aperçu des mécanismes moléculaires en réponse aux stress abiotiques (Wang et al., 2018).

Dans la présente étude, nous avons identifié 963 gènes différentiellement exprimés, avec un facteur de changement moyen de -1,54 (-4,89 à -1,01) pour les 567 gènes sous-exprimés et de 1,60 (-1,00 à 5,16) pour les 396 gènes surexprimés. La majorité des DEGs identifiés entre les deux populations contrastées étaient sous-exprimés (59,88 %). Dans ce contexte, des études antérieures ont également observé un nombre plus élevé de DEGs sous-exprimés dans les génotypes tolérants aux stress azoté (Li et al., 2020 ; Liu et al., 2022) et hydrique (Zenda et al., 2019) par rapport aux génotypes sensibles sous stress azoté et hydrique, respectivement. Dans des conditions de carence azotée et par rapport à la population sensible P11, la population tolérante P13 a présenté des paramètres morpho-physiologiques moins affectés, ce qui a entraîné une contrainte relativement plus faible au niveau cellulaire. Cela explique pourquoi les génotypes tolérants présentent une réponse transcriptomique plus restreinte que les génotypes sensibles (Zenda et al., 2019).

Les facteurs de transcription jouent un rôle crucial dans la régulation de l'expression des gènes impliqués dans la réponse aux stress biotiques et abiotiques chez les plantes (Wang et al., 2016 ; Wang et al., 2018). Par conséquent, une expression améliorée des facteurs de transcription clés pourrait renforcer la tolérance et l'adaptation des plantes aux stress abiotiques (Shahzad et al., 2020).

Les principales familles de TFs végétales telles que NAC, AP2, bZIP, MYB, WRKY, zinc finger et ERF ont été documentées comme régulateurs importants dans les réponses des plantes à divers stress biotiques et abiotiques chez différentes cultures (Sharma et al., 2013 ; Arora et al., 2017 ; Zheng et al., 2018 ; Yao, 2021).

Lors de cette étude, plusieurs facteurs de transcription (TFs) identifiés parmi les gènes différentiellement exprimés (DEGs) sont impliqués dans la tolérance au stress azoté. Ces

facteurs jouent un rôle clé dans l'adaptation de la population tolérante (P13) à ces conditions, par rapport à la population sensible (P11). Cependant, la plupart de ces facteurs de transcription, soit plus de 70 % sont sous-exprimés, en particulier AP2-EREBP (11/13), NAC (9/9) et WRKY (6/6). Ces facteurs de transcription pourraient participer à divers processus biologiques et jouer des rôles distincts dans la réponse au stress azoté.

Les facteurs de transcription des familles AP2-EREBP, bHLH, NAC, MYB et WRKY ont été identifiés comme principaux acteurs différenciellement exprimés dans nos analyses. Ils jouent un rôle crucial dans la tolérance aux stress biotiques et abiotiques (Chen et al., 2012 ; Li et al., 2019), notamment dans des conditions de stress azoté (Subudhi et al., 2020 ; Zhang et al., 2021). Nos résultats suggèrent que les facteurs de transcription identifiés entre les deux populations contrastées sous faible teneur en azote, pourraient contribuer à l'adaptation ou à la résistance du maïs aux conditions de carence en azote.

D'autres facteurs de transcription précédemment caractérisés par plusieurs auteurs, tels que MADS (Yang et al., 2015), ERF (Xin et al., 2019) , NF-Y (Qu et al., 2015), TIFY (Kaur et al., 2022) se sont également impliqués dans la régulation des réponses au stress N.

En outre, La WGCNA a été utilisée pour obtenir des gènes pivots associés aux caractères phénotypiques, en particulier avec la NUE. Nous avons identifié des gènes pivots dans le module *turquoise*, qui étaient fortement corrélés avec la NUE. Ces gènes sont des gènes de transport de potassium et de nitrate ; de photosynthèse et de processus métaboliques secondaires. Ils peuvent servir ultérieurement comme lignes directrices pour améliorer la tolérance du maïs au stress azoté grâce à des approches de sélection moléculaire.

5. Conclusion

L'amélioration de la NUE et la tolérance au stress azoté est d'une grande nécessité pour le développement d'une production durable et respectueuse de l'environnement. Par conséquent, l'identification des gènes différenciellement exprimés et des gènes pivots chez les plantes est essentielle pour élucider les mécanismes moléculaires impliqués dans la réponse au stress induit par la carence en azote. La présente étude constitue une initiation sur la réponse transcriptomique de deux populations algériennes de maïs présentant une tolérance contrastée au stress à faible teneur en azote.

Nos résultats ont montré l'existence d'une différence significative dans la réponse transcriptomique entre ces deux populations sous stress azoté. Au total, 963 gènes exprimés

différentiellement ont été identifiés, dont 72 codent pour des facteurs de transcription. Parmi eux, plusieurs familles ont déjà été documentées comme régulateurs clés dans les réponses des plantes à divers stress abiotiques et biotiques. Dans l'analyse pondérée du réseau de co-expression de gènes, le module *turquoise* a montré une forte corrélation positive avec la NUE. Différents gènes pivots ont été identifiés, notamment des gènes de transport de potassium et de nitrate, de photosynthèse et de processus métaboliques secondaires.

Les résultats de cette étude permettront de mieux comprendre les mécanismes moléculaires impliqués dans la tolérance au stress azoté chez le maïs, tout en contribuant à orienter la sélection et le développement de nouveaux cultivars présentant une meilleure efficacité d'utilisation de l'azote.

Conclusions générales

Conclusions générales

L'amélioration de l'efficacité d'utilisation de l'azote et/ou de la tolérance au stress azoté pour le maïs en Algérie est cruciale, non seulement pour augmenter la productivité agricole, mais aussi pour préserver l'environnement et assurer la durabilité des systèmes de production, tout en maintenant une marge bénéfique pour les agriculteurs.

De manière générale, les résultats de notre étude ont mis en évidence une diversité génétique significative avec une très large gamme de variation, pour les différents aspects agromorphologiques, l'efficacité d'utilisation de l'azote, l'efficacité de remobilisation de l'azote et l'architecture du système racinaire évalués à divers stades de développement, que ce soit en chambre de culture, sous serre ou en plein champ, parmi les populations étudiées sous différents niveaux d'azote.

Cette diversité suggère que le matériel étudié est adapté à une large gamme de disponibilité d'azote, en particulier dans des conditions de faible disponibilité d'azote. Cette variabilité permet aux sélectionneurs de choisir des populations appropriées en fonction de caractéristiques spécifiques souhaitées, qui peuvent ensuite être incorporées dans des programmes d'amélioration. En outre, notre recours aux ressources génétiques locales dans les programmes d'amélioration contribuera à réduire la forte dépendance aux variétés importées, qui peinent parfois à s'adapter aux diverses conditions agroécologiques et climatiques de l'Algérie.

L'identification de génotypes de maïs tolérants au stress azoté dans des conditions de carence et/ou d'efficacité dans l'utilisation de l'azote dans des conditions optimales, est cruciale pour une meilleure exploitation de ces cultivars. Cela permet d'adopter des pratiques agronomiques appropriées, garantissant des rendements élevés et stables, selon les capacités et les objectifs des agriculteurs. De plus, une bonne gestion de la fertilisation azotée, combinée à la sélection des génotypes à haut rendement caractérisés par une efficacité de remobilisation de l'azote élevée, peut augmenter la concentration en protéines du grain sans pénaliser le rendement.

Les résultats concernant l'architecture racinaire suggèrent une allocation préférentielle des ressources azotées vers le développement du système racinaire sous faible disponibilité en azote, indiquant que les génotypes dans des conditions déficitaires en azote donnent la priorité à la croissance et au développement de leur système racinaire. Par conséquent, cela pourrait constituer une stratégie d'adaptation visant à augmenter l'efficacité de l'absorption de l'azote

dans des conditions de carence en azote. De plus, la culture en rouleaux de papier dans des conditions hydroponiques confirme sa fiabilité grâce aux résultats des corrélations observées dans notre étude entre les caractéristiques de l'architecture racinaire et celles des plantes adultes.

Enfin, les résultats sur la réponse transcriptomique des deux populations, présentant une tolérance contrastée au stress à faible teneur en azote, ont révélé une différence significative entre ces deux populations dans des conditions de stress azoté. Ces résultats permettront de mieux comprendre les mécanismes moléculaires de la tolérance au stress azoté chez le maïs et favoriseront également la sélection assistée par les marqueurs moléculaires en vue du développement de cultivars de maïs plus tolérants à ce type de stress.

A la lumière des résultats obtenus au cours de nos travaux, il serait intéressant à l'avenir de prendre en considération les perspectives suivantes :

- ✓ Élargir la collection par une prospection dans d'autres régions, notamment dans les environnements extrêmes, afin de mieux valoriser nos ressources génétiques.
- ✓ Des études complémentaires sur la diversité génétique de notre collection, à l'aide de marqueurs moléculaires, enrichiraient notre compréhension de cette collection, favorisant ainsi une conservation durable et une utilisation optimale dans les futurs programmes de sélection.
- ✓ Effectuer des essais multi locaux et pluriannuels afin d'évaluer la plasticité, la rusticité et l'adaptabilité de ces populations dans diverses conditions pédoclimatiques.
- ✓ Réaliser des essais dans les zones de production potentielles du maïs en Algérie, en particulier dans les régions sahariennes, afin d'évaluer l'adaptation et la performance de ces populations à cet environnement.
- ✓ Exploiter cette diversité génétique afin d'évaluer les performances de ces populations face à d'autres stress biotiques, tels que les maladies et les ravageurs, ainsi qu'à différents stress abiotiques, tels que la sécheresse, les températures élevées et la salinité. Cette approche permettra d'identifier les caractères bénéfiques qui pourraient être sélectionnés pour améliorer la résilience des cultures dans des conditions environnementales variées, y compris des conditions extrêmes.
- ✓ Il paraît également très intéressant de comparer l'expression génique à l'échelle du transcriptome entre les deux populations contrastées dans des conditions optimales et déficientes en azote. Cela permettra d'identifier les schémas d'expression transcriptomique qui contribuent à la résilience du maïs face à la carence en azote.

Références bibliographiques

Références bibliographiques

- Abagisa, R. A. (2021). Effect of varied rate of Nitrogen Fertilizer application on Phenological Parameters of Maize (*Zea Mays* L.) Hybrids the Case of Jimma Zone, South Western Ethiop. *Global Journal of Research in Agriculture & Life Sciences*, December, 0–7.
- Abbasi, M. K., Tahir, M. M., & Rahim, N. (2013). Effect of N fertilizer source and timing on yield and N use efficiency of rainfed maize (*Zea mays* L.) in Kashmir–Pakistan. *Geoderma*, 195–196, 87–93.
- Abbasi, M. K., Tahir, M. M., Sadiq, A., Iqbal, M., & Zafar, M. (2012). Yield and Nitrogen Use Efficiency of Rainfed Maize Response to Splitting and Nitrogen Rates in Kashmir, Pakistan. *Agronomy Journal*, 104(2), 448–457.
- Abdel-Ghani, A. H., Kumar, B., Pace, J., Jansen, C., Gonzalez-Portilla, P. J., Reyes-Matamoros, J., San Martin, J. P., Lee, M., & Lübberstedt, T. (2015). Association analysis of genes involved in maize (*Zea mays* L.) root development with seedling and agronomic traits under contrasting nitrogen levels. *Plant Molecular Biology*, 88(1–2), 133–147.
- Abdel-Ghani, A. H., Kumar, B., Reyes-Matamoros, J., Gonzalez-Portilla, P. J., Jansen, C., Martin, J. P. S., Lee, M., & Lübberstedt, T. (2013). Genotypic variation and relationships between seedling and adult plant traits in maize (*Zea mays* L.) inbred lines grown under contrasting nitrogen levels. *Euphytica*, 189(1), 123–133.
- Abdel-Ghani, A. H., Sanchez, D. L., Kumar, B., & Lübberstedt, T. (2016). Paper roll culture and assessment of maize root parameters. *Bio-Protocol*, 6(18), e1926–e1926.
- Abe, A., Adetimirin, V. O., Menkir, A., Moose, S. P., & Olaniyan, A. B. (2013). Performance of tropical maize hybrids under conditions of low and optimum levels of nitrogen fertilizer application—grain yield, biomass production and nitrogen accumulation. *Maydica*, 58(2), 141–150.
- Abebe, T., Alamerew, S., & Tulu, L. (2017). Genetic variability, heritability and genetic advance for yield and its related traits in rainfed lowland rice (*Oryza sativa* L.) genotypes at Fogera and Pawe, Ethiopia. *Advances in Crop Science and Technology*, 5(2), 272.
- Abubakar, A. W., Manga, A. A., Kamara, A. Y., & Tofa, A. I. (2019). Physiological evaluations of maize hybrids under low nitrogen. *Advances in Agriculture*, 2019.
- Aci, M. M., Lupini, A., Mauceri, A., Morsli, A., Khelifi, L., & Sunseri, F. (2018). Genetic variation and structure of maize populations from Saoura and Gourara oasis in Algerian Sahara. *BMC Genetics*, 19(1), 1–10.
- Aci, M. M., Lupini, A., Mauceri, A., Sunseri, F., & Abenavoli, M. R. (2021). New insights into N-utilization efficiency in tomato (*Solanum lycopersicum* L.) under N limiting condition. *Plant Physiology and Biochemistry*, 166, 634–644.
- Aci, M. M., Revilla Temiño, P., Morsli, A., Djemel, A., Belalia, N., Kadri, Y., ... Khelifi, L. (2013). Genetic diversity in Algerian maize (*Zea mays* L.) landraces using SSR markers. *Maydica*, (58), 304–310.
- Adeoluwa, O. O., Mutengwa, C. S., Chiduza, C., & Tandzi, N. L. (2022). Nitrogen Use Efficiency of Quality Protein Maize (*Zea mays* L.) Genotypes. *Agronomy*, 12(5), 1118.
- Adhikari, K., Bhandari, S., Aryal, K., Mahato, M., & Shrestha, J. (2021). Effect of different levels

- of nitrogen on growth and yield of hybrid maize (*Zea mays* L.) varieties. *Journal of Agriculture and Natural Resources*, 4(2), 48–62.
- Adu, G. B., Alidu, H., Amegbor, I. K., Abdulai, M. S., Nutsugah, S. K., Obeng-Antwi, K., Kanton, R. A. L., Buah, S. S., Kombiok, M. J., Abudulai, M., & Etwire, P. M. (2018). Performance of maize populations under different nitrogen rates in northern Ghana. *Annals of Agricultural Sciences*, 63(2), 145–152.
- Ahmed, M., Rauf, M., Mukhtar, Z., & Saeed, N. A. (2017). Excessive use of nitrogenous fertilizers: an unawareness causing serious threats to environment and human health. *Environmental Science and Pollution Research*, 24(35), 26983–26987.
- Ahmed, N., Chowdhry, M. A., Khaliq, I., & Maekawa, M. (2013). The inheritance of yield and yield components of five wheat hybrid populations under drought conditions. *Indonesian Journal of Agricultural Science*, 8(2).
- Ahsan, M. Z., Majidano, M. S., Bhutto, H., Soomro, A. W., Panhwar, F. H., Channa, A. R., & Sial, K. B. (2015). Genetic variability, coefficient of variance, heritability and genetic advance of some *Gossypium hirsutum* L. accessions. *Journal of Agricultural Science*, 7(2), 147.
- Ajmal, S. U., Minhas, N. M., Hamdani, A., Shakir, A., Zubair, M., & Ahmad, Z. (2013). Multivariate analysis of genetic divergence in wheat (*Triticum aestivum*) germplasm. *Pak. J. Bot*, 45(5), 1643–1648.
- Al-Naggar, A., El-Salam, R., Badran, A., & El-Moghazi, M. (2017). Heritability and interrelationships for agronomic, physiological and yield traits of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) under elevated water stress. *Archives of Current Research International*, 10(3), 1–15.
- Al-Naggar, A. M. M., Atta, M. M., Abd El-Moneim Maisa, L., & Al-Metwally Mariam, S. (2022). Heritability, genetic advance and trait interrelationships of *Chenopodium quinoa* under low, medium and high n organic and mineral fertilizer conditions. *Plant Cell Biotechnology and Molecular Biology*, 23(5&6), 52–73.
- Al-Naggar, A. M. M., Shabana, R., Hassanein, M. S., Elewa, T. A., Younis, A. S. M., & Metwally, A. M. A. (2017). Type of gene action and heritability controlling inheritance of maize traits related to plant density tolerance. *Scientia*, 19(3), 76–84.
- Al-Naggar, A. M. M., Shabana, R., & Ibrahim, A. A. (2021). Heritability and genetic advance for agronomic, physiologic and yield traits of maize under high plant densities. *Plant Cell Biotechnology And Molecular Biology*, 107–119.
- Al-Naggar, A. M. M., Shafik, M. M., & Musa, R. Y. M. (2020a). Genetic Diversity Based on Morphological Traits of 19 Maize Genotypes Using Principal Component Analysis and GT Biplot. *Annual Research & Review in Biology*, 68–85.
- Al-Naggar, A. M. M., Shafik, M. M., & Musa, R. Y. M. (2020b). Multivariate analysis of genetic diversity among maize genotypes and trait interrelationships under drought and low N stress. *New Perspectives in Agriculture and Crop Science*, 70.
- Al-Naggar, A. M. M., Shafik, M. M., Musa, R. Y. M., Younis, A. S. M., & Anany, A. H. (2020). Genetic Variability of Maize Hybrids and Populations and Interrelationships among Grain Yield and Its Related Traits under Drought and Low N Using Multivariate Analysis. *Asian J. Biochem. Genet. Mol. Biol.*, 4(2), 26–44.

- Ali, A. M., Thind, H. S., Sharma, S., & Singh, Y. (2015). Site-specific nitrogen management in dry direct-seeded rice using chlorophyll meter and leaf colour chart. *Pedosphere*, 25(1), 72–81.
- Anas, M., Liao, F., Verma, K. K., Sarwar, M. A., Mahmood, A., Chen, Z.-L., Li, Q., Zeng, X.-P., Liu, Y., & Li, Y.-R. (2020). Fate of nitrogen in agriculture and environment: agronomic, eco-physiological and molecular approaches to improve nitrogen use efficiency. *Biological Research*, 53(1), 1–20.
- Anbessa, Y., Juskiw, P., Good, A., Nyachiro, J., & Helm, J. (2009). Genetic Variability in Nitrogen Use Efficiency of Spring Barley. *Crop Science*, 49(4), 1259–1269.
- Andrews, M., & Lea, P. J. (2013). Our nitrogen'footprint': the need for increased crop nitrogen use efficiency. *Annals of Applied Biology*, 163(2).
- Andrews, S. (2010). *FastQC: a quality control tool for high throughput sequence data*. Cambridge, United Kingdom.
- Anjana, S. U., & Iqbal, M. (2007). Nitrate accumulation in plants, factors affecting the process, and human health implications. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 27, 45–57.
- Anne, P. (1945). Sur le dosage rapide du carbone organique des sols. *Ann. Agron*, 2(1), 161–172.
- Arora, K., Panda, K. K., Mittal, S., Mallikarjuna, M. G., Rao, A. R., Dash, P. K., & Thirunavukkarasu, N. (2017). RNAseq revealed the important gene pathways controlling adaptive mechanisms under waterlogged stress in maize. *Scientific Reports*, 7(1), 10950.
- Asaduzzaman, M., Biswas, M., Islam, M. N., Rahman, M. M., Begum, R., & Sarkar, M. A. R. (2014). Variety and N-fertilizer rate influence the growth, yield and yield parameters of baby corn (*Zea mays* L.). *Journal of Agricultural Science*, 6(3), 118.
- Asibi, A. E., Chai, Q., & A Coulter, J. (2019). Mechanisms of nitrogen use in maize. *Agronomy*, 9(12), 775.
- Atlin, G. N., Palacios, N., Babu, R., Das, B., Twumasi-Afryie, S., Friesen, D. K., De Groote, H., Vivek, B., & Pixley, K. V. (2010). Quality Protein Maize: Progress and Prospects. In *Plant Breeding Reviews* (Vol. 34, pp. 83–130). Wiley.
- Ayadi, S., Jallouli, S., Chamekh, Z., Zouari, I., Landi, S., Hammami, Z., Ben Azaiez, F. E., Baraket, M., Esposito, S., & Trifa, Y. (2022). Variation of Grain Yield, Grain Protein Content and Nitrogen Use Efficiency Components under Different Nitrogen Rates in Mediterranean Durum Wheat Genotypes. *Agriculture*, 12(7), 916.
- Azad, M. A. K., Biswas, B. K., Alam, N., & Alam, S. S. (2012). Genetic diversity in maize (*Zea mays* L.) inbred lines. *The Agriculturists*, 10(1), 64–70.
- Azam, M. G., Sarker, U., & Banik, B. R. (2014). Genetic variability of yield and its contributing characters on CIMMYT maize inbreds under drought stress. *Bangladesh Journal of Agricultural Research*, 39(3), 419–426.
- Azimi, S., Kaur, T., & Gandhi, T. K. (2021). A deep learning approach to measure stress level in plants due to Nitrogen deficiency. *Measurement*, 173, 108650.
- Badu-Apraku, B., Fakorede, M. A. B., Annor, B., & Talabi, A. O. (2018). Improvement in grain yield and low-nitrogen tolerance in maize cultivars of three eras. *Experimental Agriculture*, 54(6), 805–823.

- Baker, N. R. (2008). Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis in vivo. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 59, 89–113.
- Baligar, V. C., Fageria, N. K., & He, Z. L. (2001). Nutrient use efficiency in plants. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 32(7–8), 921–950.
- Bänziger, M., & Diallo, A. O. (2001). Stress-tolerant maize for farmers in sub-Saharan Africa, CIMMYT Maize Research Highlights 1999-2000. *CIMMYT, Mexico*.
- Bänziger, M., Setimela, P. S., Hodson, D., & Vivek, B. (2006). Breeding for improved abiotic stress tolerance in maize adapted to southern Africa. *Agricultural Water Management*, 80(1–3), 212–224.
- Barber, S. A. (1995). Soil nutrient bioavailability: a mechanistic approach. John Wiley & Sons.
- Barrière, Y. (2001). Le maïs et l'eau: une situation aujourd'hui paradoxale, mais des progrès génétiques à attendre d'un idéotype redéfini. In *Fourrages* (Vol. 168).
- Bartaula, S., Panthi, U., Timilsena, K., Acharya, S. S., & Shrestha, J. (2019). Variability, heritability and genetic advance of maize (*Zea mays* L.) genotypes. *Research in Agriculture Livestock and Fisheries*, 6(2), 163–169.
- Beatty, P. H., & Wong, J. L. (2017). *Nitrogen use efficiency*.
- Begam, A., Ray, M., Roy, D. C., & Sujit, A. (2018). Performance of hybrid maize (*Zea mays* L.) in different levels and time of nitrogen application in Indo-Gangetic plains of eastern India. *Journal of Experimental Biology and Agricultural Sciences*, 6(6), 929–935.
- Begizew, G., Adugnaw, M., & Merkeb, G. (2020). Effect of nitrogen rate and intra-row spacing on yield and yield components of maize at Bako, Western Ethiopia. *African Journal of Agricultural Research*, 16(10), 1464–1471.
- Bekaddour, H., Benkherbache, N., Yahiaoui, S., Djenadi, C., Benbelkacem, A., Hebbache, H., & Akkouche, A. (2024). Multivariate analysis of agro-morphological and quality traits of a durum wheat collection under rainfed Algerian conditions. *Journal of Central European Agriculture*, 25(2), 362–374.
- Bekele, A., & Rao, T. N. (2014). Estimates of heritability, genetic advance and correlation study for yield and its attributes in maize (*Zea mays* L.). *Journal of Plant Sciences*, 2(1), 1–4.
- Belalia, N., Khelifi-Slaoui, M., & Khelifi, L. (2021). Evaluation de la diversité agromorphologique des accessions de maïs (*Zea mays* L.) originaires des Oasis Sahariennes. *Revue Nature et Technologie*, 12(3), 50–62.
- Belalia, N., Lupini, A., Djemel, A., Morsli, A., Mauceri, A., Lotti, C., Khelifi-Slaoui, M., Khelifi, L., & Sunseri, F. (2019). Analysis of genetic diversity and population structure in Saharan maize (*Zea mays* L.) populations using phenotypic traits and SSR markers. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 66(1), 243–257.
- Bello, O. B., Ige, S. A., Azeez, M. A., Afolabi, M. S., Abdulmalik, S. Y., & Mahamood, J. (2012). Heritability and genetic advance for grain yield and its component characters in maize (*Zea mays* L.). *International Journal of Plant Research*, 2(5), 138–145.
- Bello, O. B., & Olaoye, G. (2009). Combining ability for maize grain yield and other agronomic characters in a typical southern guinea savanna ecology of Nigeria. *African Journal of Biotechnology*, 8(11).
- Bender, R. R., Haegele, J. W., Ruffo, M. L., & Below, F. E. (2013). Nutrient uptake, partitioning,

- and remobilization in modern, transgenic insect-protected maize hybrids. *Agronomy Journal*, 105(1), 161–170.
- Beyene, Y., Botha, A.-M., & Myburg, A. A. (2005). A comparative study of molecular and morphological methods of describing genetic relationships in traditional Ethiopian highland maize. *African Journal of Biotechnology*, 4(7), 586–595.
- Beyene, Y., Botha, A.-M., & Myburg, A. A. (2006). Genetic diversity in traditional Ethiopian highland maize accessions assessed by AFLP markers and morphological traits. *Biodiversity & Conservation*, 15, 2655–2671.
- Bibi, S., Saifullah, Naeem, A., & Dahlawi, S. (2016). Environmental impacts of nitrogen use in agriculture, nitrate leaching and mitigation strategies. *Soil Science: Agricultural and Environmental Prospectives*, 131–157.
- Bitew, J. M. (2016). Estimation of genetic parameters, heritability and genetic advance for yield related traits in upland rice (*Oryza sativa* L. and *Oryza glaberrima* Steud) genotypes in northwestern Ethiopia. *World Scientific News*, 47(2), 340–350.
- Bloom, A. J., Jackson, L. E., & Smart, D. R. (1993). Root growth as a function of ammonium and nitrate in the root zone. *Plant, Cell & Environment*, 16(2), 199–206.
- Bogard, M., Allard, V., Brancourt-Hulmel, M., Heumez, E., Machet, J.-M., Jeuffroy, M.-H., Gate, P., Martre, P., & Le Gouis, J. (2010). Deviation from the grain protein concentration–grain yield negative relationship is highly correlated to post-anthesis N uptake in winter wheat. *Journal of Experimental Botany*, 61(15), 4303–4312.
- Böhm, J., Schipprack, W., Mirdita, V., Utz, H. F., & Melchinger, A. E. (2014). Breeding potential of European flint maize landraces evaluated by their testcross performance. *Crop Science*, 54(4), 1665–1672.
- Bohn, M., Novais, J., Fonseca, R., Tuberosa, R., & Grift, T. E. (2006). Genetic evaluation of root complexity in maize. *Acta Agronomica Hungarica*, 54(3), 291–303.
- Boot, R. G. A., & Mensink, M. (1990). Size and morphology of root systems of perennial grasses from contrasting habitats as affected by nitrogen supply. *Plant and Soil*, 129, 291–299.
- Bouchet, A.-S., Laperche, A., Bissuel-Belaygue, C., Snowdon, R., Nesi, N., & Stahl, A. (2016). Nitrogen use efficiency in rapeseed. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 36, 1–20.
- Bremner, J. M. (1960). Determination of nitrogen in soil by the Kjeldahl method. *The Journal of Agricultural Science*, 55(1), 11–33.
- Brender, J. D., Weyer, P. J., Romitti, P. A., Mohanty, B. P., Shinde, M. U., Vuong, A. M., Sharkey, J. R., Dwivedi, D., Horel, S. A., & Kantamneni, J. (2013). Prenatal nitrate intake from drinking water and selected birth defects in offspring of participants in the national birth defects prevention study. *Environmental Health Perspectives*, 121(9), 1083–1089.
- Brown, A. H. D. (1978). Isozymes, plant population genetic structure and genetic conservation. *Theoretical and Applied Genetics*, 52, 145–157.
- Buckler, E. S., Holland, J. B., Bradbury, P. J., Acharya, C. B., Brown, P. J., Browne, C., Ersoz, E., Flint-Garcia, S., Garcia, A., & Glaubitz, J. C. (2009). The genetic architecture of maize flowering time. *Science*, 325(5941), 714–718.
- Burdon, J. J., & Zhan, J. (2020). Climate change and disease in plant communities. *PLoS Biology*,

- 18(11), e3000949.
- Burzaco, J. P., Ciampitti, I. A., & Vyn, T. J. (2014). Nitrapyrin impacts on maize yield and nitrogen use efficiency with spring-applied nitrogen: Field studies vs. meta-analysis comparison. *Agronomy Journal*, *106*(2), 753–760.
- Butterbach-Bahl, K., Baggs, E. M., Dannenmann, M., Kiese, R., & Zechmeister-Boltenstern, S. (2013). Nitrous oxide emissions from soils: how well do we understand the processes and their controls? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *368*(1621), 20130122.
- Cai, H., Chen, F., Mi, G., Zhang, F., Maurer, H. P., Liu, W., Reif, J. C., & Yuan, L. (2012). Mapping QTLs for root system architecture of maize (*Zea mays* L.) in the field at different developmental stages. *Theoretical and Applied Genetics*, *125*, 1313–1324.
- Cameron, K. C., Di, H. J., & Moir, J. L. (2013). Nitrogen losses from the soil/plant system: a review. *Annals of Applied Biology*, *162*(2), 145–173.
- Cane, M. A., Maccaferri, M., Nazemi, G., Salvi, S., Francia, R., Colalongo, C., & Tuberosa, R. (2014). Association mapping for root architectural traits in durum wheat seedlings as related to agronomic performance. *Molecular Breeding*, *34*(4), 1629–1645.
- Cárcova, J., & Otegui, M. E. (2001). Ear temperature and pollination timing effects on maize kernel set. *Crop Science*, *41*(6), 1809–1815.
- Carena, M. J., Yang, J., Caffarel, J. C., Mergoum, M., & Hallauer, A. R. (2009). Do different production environments justify separate maize breeding programs? *Euphytica*, *169*, 141–150.
- Carrillo-Perdomo, E., Vidal, A., Kreplak, J., Duborjal, H., Leveugle, M., Duarte, J., Desmetz, C., Deulvot, C., Raffiot, B., & Marget, P. (2020). Development of new genetic resources for faba bean (*Vicia faba* L.) breeding through the discovery of gene-based SNP markers and the construction of a high-density consensus map. *Scientific Reports*, *10*(1), 6790.
- Cassman, K. G., Dobermann, A., & Walters, D. T. (2002). Agroecosystems, nitrogen-use efficiency, and nitrogen management. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, *31*(2), 132–140.
- Cen, H., Weng, H., Yao, J., He, M., Lv, J., Hua, S., Li, H., & He, Y. (2017). Chlorophyll fluorescence imaging uncovers photosynthetic fingerprint of citrus Huanglongbing. *Frontiers in Plant Science*, *8*, 1509.
- Chardon, F., Barthélémy, J., Daniel-Vedele, F., & Masclaux-Daubresse, C. (2010). Natural variation of nitrate uptake and nitrogen use efficiency in *Arabidopsis thaliana* cultivated with limiting and ample nitrogen supply. *Journal of Experimental Botany*, *61*(9), 2293–2302.
- Chen, F., Fang, Z., Gao, Q., Ye, Y., Jia, L., Yuan, L., Mi, G., & Zhang, F. (2013). Evaluation of the yield and nitrogen use efficiency of the dominant maize hybrids grown in North and Northeast China. *Science China Life Sciences*, *56*(6), 552–560.
- Chen, F., Liu, J., Liu, Z., Chen, Z., Ren, W., Gong, X., Wang, L., Cai, H., Pan, Q., Yuan, L., Zhang, F., & Mi, G. (2021). Breeding for high-yield and nitrogen use efficiency in maize: Lessons from comparison between Chinese and US cultivars. In *Advances in Agronomy* (Vol. 166, pp. 251–275). Elsevier.
- Chen, J., Xu, W., Velten, J., Xin, Z., & Stout, J. (2012). Characterization of maize inbred lines for drought and heat tolerance. *Journal of Soil and Water Conservation*, *67*(5), 354–364.

- Chen, K., Kumudini, S. V., Tollenaar, M., & Vyn, T. J. (2015). Plant biomass and nitrogen partitioning changes between silking and maturity in newer versus older maize hybrids. *Field Crops Research*, *183*, 315–328.
- Chen, K., & Vyn, T. J. (2017). Post-silking factor consequences for N efficiency changes over 38 years of commercial maize hybrids. *Frontiers in Plant Science*, *8*, 1737.
- Chen, L., Song, Y., Li, S., Zhang, L., Zou, C., & Yu, D. (2012). The role of WRKY transcription factors in plant abiotic stresses. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Gene Regulatory Mechanisms*, *1819*(2), 120–128.
- Chen, Q., Mu, X., Chen, F., Yuan, L., & Mi, G. (2016). Dynamic change of mineral nutrient content in different plant organs during the grain filling stage in maize grown under contrasting nitrogen supply. *European Journal of Agronomy*, *80*, 137–153.
- Chen, R., Tian, M., Wu, X., & Huang, Y. (2011). Differential global gene expression changes in response to low nitrogen stress in two maize inbred lines with contrasting low nitrogen tolerance. *Genes & Genomics*, *33*, 491–497.
- Chen, X., Chen, F., Chen, Y., Gao, Q., Yang, X., Yuan, L., Zhang, F., & Mi, G. (2013). Modern maize hybrids in Northeast China exhibit increased yield potential and resource use efficiency despite adverse climate change. *Global Change Biology*, *19*(3), 923–936.
- Chen, Y., & Mi, G. (2018). Physiological mechanisms underlying post-silking nitrogen use efficiency of high-yielding maize hybrids differing in nitrogen remobilization efficiency. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, *181*(6), 923–931.
- Chen, Y., Wu, D., Mu, X., Xiao, C., Chen, F., Yuan, L., & Mi, G. (2016). Vertical Distribution of Photosynthetic Nitrogen Use Efficiency and Its Response to Nitrogen in Field-Grown Maize. *Crop Science*, *56*(1), 397–407.
- Chen, Y., Xiao, C., Chen, X., Li, Q., Zhang, J., Chen, F., Yuan, L., & Mi, G. (2014). Characterization of the plant traits contributed to high grain yield and high grain nitrogen concentration in maize. *Field Crops Research*, *159*, 1–9.
- Chen, Y., Xiao, C., Wu, D., Xia, T., Chen, Q., Chen, F., Yuan, L., & Mi, G. (2015). Effects of nitrogen application rate on grain yield and grain nitrogen concentration in two maize hybrids with contrasting nitrogen remobilization efficiency. *European Journal of Agronomy*, *62*, 79–89.
- Cherchali, F. Z., Ordás, B., Revilla, P., Pedrol, N., & Djemel, A. (2018). Heterotic patterns among Algerian, US Corn Belt, and European Flint maize populations under the Mediterranean conditions of North Africa. *Crop Science*, *58*(6), 2422–2432.
- Chevalier, A. (1932). Les productions végétales du Sahara et de ses confins Nord et Sud. Passé-présent-avenir. *Journal d'agriculture Traditionnelle et de Botanique Appliquée*, *12*(133), 669–924.
- Chivenge, P., Sharma, S., Bunquin, M. A., & Hellin, J. (2021). Improving nitrogen use efficiency—a key for sustainable rice production systems. *Frontiers in Sustainable Food Systems*, *5*, 737412.
- Ciampitti, I. A., & Vyn, T. J. (2011). A comprehensive study of plant density consequences on nitrogen uptake dynamics of maize plants from vegetative to reproductive stages. *Field Crops Research*, *121*(1), 2–18.
- Ciampitti, I. A., & Vyn, T. J. (2012). Physiological perspectives of changes over time in maize

- yield dependency on nitrogen uptake and associated nitrogen efficiencies: A review. *Field Crops Research*, 133, 48–67.
- Ciampitti, I. A., & Vyn, T. J. (2013). Grain nitrogen source changes over time in maize: A review. *Crop Science*, 53(2), 366–377.
- Congreves, K. A., Otchere, O., Ferland, D., Farzadfar, S., Williams, S., & Arcand, M. M. (2021). Nitrogen Use Efficiency Definitions of Today and Tomorrow. *Frontiers in Plant Science*, 12.
- Coque, M., & Gallais, A. (2007). Genetic variation for nitrogen remobilization and postsilking nitrogen uptake in maize recombinant inbred lines: heritabilities and correlations among traits. *Crop Science*, 47(5), 1787–1796.
- Cormier, F., Foulkes, J., Hirel, B., Gouache, D., Moëgne-Loccoz, Y., & Le Gouis, J. (2016). Breeding for increased nitrogen-use efficiency: A review for wheat (*T. aestivum* L.). *Plant Breeding*, 135(3), 255–278.
- Cui, Z., Zhang, F., Mi, G., Chen, F., Li, F., Chen, X., Li, J., & Shi, L. (2009). Interaction between genotypic difference and nitrogen management strategy in determining nitrogen use efficiency of summer maize. *Plant and Soil*, 317(1), 267–276.
- Curci, P. L., Aiese Cigliano, R., Zuluaga, D. L., Janni, M., Sanseverino, W., & Sonnante, G. (2017). Transcriptomic response of durum wheat to nitrogen starvation. *Scientific Reports*, 7(1), 1176.
- Dao, A., Sanou, J., Mitchell, S. E., Gracen, V., & Danquah, E. Y. (2014). Genetic diversity among INERA maize inbred lines with single nucleotide polymorphism (SNP) markers and their relationship with CIMMYT, IITA, and temperate lines. *BMC Genetics*, 15, 1–14.
- Dass, S., Arora, P., Kumari, M., & Pal, D. (2001). Morphological traits determining drought tolerance in maize (*Zea mays* L.). *Indian Journal of Agricultural Research*, 35(3), 190–193.
- Davidson, E. A., & Kanter, D. (2014). Inventories and scenarios of nitrous oxide emissions. *Environmental Research Letters*, 9(10), 105012.
- Davis, R. L., Patton, J. J., Teal, R. K., Tang, Y., Humphreys, M. T., Mosali, J., Girma, K., Lawles, J. W., Moges, S. M., & Malapati, A. (2003). Nitrogen balance in the Magruder plots following 109 years in continuous winter wheat. *Journal of Plant Nutrition*, 26(8), 1561–1580.
- Dawadi, D. R., & Sah, S. K. (2012). *Growth and yield of hybrid maize (Zea mays L.) in relation to planting density and nitrogen levels during winter season in Nepal*.
- de Bang, T. C., Husted, S., Laursen, K. H., Persson, D. P., & Schjoerring, J. K. (2021). The molecular–physiological functions of mineral macronutrients and their consequences for deficiency symptoms in plants. *New Phytologist*, 229(5), 2446–2469.
- de Sousa, C. A. F., de Paiva, D. S., Casari, R. A. das C. N., de Oliveira, N. G., Molinari, H. B. C., Kobayashi, A. K., Magalhães, P. C., Gomide, R. L., & Souza, M. T. (2017). A procedure for maize genotypes discrimination to drought by chlorophyll fluorescence imaging rapid light curves. *Plant Methods*, 13, 1–17.
- Dechorgnat, J., Francis, K. L., Dhugga, K. S., Rafalski, J. A., Tyerman, S. D., & Kaiser, B. N. (2019). Tissue and nitrogen-linked expression profiles of ammonium and nitrate transporters in maize. *BMC Plant Biology*, 19, 1–13.

- Dechorgnat, J., Nguyen, C. T., Armengaud, P., Jossier, M., Diatloff, E., Filleur, S., & Daniel-Vedele, F. (2011). From the soil to the seeds: the long journey of nitrate in plants. *Journal of Experimental Botany*, 62(4), 1349–1359.
- Demeke, B., Dejene, T., & Abebe, D. (2023). Genetic variability, heritability, and genetic advance of morphological, yield related and quality traits in upland rice (*Oryza Sativa* L.) genotypes at pawe, northwestern Ethiopia. *Cogent Food & Agriculture*, 9(1), 2157099.
- Demir, Z., Keçeci, M., & Tunç, A. E. (2021). Effects of nitrogen fertigation on yield, quality components, water use efficiency and nitrogen use efficiency of silage maize (*Zea Mays* L.) as the second crop. *Journal of Plant Nutrition*, 44(3), 373–394.
- Dewi, P. S., Widiyawati, I., Cahyani, W., & Ferrawati, K. (2023). Estimation of Heritability and Genetic Advance for Morphological and Physiological Traits in Rice (*Oryza Sativa* L.) Under Heat Stress. *Proceedings of the 3rd International Conference on Sustainable Agriculture for Rural Development (ICSARD 2022)*, 30, 251.
- Dhakal, K., Baral, B. R., Pokhrel, K. R., Pandit, N. R., Gaihre, Y. K., & Vista, S. P. (2021). Optimizing N Fertilization for Increasing Yield and Profits of Rainfed Maize Grown under Sandy Loam Soil. *Nitrogen*, 2(3), 359–377.
- Djemel, A., Álvarez-Iglesias, L., Santiago, R., Malvar, R. A., Pedrol, N., & Revilla, P. (2019). Algerian maize populations from the Sahara desert as potential sources of drought tolerance. *Acta Physiologiae Plantarum*, 41(1), 1–13.
- Djemel, A., Cherchali, F. Z., Benchikh-Le-Hocine, M., Malvar, R. A., & Revilla, P. (2018). Assessment of drought tolerance among Algerian maize populations from oases of the Saharan. *Euphytica*, 214(8), 1–11.
- Djemel, A., Revilla, P., Hanifi-Mekliche, L., Malvar, R. A., Alvarez, A., & Khelifi, L. (2012). Maize (*Zea mays* L.) from the Saharan oasis: adaptation to temperate areas and agronomic performance. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 59(7), 1493–1504.
- Dobermann, A. (2007). *Nutrient use efficiency—measurement and management*.
- Dobermann, A. R. (2005). Nitrogen use efficiency-state of the art. *Agronomy--Faculty Publications*, 316.
- Dobin, A., Davis, C. A., Schlesinger, F., Drenkow, J., Zaleski, C., Jha, S., Batut, P., Chaisson, M., & Gingeras, T. R. (2013). STAR: ultrafast universal RNA-seq aligner. *Bioinformatics*, 29(1), 15–21.
- Doebley, J. (2004). The Genetics of Maize Evolution. *Annual Review of Genetics*, 38(1), 37–59.
- Donald, C. M., & Hamblin, J. (1976). The Biological Yield and Harvest Index of Cereals as Agronomic and Plant Breeding Criteria. In *Advances in agronomy* (Vol. 28, pp. 361–405). Elsevier.
- Dordas, C. (2009). Dry matter, nitrogen and phosphorus accumulation, partitioning and remobilization as affected by N and P fertilization and source–sink relations. *European Journal of Agronomy*, 30(2), 129–139.
- Dordas, C. A., Lithourgidis, A. S., Matsi, T., & Barbayiannis, N. (2008). Application of liquid cattle manure and inorganic fertilizers affect dry matter, nitrogen accumulation, and partitioning in maize. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 80(3), 283–296.
- Dordas, C. A., & Sioulas, C. (2009). Dry matter and nitrogen accumulation, partitioning, and

- retranslocation in safflower (*Carthamus tinctorius* L.) as affected by nitrogen fertilization. *Field Crops Research*, 110(1), 35–43.
- DoVale, J. C., Fritsche-Neto, R., Bermudez, F., & Miranda, G. V. (2012). Efeitos gênicos de caracteres associados à eficiência no uso de nitrogênio em milho. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 47(3), 385–392.
- Dowswell, C. R., Paliwal, R. L., & Cantrell, R. P. (2019). *Maize in the third world*. CRC press.
- Du, Z., Zhou, X., Ling, Y., Zhang, Z., & Su, Z. (2010). agriGO: a GO analysis toolkit for the agricultural community. *Nucleic Acids Research*, 38(suppl_2), W64–W70.
- Duvick, D. N. (2005). The contribution of breeding to yield advances in maize (*Zea mays* L.). *Advances in Agronomy*, 86, 83–145.
- Duvick, D. N., & Cassman, K. G. (1999). Post–green revolution trends in yield potential of temperate maize in the North-Central United States. *Crop Science*, 39(6), 1622–1630.
- Eid, M. H. (2009). Estimation of heritability and genetic advance of yield traits in wheat (*Triticum aestivum* L.) under drought condition. *International Journal of Genetics and Molecular Biology*, 1(7), 115–120.
- Elrys, A. S., Elnahal, A. S., Abdo, A. I., Desoky, E.-S. M., Selem, E., & Rady, M. M. (2022). Traditional, Modern, and Molecular Strategies for Improving the Efficiency of Nitrogen Use in Crops for Sustainable Agriculture: a Fresh Look at an Old Issue. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 22(3), 3130–3156.
- Ene, C. O., Ogbonna, P. E., Agbo, C. U., & Chukwudi, U. P. (2016). Studies of phenotypic and genotypic variation in sixteen cucumber genotypes. *Chilean Journal of Agricultural Research*, 76(3), 307–313.
- Enggrob, K. L., Jakobsen, C. M., Pedersen, I. F., & Rasmussen, J. (2019). Newly depolymerized large organic N contributes directly to amino acid uptake in young maize plants. *New Phytologist*, 224(2), 689–699.
- Engineer, C. B., & Kranz, R. G. (2007). Reciprocal leaf and root expression of AtAmt1. 1 and root architectural changes in response to nitrogen starvation. *Plant Physiology*, 143(1), 236–250.
- Erenstein, O., Jaleta, M., Sonder, K., Mottaleb, K., & Prasanna, B. M. (2022). Global maize production, consumption and trade: Trends and R&D implications. *Food Security*, 14(5), 1295–1319.
- Fageria, N. K., & Baligar, V. C. (2005). Enhancing nitrogen use efficiency in crop plants. *Advances in Agronomy*, 88, 97–185.
- Fageria, N. K., Baligar, V. C., Heinemann, A. B., & Carvalho, M. C. S. (2015). Nitrogen Uptake and Use Efficiency in Rice. In *Nutrient Use Efficiency: from Basics to Advances* (pp. 285–296). Springer India.
- Fageria, N. K., Baligar, V. C., & Li, Y. C. (2008). The role of nutrient efficient plants in improving crop yields in the twenty first century. *Journal of Plant Nutrition*, 31(6), 1121–1157.
- Fageria, N. K., & Gheyi, H. R. (1999). *Efficient crop production*. Universidade Federal.
- Fagodiya, R. K., Kumar, A., Kumari, S., Medhi, K., & Shabnam, A. A. (2020). Role of nitrogen and its agricultural management in changing environment. In *Contaminants in Agriculture* (pp. 247–270). Springer.

- Fan, X., Naz, M., Fan, X., Xuan, W., Miller, A. J., & Xu, G. (2017). Plant nitrate transporters: from gene function to application. *Journal of Experimental Botany*, 68(10), 2463–2475.
- FAOSTAT. (2022). Statistics Division of the Food and Agriculture Organization of the United Nations. FAO. <https://www.fao.org/faostat/fr/#data/QCL>.
- Faraj, B. A. (2011). *Evaluation of Nitrogen Use Efficiency (NUE) in Wheat*. University of Adelaide, School of Agriculture, Food and Wine.
- Farooq, M. S., Wang, X., Uzair, M., Fatima, H., Fiaz, S., Maqbool, Z., Rehman, O. U., Yousuf, M., & Khan, M. R. (2022). Recent trends in nitrogen cycle and eco-efficient nitrogen management strategies in aerobic rice system. *Frontiers in Plant Science*, 13.
- Fathi, A., & Zeidali, E. (2021). Conservation tillage and nitrogen fertilizer: a review of corn growth and yield and weed management. *Central Asian Journal of Plant Science Innovation*, 1(3), 121–142.
- Ferdoush, A., Haque, M. A., Rashid, M. M., & Bari, M. A. A. (2017). Variability and traits association in maize (*Zea mays* L.) for yield and yield associated characters. *Journal of the Bangladesh Agricultural University*, 15(2), 193–198.
- Fiaz, S., Wang, X., Khan, S. A., Ahmar, S., Noor, M. A., Riaz, A., Ali, K., Abbas, F., Mora-Poblete, F., & Figueroa, C. R. (2021). Novel plant breeding techniques to advance nitrogen use efficiency in rice: A review. *GM Crops & Food*, 12(2), 627–646.
- Finkel, O. M., Castrillo, G., Paredes, S. H., González, I. S., & Dangl, J. L. (2017). Understanding and exploiting plant beneficial microbes. *Current Opinion in Plant Biology*, 38, 155–163.
- Fixen, P., Brentrup, F., Bruulsema, T., Garcia, F., Norton, R., & Zingore, S. (2015). Nutrient/fertilizer use efficiency: measurement, current situation and trends. *Managing Water and Fertilizer for Sustainable Agricultural Intensification*, 270.
- Flint-Garcia, S. A., Thuillet, A., Yu, J., Pressoir, G., Romero, S. M., Mitchell, S. E., Doebley, J., Kresovich, S., Goodman, M. M., & Buckler, E. S. (2005). Maize association population: a high-resolution platform for quantitative trait locus dissection. *The Plant Journal*, 44(6), 1054–1064.
- Foulkes, M. J., Hawkesford, M. J., Barraclough, P. B., Holdsworth, M. J., Kerr, S., Kightley, S., & Shewry, P. R. (2009). Identifying traits to improve the nitrogen economy of wheat: Recent advances and future prospects. *Field Crops Research*, 114(3), 329–342.
- Fowler, D. B. (2003). Crop nitrogen demand and grain protein concentration of spring and winter wheat. *Agronomy Journal*, 95(2), 260–265.
- Fu, W., Wang, Y., Ye, Y., Zhen, S., Zhou, B., Wang, Y., Hu, Y., Zhao, Y., & Huang, Y. (2020). Grain Yields and Nitrogen Use Efficiencies in Different Types of Stay-Green Maize in Response to Nitrogen Fertilizer. *Plants*, 9(4), 474.
- Gallais, A., & Coque, M. (2005). Genetic variation and selection for nitrogen use efficiency in maize: a synthesis. *Maydica*, 50(3/4), 531.
- Gallais, A., Coque, M., Le Gouis, J., Prioul, J. L., Hirel, B., & Quillere, I. (2007). Estimating the Proportion of Nitrogen Remobilization and of Postsilking Nitrogen Uptake Allocated to Maize Kernels by Nitrogen-15 Labeling. *Crop Science*, 47(2), 685–691.
- Gao, K., Chen, F., Yuan, L., Zhang, F., & Mi, G. (2015). A comprehensive analysis of root morphological changes and nitrogen allocation in maize in response to low nitrogen stress.

- Plant, Cell & Environment*, 38(4), 740–750.
- Garnett, T. P., & Rebetzke, G. J. (2013). Improving Crop Nitrogen Use in Dryland Farming: Interactions and Potential Trade-offs between Water-and Nutrient-Use Efficiency. *Improving Water and Nutrient-Use Efficiency in Food Production Systems*, 123–144.
- Gazal, A., Dar, Z. A., & Lone, A. A. (2018). Molecular breeding for abiotic stresses in maize (*Zea mays* L.). *Maize Germplasm-Characterization and Genetic Approaches for Crop Improvement 2018*.
- Geng, Y., Cao, G., & Wang, S. (2018). Nitrogen accumulation characteristics of high-yield spring maize in Northeast China. *International Journal of Plant Production*, 12(3), 149–157.
- Ghimire, B., & Timsina, D. (2015). Analysis of yield and yield attributing traits of maize genotypes in Chitwan, Nepal. *World Journal of Agricultural Research*, 3(5), 153–162.
- Giordano, M., Petropoulos, S. A., & Rouphael, Y. (2021). The Fate of Nitrogen from Soil to Plants: Influence of Agricultural Practices in Modern Agriculture. *Agriculture*, 11(10), 944.
- Glaser, B., Lehmann, J., & Zech, W. (2002). Ameliorating physical and chemical properties of highly weathered soils in the tropics with charcoal—a review. *Biology and Fertility of Soils*, 35, 219–230.
- Golla, B., & Chalchisa, D. (2019). Response of maize phenology and grain yield to various nitrogen rates and plant spacing at Bako, West Ethiopia. *Open Journal of Plant Science*, 4(1), 9–14.
- Gondwe, B. M., Mweetwa, A. M., Munyinda, K., Phiri, E., & Lungu, D. (2014). Evaluation of maize genotypes for nitrogen use efficiency. *Zambian Journal of Agricultural Science*, 10, 51–59.
- Good, A. G., & Beatty, P. H. (2011). Biotechnological Approaches to Improving Nitrogen Use Efficiency in Plants: Alanine Aminotransferase as a Case Study. In M. J. Hawkesford & P. Barraclough (Eds.), *The Molecular and Physiological Basis of Nutrient Use Efficiency in Crops* (pp. 165–191). Wiley.
- Gorbe, E., & Calatayud, A. (2012). Applications of chlorophyll fluorescence imaging technique in horticultural research: A review. *Scientia Horticulturae*, 138, 24–35.
- Goulding, K., Jarvis, S., & Whitmore, A. (2008). Optimizing nutrient management for farm systems. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363(1491), 667–680.
- Govindasamy, P., Muthusamy, S. K., Bagavathiannan, M., Mowrer, J., Jagannadham, P. T. K., Maity, A., Halli, H. M., GK, S., Vadivel, R., & TK, D. (2023). Nitrogen use efficiency—a key to enhance crop productivity under a changing climate. *Frontiers in Plant Science*, 14, 1121073.
- Grafton, R. Q., Daugbjerg, C., & Qureshi, M. E. (2015). Towards food security by 2050. *Food Security*, 7(2), 179–183.
- Gregersen, P. L., Culetic, A., Boschian, L., & Krupinska, K. (2013). Plant senescence and crop productivity. *Plant Molecular Biology*, 82, 603–622.
- Guerrieri, N., & Cavaletto, M. (2018). Cereals proteins. In *Proteins in food processing* (pp. 223–244). Elsevier.
- Guo, H., Pu, X., Jia, H., Zhou, Y., Ye, G., Yang, Y., Na, T., & Wang, J. (2022). Transcriptome

- analysis reveals multiple effects of nitrogen accumulation and metabolism in the roots, shoots, and leaves of potato (*Solanum tuberosum* L.). *BMC Plant Biology*, 22(1), 282.
- Guo, J., Fan, J., Xiang, Y., Zhang, F., Zheng, J., Yan, S., Yan, F., Hou, X., Li, Y., & Yang, L. (2021). Effects of nitrogen type on rainfed maize nutrient uptake and grain yield. *Agronomy Journal*, 113(6), 5454–5471.
- Guo, S., Chen, Y., Chen, X., Chen, Y., Yang, L., Wang, L., Qin, Y., Li, M., Chen, F., & Mi, G. (2020). Grain mineral accumulation changes in Chinese maize cultivars released in different decades and the responses to nitrogen fertilizer. *Frontiers in Plant Science*, 10, 1662.
- Haddad, L., Adel, B., Yekhelef, N., Benmahammed, A., & Bouzerzour, H. (2021). Durum wheat (*Triticum turgidum* ssp *durum*) improvement during the past 67-year in Algeria Performance assessment of a set of local varieties under rainfed conditions of the eastern high plateaus. *Jordan Journal of Biological Sciences*, 14, 327–336.
- Hailu, F., Johansson, E., & Merker, A. (2010). Patterns of phenotypic diversity for phenologic and qualitative traits in Ethiopian tetraploid wheat germplasm. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 57, 781–790.
- Han, M., Okamoto, M., Beatty, P. H., Rothstein, S. J., & Good, A. G. (2015). The genetics of nitrogen use efficiency in crop plants. *Annu. Rev. Genet*, 49(49), 269–289.
- Hanif, M. N. (2023). Factors Affecting Nitrogen Use Efficiency (NUE): Meta Analysis. *Türkiye Tarımsal Araştırmalar Dergisi*, 10(2), 231–242.
- Hao, Q. N., Zhou, X. A., Sha, A. H., Wang, C., Zhou, R., & Chen, S. L. (2011). Identification of genes associated with nitrogen-use efficiency by genome-wide transcriptional analysis of two soybean genotypes. *BMC Genomics*, 12(1), 525.
- Hartings, H., Berardo, N., Mazzinelli, G. F., Valoti, P., Verderio, A., & Motto, M. (2008). Assessment of genetic diversity and relationships among maize (*Zea mays* L.) Italian landraces by morphological traits and AFLP profiling. *Theoretical and Applied Genetics*, 117, 831–842.
- Havé, M., Marmagne, A., Chardon, F., & Masclaux-Daubresse, C. (2017). Nitrogen remobilization during leaf senescence: lessons from Arabidopsis to crops. *Journal of Experimental Botany*, 68(10), 2513–2529.
- Hawkesford, M. J. (2014). Reducing the reliance on nitrogen fertilizer for wheat production. *Journal of Cereal Science*, 59(3), 276–283.
- He, K., Xu, S., Zhang, X., Li, Y., Chang, L., Wang, Y., Shi, Y., Cui, T., Dong, Y., Lan, T., Liu, X., Du, Y., Zhang, R., Liu, J., & Xue, J. (2020). Mining of candidate genes for nitrogen use efficiency in maize based on genome-wide association study. *Molecular Breeding*, 40(9), 83.
- Hermans, C., Hammond, J. P., White, P. J., & Verbruggen, N. (2006). How do plants respond to nutrient shortage by biomass allocation? *Trends in Plant Science*, 11(12), 610–617.
- Herold, M. B., Baggs, E. M., & Daniell, T. J. (2012). Fungal and bacterial denitrification are differently affected by long-term pH amendment and cultivation of arable soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 54, 25–35.
- Hikosaka, K. (2004). Interspecific difference in the photosynthesis–nitrogen relationship: patterns, physiological causes, and ecological importance. *Journal of Plant Research*, 117, 481–494.

- Hirel, B., & Gallais, A. (2006). Rubisco synthesis, turnover and degradation: some new thoughts on an old problem. *New Phytologist*, 445–448.
- Hirel, B., Le Gouis, J., Ney, B., & Gallais, A. (2007). The challenge of improving nitrogen use efficiency in crop plants: towards a more central role for genetic variability and quantitative genetics within integrated approaches. *Journal of Experimental Botany*, 58(9), 2369–2387.
- Hirel, B., Tétu, T., Lea, P. J., & Dubois, F. (2011). Improving nitrogen use efficiency in crops for sustainable agriculture. *Sustainability*, 3(9), 1452–1485.
- Hochholdinger, F. (2009). The Maize Root System: Morphology, Anatomy, and Genetics. In *Handbook of Maize: Its Biology* (pp. 145–160). Springer New York.
- Hochholdinger, F. (2004). Genetic Dissection of Root Formation in Maize (*Zea mays*) Reveals Root-type Specific Developmental Programmes. *Annals of Botany*, 93(4), 359–368.
- Hochholdinger, F., & Tuberosa, R. (2009). Genetic and genomic dissection of maize root development and architecture. *Current Opinion in Plant Biology*, 12(2), 172–177.
- Hou, P., Liu, Y., Liu, W., Yang, H., Xie, R., Wang, K., Ming, B., Liu, G., Xue, J., & Wang, Y. (2021). Quantifying maize grain yield losses caused by climate change based on extensive field data across China. *Resources, Conservation and Recycling*, 174, 105811.
- Hubert, B., Rosegrant, M., Van Boekel, M. A. J. S., & Ortiz, R. (2010). The future of food: scenarios for 2050. *Crop Science*, 50, S-33.
- Ibeawuchi, I. I., Matthews-Njoku, E., Ofor, M. O., Anyanwu, C. P., & Onyia, V. N. (2008). Plant spacing, dry matter accumulation and yield of local and improved maize cultivars. *J. Am. Sci*, 4(1), 545–1003.
- Ibrahim, F., Anjembe, B. C., Usman, M., & Obam, J. O. (2022). Effects of nitrogen fertilizer rates on growth and yield of maize in Makurdi-Nigeria. *Journal of Agriculture & Ecosystem Management*, 2(1), 8–13.
- IFA. (2022) International Fertilizer Association. Nitrogen statistics from 1961–2019. IFADATA Statistics, France <http://ifadata.fertilizer.org>
- Ige, S. A., Bello, O., Charity, A., & Stephen, A. (2020). Estimation of genetic variation, heritability and genetic advance for yield and agronomic traits correlation of some low nitrogen tolerance maize (*Zea mays*) varieties in the tropics. *Research on Crops*, 21(3).
- Ignjatovic-Micic, D., Ristic, D., Babic, V., Andjelkovic, V., & Vancetovic, J. (2015). A simple ssr analysis for genetic diversity estimation of maize landraces. *Genetika*, 47(1), 53–62.
- IPNI. (2014). Nutrient Performance Indicators: The importance of farm scale assessments, linked to soil fertility, productivity, environmental impact and the adoption of grower best management practices. In *International Plant Nutrition Insitute Issue Review*.
- Iqbal, A., Qiang, D., Alamzeb, M., Xiangru, W., Huiping, G., Hengheng, Z., Nianchang, P., Xiling, Z., & Meizhen, S. (2020). Untangling the molecular mechanisms and functions of nitrate to improve nitrogen use efficiency. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 100(3), 904–914.
- Iqbal, J., Shinwari, Z. K., & Rabbani, M. A. (2015). Maize (*Zea mays* L.) germplasm agro-morphological characterization based on descriptive, cluster and principal component analysis. *Pakistan Journal of Botany*, 47(SI), 255–264.
- Islam, S., Zhang, J., Zhao, Y., She, M., & Ma, W. (2021). Genetic regulation of the traits

- contributing to wheat nitrogen use efficiency. *Plant Science*, 303, 110759.
- Jantke, K., Hartmann, M. J., Rasche, L., Blanz, B., & Schneider, U. A. (2020). Agricultural Greenhouse Gas Emissions: Knowledge and Positions of German Farmers. *Land*, 9(5), 130.
- Javed, T., Singhal, R. K., Shabbir, R., Shah, A. N., Kumar, P., Jinger, D., Dharmappa, P. M., Shad, M. A., Saha, D., & Anuragi, H. (2022). Recent Advances in Agronomic and Physio-Molecular Approaches for Improving Nitrogen Use Efficiency in Crop Plants. *Frontiers in Plant Science*, 13, 877544.
- Jiang, C., Lu, D., Zu, C., Shen, J., Wang, S., Guo, Z., Zhou, J., & Wang, H. (2018). 492. One-time root-zone N fertilization increases maize yield, NUE and reduces soil N losses in lime concretion black soil. *Scientific Reports*, 8(1), 10258.
- Jilo, T., Tulu, L., Birhan, T., & Beksisa, L. (2018). Genetic variability, heritability and genetic advance of maize (*Zea mays* L.) inbred lines for yield and yield related traits in southwestern Ethiopia. *Journal of Plant Breeding and Crop Science*, 10(10), 281–289.
- Johnson, D. A., Richards, R. A., & Turner, N. C. (1983). Yield, Water Relations, Gas Exchange, and Surface Reflectances of Near-Isogenic Wheat Lines Differing in Glaucousness 1. *Crop Science*, 23(2), 318–325.
- Johnson, H. W., Robinson, H. F., & Comstock, R. E. (1955). Estimates of genetic and environmental variability in soybeans 1. *Agronomy Journal*, 47(7), 314–318.
- Jones, D. L., Healey, J. R., Willett, V. B., Farrar, J. F., & Hodge, A. (2005). Dissolved organic nitrogen uptake by plants—an important N uptake pathway? *Soil Biology and Biochemistry*, 37(3), 413–423.
- Ju, C., Zhang, W., Liu, Y., Gao, Y., Wang, X., Yan, J., Yang, X., & Li, J. (2018). Genetic analysis of seedling root traits reveals the association of root trait with other agronomic traits in maize. *BMC Plant Biology*, 18(1), 171.
- Ju, F., Sun, L., Xiong, C., Wang, Z., Yu, H., Pang, J., Bai, H., Zhao, W., Zhou, Z., & Chen, B. (2023). Weighted gene co-expression network analysis revealed the key pathways and hub genes of potassium regulating cotton root adaptation to salt stress. *Frontiers in Plant Science*, 14, 1132877.
- Kaizzi, K. C., Byalebeka, J., Semalulu, O., Alou, I., Zimwanguyizza, W., Nansamba, A., Musinguzi, P., Ebanyat, P., Hyuha, T., & Wortmann, C. S. (2012). Maize Response to Fertilizer and Nitrogen Use Efficiency in Uganda. *Agronomy Journal*, 104(1), 73–82.
- Kakumanu, A., Ambavaram, M. M. R., Klumas, C., Krishnan, A., Batlang, U., Myers, E., Grene, R., & Pereira, A. (2012). Effects of drought on gene expression in maize reproductive and leaf meristem tissue revealed by RNA-Seq. *Plant Physiology*, 160(2), 846–867.
- Kamal, N. M., Gorafi, Y. S. A., Abdelrahman, M., Abdellatef, E., & Tsujimoto, H. (2019). Stay-green trait: A prospective approach for yield potential, and drought and heat stress adaptation in globally important cereals. *International Journal of Molecular Sciences*, 20(23), 5837.
- Kamara, A. Y., Ewansiha, S. U., & Menkir, A. (2014). Assessment of nitrogen uptake and utilization in drought tolerant and Striga resistant tropical maize varieties. *Archives of Agronomy and Soil Science*, 60(2), 195–207.
- Kamprath, E. J., Moll, R. H., & Rodriguez, N. (1982). Effects of nitrogen fertilization and recurrent selection on performance of hybrid populations of corn 1. *Agronomy Journal*, 74(6), 955–958.

- Kandel, M., Ghimire, S. K., Ojha, B. R., & Shrestha, J. (2017). Analysis of genetic diversity among the maize inbred lines (*Zea mays* L.) under heat stress condition. *Journal of Maize Research and Development*, 3(1), 86–97.
- Kant, S. (2018). Understanding nitrate uptake, signaling and remobilisation for improving plant nitrogen use efficiency. *Seminars in Cell & Developmental Biology*, 74, 89–96.
- Kant, S., Bi, Y.-M., & Rothstein, S. J. (2011). Understanding plant response to nitrogen limitation for the improvement of crop nitrogen use efficiency. *Journal of Experimental Botany*, 62(4), 1499–1509.
- Karamanos, R. E., Hanson, K., & Stevenson, F. C. (2014). Nitrogen form, time and rate of application, and nitrification inhibitor effects on crop production. *Canadian Journal of Plant Science*, 94(2), 425–432.
- Karunaratne, S. D., Han, Y., Zhang, X.-Q., & Li, C. (2020). Advances in understanding the molecular mechanisms and potential genetic improvement for nitrogen use efficiency in barley. *Agronomy*, 10(5), 662.
- Kassambara, A. (2016). Factoextra: extract and visualize the results of multivariate data analyses. *R Package Version, 1*.
- Kassambara, A., & Kassambara, M. A. (2019). Package ‘ggcorrplot.’ *R Package Version 0.1*, 3(3).
- Katna, G., & Sood, V. K. (2015). Plant Genetic Resources, Traditional Knowledge and Their Use in Crop Improvement. In *Plant Genetic Resources and Traditional Knowledge for Food Security* (pp. 23–38). Springer Singapore.
- Kaur, G., Asthir, B., Bains, N. S., & Farooq, M. (2015). Nitrogen nutrition, its assimilation and remobilization in diverse wheat genotypes. *International Journal of Agriculture and Biology*, 17(3).
- Kaur, S., Shamshad, M., Jindal, S., Kaur, A., Singh, S., Sharma, A., & Kaur, S. (2022). RNA-Seq-Based Transcriptomics Study to Investigate the Genes Governing Nitrogen Use Efficiency in Indian Wheat Cultivars. *Frontiers in Genetics*, 13, 853910.
- Keeney, D. R., and D. W. Nelson. (1982). Nitrogen-inorganic forms. In: A.L. Page, R.H. Miller and D. R. Keeney (ed). *Methods of Soil Analysis, Part 2: Chemical and Microbiological Properties*, 2nd Edition. ASA, SSA, Madison, Wisconsin, U.S.A. pp.643-698.
- Khan, F., Khan, S., Fahad, S., Faisal, S., Hussain, S., Ali, S., & Ali, A. (2014). Effect of different levels of nitrogen and phosphorus on the phenology and yield of maize varieties. *American Journal of Plant Sciences*, 2014.
- Khan, N., & Naqvi, F. N. (2011). Heritability of morphological traits in bread wheat advanced lines under irrigated and non-irrigated conditions. *Asian Journal of Agricultural Sciences*, 3(3), 215–222.
- Kichey, T., Hirel, B., Heumez, E., Dubois, F., & Le Gouis, J. (2007). In winter wheat (*Triticum aestivum* L.), post-anthesis nitrogen uptake and remobilisation to the grain correlates with agronomic traits and nitrogen physiological markers. *Field Crops Research*, 102(1), 22–32.
- Killi, D., Raschi, A., & Bussotti, F. (2020). Lipid peroxidation and chlorophyll fluorescence of photosystem II performance during drought and heat stress is associated with the antioxidant capacities of C3 sunflower and C4 maize varieties. *International Journal of Molecular Sciences*, 21(14), 4846.

- Kizilgeci, F., Yildirim, M., Albayrak, O., Bicer, B. T., Hossain, A., Sabagh, A. E. L., & Akinci, C. (2018). Evaluation of Turkish maize landraces through observing their yield and agromorphological traits for genetic improvement of new maize cultivars. *Acta Fytotechnica et Zootechnica*, 21(2), 31–43.
- Körschens, M., Albert, E., Armbruster, M., Barkusky, D., Baumecker, M., Behle-Schalk, L., Bischoff, R., Čergan, Z., Ellmer, F., & Herbst, F. (2013). Effect of mineral and organic fertilization on crop yield, nitrogen uptake, carbon and nitrogen balances, as well as soil organic carbon content and dynamics: results from 20 European long-term field experiments of the twenty-first century. *Archives of Agronomy and Soil Science*, 59(8), 1017–1040.
- Kosgey, J. R., Moot, D. J., Fletcher, A. L., & McKenzie, B. A. (2013). Dry matter accumulation and post-silking N economy of ‘stay-green’ maize (*Zea mays* L.) hybrids. *European Journal of Agronomy*, 51, 43–52.
- Kramer, D. M., Johnson, G., Kiirats, O., & Edwards, G. E. (2004). New fluorescence parameters for the determination of QA redox state and excitation energy fluxes. *Photosynthesis Research*, 79, 209–218.
- Krueger, F. (2021). *Trim Galore*. In *GitHub repository*. GitHub. <https://github.com/FelixKrueger/TrimGalore>
- Kumagai, E., Araki, T., Hamaoka, N., & Ueno, O. (2011). Ammonia emission from rice leaves in relation to photorespiration and genotypic differences in glutamine synthetase activity. *Annals of Botany*, 108(7), 1381–1386.
- Kumar, A., Gupta, N., Gupta, A. K., & Gaur, V. S. (2009). Identification of biomarker for determining genotypic potential of nitrogen-use-efficiency and optimization of the nitrogen inputs in crop plants. *Journal of Crop Science and Biotechnology*, 12(4), 183–194.
- Kumar, B., Abdel-Ghani, A. H., Pace, J., Reyes-Matamoros, J., Hochholdinger, F., & Lübberstedt, T. (2014). Association analysis of single nucleotide polymorphisms in candidate genes with root traits in maize (*Zea mays* L.) seedlings. *Plant Science*, 224, 9–19.
- Kumar, B., Abdel-Ghani, A. H., Reyes-Matamoros, J., Hochholdinger, F., & Lübberstedt, T. (2012). Genotypic variation for root architecture traits in seedlings of maize (*Zea mays* L.) inbred lines. *Plant Breeding*, 131(4), 465–478.
- Kumar, B., & Narayana, T. (2013). Candidate gene based association study for nitrogen use efficiency and associated traits in maize. In *Genetics*.
- Ladha, J. K., Pathak, H., Krupnik, T. J., Six, J., & van Kessel, C. (2005). Efficiency of fertilizer nitrogen in cereal production: retrospects and prospects. *Advances in Agronomy*, 87, 85–156.
- Ladha, J. K., Tirol-Padre, A., Reddy, C. K., Cassman, K. G., Verma, S., Powlson, D. S., Van Kessel, C., de B Richter, D., Chakraborty, D., & Pathak, H. (2016). Global nitrogen budgets in cereals: A 50-year assessment for maize, rice and wheat production systems. *Scientific Reports*, 6(1), 1–9.
- Laffite, H. R., Edmeades, G. O., & Taba, S. (1997). Adaptive strategies identified among tropical maize landraces for nitrogen-limiting environments. *Field Crops Research*, 49, 187–204.
- Lafitte, H. R., Edmeades, G. O., & Taba, S. (1997). Adaptive strategies identified among tropical maize landraces for nitrogen-limited environments. *Field Crops Research*, 49(2–3), 187–204.

- Lai, Z., Fan, J., Yang, R., Xu, X., Liu, L., Li, S., Zhang, F., & Li, Z. (2022). Interactive effects of plant density and nitrogen rate on grain yield, economic benefit, water productivity and nitrogen use efficiency of drip-fertigated maize in northwest China. *Agricultural Water Management*, 263, 107453.
- Lal, M. K., Singh, B., Sharma, S., Singh, M. P., & Kumar, A. (2021). Glycemic index of starchy crops and factors affecting its digestibility: A review. *Trends in Food Science & Technology*, 111, 741–755.
- Langfelder, P., & Horvath, S. (2007). Eigengene networks for studying the relationships between co-expression modules. *BMC Systems Biology*, 1, 1–17.
- Langfelder, P., & Horvath, S. (2008). WGCNA: an R package for weighted correlation network analysis. *BMC Bioinformatics*, 9, 1–13.
- Laskari, M., Menexes, G. C., Kalfas, I., Gatzolis, I., & Dordas, C. (2022). Effects of Fertilization on Morphological and Physiological Characteristics and Environmental Cost of Maize (*Zea mays* L.). *Sustainability*, 14(14), 8866.
- Lassaletta, L., Billen, G., Grizzetti, B., Anglade, J., & Garnier, J. (2014). 50 year trends in nitrogen use efficiency of world cropping systems: the relationship between yield and nitrogen input to cropland. *Environmental Research Letters*, 9(10), 105011.
- Laumont, P., & Laby, H. (1950). Le maïs et sa culture en Algérie. Doc et Rens agricoles. *Bulletin*, 155.
- Laumont, P. N. (1950). *Le maïs et sa culture en Algérie*. C. Vollot.
- Le Gouis, J., Delebarre, O., Beghin, D., Heumez, E., & Pluchard, P. (1999). Nitrogen uptake and utilisation efficiency of two-row and six-row winter barley cultivars grown at two N levels. *European Journal of Agronomy*, 10(2), 73–79.
- Lebedev, V. G., Popova, A. A., & Shestibratov, K. A. (2021). Genetic engineering and genome editing for improving nitrogen use efficiency in plants. *Cells*, 10(12), 3303.
- Lee, S. (2021). Recent advances on nitrogen use efficiency in rice. *Agronomy*, 11(4), 753.
- Lemaire, G., van Oosterom, E., Sheehy, J., Jeuffroy, M. H., Massignam, A., & Rossato, L. (2007). Is crop N demand more closely related to dry matter accumulation or leaf area expansion during vegetative growth? *Field Crops Research*, 100(1), 91–106.
- Li, G., Cheng, G., Lu, W., & Lu, D. (2021). Differences of yield and nitrogen use efficiency under different applications of slow release fertilizer in spring maize. *Journal of Integrative Agriculture*, 20(2), 554–564.
- Li, H., Hu, B., & Chu, C. (2017). Nitrogen use efficiency in crops: Lessons from Arabidopsis and rice. *Journal of Experimental Botany*, 68(10), 2477–2488.
- Li, M., Xu, J., Gao, Z., Tian, H., Gao, Y., & Kariman, K. (2020). Genetically modified crops are superior in their nitrogen use efficiency-A meta-analysis of three major cereals. *Scientific Reports*, 10(1), 8568.
- Li, P., Chen, F., Cai, H., Liu, J., Pan, Q., Liu, Z., Gu, R., Mi, G., Zhang, F., & Yuan, L. (2015). A genetic relationship between nitrogen use efficiency and seedling root traits in maize as revealed by QTL analysis. *Journal of Experimental Botany*, 66(11), 3175–3188.
- Li, P., Pan, T., Wang, H., Wei, J., Chen, M., Hu, X., Zhao, Y., Yang, X., Yin, S., Xu, Y., Fang, H., Liu, J., Xu, C., & Yang, Z. (2019). Natural variation of ZmHKT1 affects root morphology

- in maize at the seedling stage. *Planta*, 249(3), 879–889.
- Li, P., Zhuang, Z., Cai, H., Cheng, S., Soomro, A. A., Liu, Z., Gu, R., Mi, G., Yuan, L., & Chen, F. (2016). Use of genotype-environment interactions to elucidate the pattern of maize root plasticity to nitrogen deficiency. *Journal of Integrative Plant Biology*, 58(3), 242–253.
- Li, Q., Ding, G., Yang, N., White, P. J., Ye, X., Cai, H., Lu, J., Shi, L., & Xu, F. (2020). Comparative genome and transcriptome analysis unravels key factors of nitrogen use efficiency in *Brassica napus* L. *Plant, Cell & Environment*, 43(3), 712–731.
- Li, Q., Du, L., Feng, D., Ren, Y., Li, Z., Kong, F., & Yuan, J. (2020). Grain-filling characteristics and yield differences of maize cultivars with contrasting nitrogen efficiencies. *The Crop Journal*, 8(6), 990–1001.
- Li, R., Zeng, Y., Xu, J., Wang, Q., Wu, F., Cao, M., Lan, H., Liu, Y., & Lu, Y. (2015). Genetic variation for maize root architecture in response to drought stress at the seedling stage. *Breeding Science*, 65(4), 298–307.
- Li, X., Zeng, R., & Liao, H. (2016). Improving crop nutrient efficiency through root architecture modifications. *Journal of Integrative Plant Biology*, 58(3), 193–202.
- Li, Z., Liu, C., Zhang, Y., Wang, B., Ran, Q., & Zhang, J. (2019). The bHLH family member ZmPTF1 regulates drought tolerance in maize by promoting root development and abscisic acid synthesis. *Journal of Experimental Botany*, 70(19), 5471–5486.
- Liao, Y., Smyth, G. K., & Shi, W. (2014). featureCounts: an efficient general purpose program for assigning sequence reads to genomic features. *Bioinformatics*, 30(7), 923–930.
- Lin, Y., Hu, Y., Ren, C., Guo, L., Wang, C., Jiang, Y., Wang, X., Phendukani, H., & Zeng, Z. (2013). Effects of nitrogen application on chlorophyll fluorescence parameters and leaf gas exchange in naked oat. *Journal of Integrative Agriculture*, 12(12), 2164–2171.
- Lipi, L. F., Hasan, M. J., Akter, A., Quddus, M. R., Biswas, P. L., Ansari, A., & Akter, S. (2020). Genetic variation, heritability and genetic advance in some promising rice hybrids. *SAARC Journal of Agriculture*, 18(2), 39–49.
- Liu, C., Yuan, Y., Liu, J., Wang, H., Ma, Q., Zhou, Y., Liu, C., Gong, X., & Feng, B. (2022). Comparative transcriptome and physiological analysis unravel proso millet (*Panicum miliaceum* L.) source leaf adaptation to nitrogen deficiency with high nitrogen use efficiency. *Environmental and Experimental Botany*, 199, 104891.
- Liu, G., Hou, P., Xie, R., Ming, B., Wang, K., Xu, W., Liu, W., Yang, Y., & Li, S. (2017). Canopy characteristics of high-yield maize with yield potential of 22.5 Mg ha⁻¹. *Field Crops Research*, 213, 221–230.
- Liu, G., Yang, Y., Guo, X., Liu, W., Xie, R., Ming, B., Xue, J., Wang, K., Li, S., & Hou, P. (2023). A global analysis of dry matter accumulation and allocation for maize yield breakthrough from 1.0 to 25.0 Mg ha⁻¹. *Resources, Conservation and Recycling*, 188, 106656.
- Liu, H., Able, A. J., & Able, J. A. (2021). Nitrogen starvation-responsive microRNAs are affected by transgenerational stress in durum wheat seedlings. *Plants*, 10(5), 826.
- Liu, J., Li, J., Chen, F., Zhang, F., Ren, T., Zhuang, Z., & Mi, G. (2008). Mapping QTLs for root traits under different nitrate levels at the seedling stage in maize (*Zea mays* L.). *Plant and Soil*, 305(1), 253–265.
- Liu, J., Yuan, J., Cai, H., Ren, J., Liang, Y., Hou, W., & Chen, G. (2020). Accumulation and

- partition of dry mass and nitrogen in three maize (*Zea mays* L.) hybrids grown under five planting densities. *Applied Ecology And Environmental Research*, 18(4), 5683–5699.
- Liu, Q., Wu, K., Song, W., Zhong, N., Wu, Y., & Fu, X. (2022). Improving crop nitrogen use efficiency toward sustainable green revolution. *Annual Review of Plant Biology*, 73, 523–551.
- Liu, S., Wang, X., Yin, X., Savoy, H. J., McClure, A., & Essington, M. E. (2019). Ammonia volatilization loss and corn nitrogen nutrition and productivity with efficiency enhanced UAN and urea under no-tillage. *Scientific Reports*, 9(1), 6610.
- Liu, Y., Hu, B., & Chu, C. (2023). Toward improving nitrogen use efficiency in rice: Utilization, coordination, and availability. *Current Opinion in Plant Biology*, 71, 102327.
- Liu, Z., Gao, K., Shan, S., Gu, R., Wang, Z., Craft, E. J., Mi, G., Yuan, L., & Chen, F. (2017). Comparative Analysis of Root Traits and the Associated QTLs for Maize Seedlings Grown in Paper Roll, Hydroponics and Vermiculite Culture System. *Frontiers in Plant Science*, 8, 436.
- Liu, Z., Guo, R., Zhao, J., Cai, Y., Wang, F., Cao, M., Ronghuan, W., Shi, Y., Song, Y., & Wang, T. (2009). Genetic diversity of two important groups of maize landraces with same name in china revealed by M13 Tailed-Primer SSRs. *Agricultural Sciences in China*, 8(1), 15–23.
- Liu, Z., Hu, C., Wang, Y., Sha, Y., Hao, Z., Chen, F., Yuan, L., & Mi, G. (2021). Nitrogen allocation and remobilization contributing to low-nitrogen tolerance in stay-green maize. *Field Crops Research*, 263, 108078.
- Lobell, D. B., Schlenker, W., & Costa-Roberts, J. (2011). Climate Trends and Global Crop Production Since 1980. *Science*, 333(6042), 616–620.
- Love, M. I., Huber, W., & Anders, S. (2014). Moderated estimation of fold change and dispersion for RNA-seq data with DESeq2. *Genome Biology*, 15, 1–21.
- Ma, B. L., Dwyer, L. M., Tollenaar, M., & Smith, D. L. (1998). Stem infusion of nitrogen-15 to quantify nitrogen remobilization in maize. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 29(3–4), 305–317.
- Ma, D., Yu, X., Ming, B., Li, S., Xie, R., & Gao, J. (2020). Maize nitrogen use efficiency improved due to density tolerance increase since the 1950s. *Agronomy Journal*, 112(3), 1537–1548.
- Ma, L., Qing, C., Frei, U., Shen, Y., & Lübberstedt, T. (2020). Association mapping for root system architecture traits under two nitrogen conditions in germplasm enhancement of maize doubled haploid lines. *Crop Journal*, 8(2), 213–226.
- MADRP. (2021). Données fournies par le Ministère de l’Agriculture, du Développement Rural et de la Pêche.
- Mahboob, W., Yang, G., & Irfan, M. (2023). Crop nitrogen (N) utilization mechanism and strategies to improve N use efficiency. *Acta Physiologiae Plantarum*, 45(4), 52.
- Mahmud, K., Panday, D., Mergoum, A., & Missaoui, A. (2021). Nitrogen losses and potential mitigation strategies for a sustainable agroecosystem. *Sustainability*, 13(4), 2400.
- Maia, C., DoVale, J. C., Fritsche-Neto, R., Cavatte, P. C., & Miranda, G. V. (2011). The difference between breeding for nutrient use efficiency and for nutrient stress tolerance. *Crop Breeding and Applied Biotechnology*, 11, 270–275.

- Majid, M. A., Islam, M. S., El Sabagh, A., Hasan, M. K., Saddam, M. O., Barutcular, C., Ratnasekera, D., Abdelaal, A. A., & Islam, M. S. (2017). *Influence of varying nitrogen levels on growth, yield and nitrogen use efficiency of hybrid maize (Zea mays)*.
- Makhziah, R., & Koentjoro, Y. (2011). *Genetic variation and agronomic traits associated with nitrogen use efficiency in maize*.
- Malagoli, P., Laine, P., Rossato, L., & Ourry, A. (2005). Dynamics of nitrogen uptake and mobilization in field-grown winter oilseed rape (*Brassica napus*) from stem extension to harvest. II. An ¹⁵N-labelling-based simulation model of N partitioning between vegetative and reproductive tissues. *Annals of Botany*, 95(7), 1187–1198.
- Mălinaş, A., Vidican, R., Rotar, I., Mălinaş, C., Moldovan, C. M., & Proorocu, M. (2022). Current Status and Future Prospective for Nitrogen Use Efficiency in Wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plants*, 11(2), 217.
- Manavalan, L. P., Musket, T., & Nguyen, H. T. (2011). Natural genetic variation for root traits among diversity lines of maize (*Zea Mays* L.). *Maydica*, 56(1).
- Mandal, U. K., Sharma, K. L., Prasad, J., Reddy, B. S., Narsimlu, B., Saikia, U. S., Adake, R. V., Yadaiah, P., Masane, R. N., & Venkanna, K. (2012). Nutrient losses by runoff and sediment from an agricultural field in semi-arid tropical India. *Indian Journal of Dryland Agricultural Research and Development*, 27(1), 1–9.
- Mandolino, C. I., D'andrea, K. E., Olmos, S. E., Otegui, M. E., & Eyhéride, G. H. (2018). *Maize nitrogen use efficiency: QTL mapping in a US Dent x Argentine-Caribbean flint RILs population*.
- Manjarres-Hernández, E. H., Arias-Moreno, D. M., Morillo-Coronado, A. C., Ojeda-Pérez, Z. Z., & Cárdenas-Chaparro, A. (2021). Phenotypic characterization of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) for the selection of promising materials for breeding programs. *Plants*, 10(7), 1339.
- Mannan, M. A., & Shashi, M. A. (2019). Amelioration of drought tolerance in maize using rice husk biochar. In *Maize-Production and Use* (pp. 1–19). IntechOpen.
- Marschner, H. (2011). *Marschner's mineral nutrition of higher plants*. Academic press.
- Maruthi, R. T., & Rani, K. J. (2015). Genetic variability, heritability and genetic advance estimates in maize (*Zea mays* L.) inbred lines. *Journal of Applied and Natural Science*, 7(1), 149–154.
- Mary, B., & Recous, S. (1994). Measurement of nitrogen mineralization and immobilization fluxes in soil as a means of predicting net mineralization. *European Journal of Agronomy*, 3(4), 291–300.
- Mascia, M., Segal, D., Zamboni, A., & Varanini, Z. (2019). Nitrogen starvation differentially influences transcriptional and uptake rate profiles in roots of two maize inbred lines with different NUE. *International Journal of Molecular Sciences*, 20(19), 4856.
- Masclaux-Daubresse, C., Daniel-Vedele, F., Dechorgnat, J., Chardon, F., Gaufichon, L., & Suzuki, A. (2010). Nitrogen uptake, assimilation and remobilization in plants: challenges for sustainable and productive agriculture. *Annals of Botany*, 105(7), 1141–1157.
- Masclaux-Daubresse, C., Reisdorf-Cren, M., & Orsel, M. (2008). Leaf nitrogen remobilisation for plant development and grain filling. *Plant Biology*, 10, 23–36.

- Mastrodomenico, A., Hendrix, C., & Below, F. (2018). Nitrogen Use Efficiency and the Genetic Variation of Maize Expired Plant Variety Protection Germplasm. *Agriculture*, 8(1), 3.
- Mathur, S., & Jajoo, A. (2014). Alterations in photochemical efficiency of photosystem II in wheat plant on hot summer day. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 20, 527–531.
- Matsuoka, Y., Vigouroux, Y., Goodman, M. M., Sanchez G, J., Buckler, E., & Doebley, J. (2002). A single domestication for maize shown by multilocus microsatellite genotyping. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(9), 6080–6084.
- Mauceri, A., Bassolino, L., Lupini, A., Badeck, F., Rizza, F., Schiavi, M., Toppino, L., Abenavoli, M. R., Rotino, G. L., & Sunseri, F. (2020). Genetic variation in eggplant for Nitrogen Use Efficiency under contrasting NO₃-supply. *Journal of Integrative Plant Biology*, 62(4), 487–508.
- Maxwell, K., & Johnson, G. N. (2000). Chlorophyll fluorescence—a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, 51(345), 659–668.
- McAllister, C. H., Beatty, P. H., & Good, A. G. (2012). Engineering nitrogen use efficient crop plants: the current status. *Plant Biotechnology Journal*, 10(9), 1011–1025.
- McCarthy, J. J., Canziani, O. F., Leary, N. A., Dokken, D. J., & White, K. S. (2001). *Climate change 2001: impacts, adaptation, and vulnerability: contribution of Working Group II to the third assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (Vol. 2). Cambridge University Press.
- Mendonça, L. de F., Granato, Í. S. C., Alves, F. C., Morais, P. P. P., Vidotti, M. S., & Fritscheto, R. (2017). Accuracy and simultaneous selection gains for N-stress tolerance and N-use efficiency in maize tropical lines. *Scientia Agricola*, 74(6), 481–488.
- Meng, Q., YUE, S., HOU, P., CUI, Z., & CHEN, X. (2016). Improving Yield and Nitrogen Use Efficiency Simultaneously for Maize and Wheat in China: A Review. *Pedosphere*, 26(2), 137–147.
- Mi, G., Chen, F., Yuan, L., & Zhang, F. (2016). Ideotype Root System Architecture for Maize to Achieve High Yield and Resource Use Efficiency in Intensive Cropping Systems. In *Advances in Agronomy* (Vol. 139, pp. 73–97). Elsevier.
- Mi, G., Chen, F., & Zhang, F. (2007). Physiological and genetic mechanisms for nitrogen-use efficiency in maize. *Journal of Crop Science and Biotechnology*, 10(2), 57–63.
- Mi, G., Liu, J., Chen, F., Zhang, F., Cui, Z., & Liu, X. (2003). Nitrogen uptake and remobilization in maize hybrids differing in leaf senescence. *Journal of Plant Nutrition*, 26(1), 237–247.
- Michael Beman, J., Arrigo, K. R., & Matson, P. A. (2005). Agricultural runoff fuels large phytoplankton blooms in vulnerable areas of the ocean. *Nature*, 434(7030), 211–214.
- Moll, R. H., Jackson, W. A., & Mikkelsen, R. L. (1994). Recurrent selection for maize grain yield: dry matter and nitrogen accumulation and partitioning changes. *Crop Science*, 34(4), 874–881.
- Moll, R. H., Kamprath, E. J., & Jackson, W. A. (1982). Analysis and Interpretation of Factors Which Contribute to Efficiency of Nitrogen Utilization. *Agronomy Journal*, 74(3), 562–564.
- Mosier, A., Syers, J. K., & Freney, J. R. (2013). *Agriculture and the nitrogen cycle: assessing the impacts of fertilizer use on food production and the environment* (Vol. 65). Island Press.
- Mosse, J. (1990). Nitrogen-to-protein conversion factor for ten cereals and six legumes or

- oilseeds. A reappraisal of its definition and determination. Variation according to species and to seed protein content. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 38(1), 18–24.
- Mu, X., Chen, F., Wu, Q., Chen, Q., Wang, J., Yuan, L., & Mi, G. (2015). Genetic improvement of root growth increases maize yield via enhanced post-silking nitrogen uptake. *European Journal of Agronomy*, 63, 55–61.
- Mu, X., Chen, Q., Chen, F., Yuan, L., & Mi, G. (2017). A RNA-Seq analysis of the response of photosynthetic system to low nitrogen supply in maize leaf. *International Journal of Molecular Sciences*, 18(12), 2624.
- Mu, X., Chen, Q., Chen, F., Yuan, L., & Mi, G. (2018). Dynamic remobilization of leaf nitrogen components in relation to photosynthetic rate during grain filling in maize. *Plant Physiology and Biochemistry*, 129, 27–34.
- Mueller, N. D., Gerber, J. S., Johnston, M., Ray, D. K., Ramankutty, N., & Foley, J. A. (2012). Closing yield gaps through nutrient and water management. *Nature*, 490(7419), 254–257.
- Mueller, S. M., Messina, C. D., & Vyn, T. J. (2019). Simultaneous gains in grain yield and nitrogen efficiency over 70 years of maize genetic improvement. *Scientific Reports*, 9(1), 1–8.
- Mueller, S. M., & Vyn, T. J. (2016). Maize Plant Resilience to N Stress and Post-silking N Capacity Changes over Time: A Review. *Frontiers in Plant Science*, 7, 53.
- Mugo, S., De Groote, H., Bergvinson, D., Mulaa, M., Songa, J., & Gichuki, S. (2005). Developing Bt maize for resource-poor farmers—Recent advances in the IRMA project. *African Journal of Biotechnology*, 4(13).
- Mulungu, K., & Ng'ombe, J. N. (2019). Climate change impacts on sustainable maize production in Sub-Saharan Africa: A review. *Maize Prod. Use*, 47–58.
- Mundim, G. B., Viana, J. M. S., Maia, C., Paes, G. P., & DeLima, R. O. (2013). Genetic diversity and path analysis for nitrogen use efficiency in popcorn inbred lines. *Euphytica*, 191(2), 291–299.
- Murchie, E. H., & Lawson, T. (2013). Chlorophyll fluorescence analysis: a guide to good practice and understanding some new applications. *Journal of Experimental Botany*, 64(13), 3983–3998.
- Mustafa, H. S. Bin, Aslam, M., Hasan, E., Hussain, F., & Farooq, J. (2014). Genetic variability and path coefficient in maize (*Zea mays* L.) genotypes. *The Journal of Agricultural Sciences*.
- Näsholm, T., Kielland, K., & Ganeteg, U. (2009). Uptake of organic nitrogen by plants. *New Phytologist*, 182(1), 31–48.
- Nasielski, J., Earl, H., & Deen, B. (2019). Luxury vegetative nitrogen uptake in maize buffers grain yield under post-silking water and nitrogen stress: a mechanistic understanding. *Frontiers in Plant Science*, 10, 318.
- Nasielski, J., Earl, H., & Deen, B. (2020). Which plant traits are most strongly related to post-silking nitrogen uptake in maize under water and/or nitrogen stress? *Journal of Plant Physiology*, 244, 153059.
- Neeraja, C. N., Subramanyam, D., Surekha, K., Rao, P. R., Rao, L. V. S., Babu, M. B. B. P., & Voleti, S. R. (2016). Advances in genetic basis of nitrogen use efficiency of rice. *Indian Journal of Plant Physiology*, 21, 504–513.

- Nelimor, C., Badu-Apraku, B., Nguetta, S. P. A., Tetteh, A. Y., & Garcia-Oliveira, A. L. (2020). Phenotypic characterization of maize landraces from Sahel and Coastal West Africa reveals marked diversity and potential for genetic improvement. *Journal of Crop Improvement*, *34*(1), 122–138.
- Nelson, D. R., & Mele, P. M. (2006). The impact of crop residue amendments and lime on microbial community structure and nitrogen-fixing bacteria in the wheat rhizosphere. *Soil Research*, *44*(4), 319–329.
- Neupane, D., Adhikari, P., Bhattarai, D., Rana, B., Ahmed, Z., Sharma, U., & Adhikari, D. (2022). Does climate change affect the yield of the top three cereals and food security in the world? *Earth*, *3*(1), 45–71.
- Ngoune Tandzi, L., & Mutengwa, C. S. (2019). Estimation of Maize (*Zea mays* L.) Yield Per Harvest Area: Appropriate Methods. *Agronomy*, *10*(1), 29.
- Nguyen, G. N., & Kant, S. (2018). Improving nitrogen use efficiency in plants: effective phenotyping in conjunction with agronomic and genetic approaches. *Functional Plant Biology*, *45*(6), 606–619.
- Nielsen, R. L. (2006). N loss mechanisms and nitrogen use efficiency. *Purdue Nitrogen Management Workshops*, 1–5.
- Ning, P., Fritschi, F. B., & Li, C. (2017). Temporal dynamics of post-silking nitrogen fluxes and their effects on grain yield in maize under low to high nitrogen inputs. *Field Crops Research*, *204*, 249–259.
- Ning, P., Li, S., Yu, P., Zhang, Y., & Li, C. (2013). Post-silking accumulation and partitioning of dry matter, nitrogen, phosphorus and potassium in maize varieties differing in leaf longevity. *Field Crops Research*, *144*, 19–27.
- Noëlle, M. A. H., Richard, K., Vernon, G., Martin, Y. A., Laouali, M. N., Liliane, T. N., & Godswill, N.-N. (2017). Combining ability and gene action of tropical maize (*Zea mays* L.) inbred lines under low and high nitrogen conditions. *Journal of Agricultural Science*, *9*(4), 222–235.
- Noor, M. A. (2017). Nitrogen management and regulation for optimum NUE in maize—A mini review. *Cogent Food & Agriculture*, *3*(1), 1348214.
- Ntinyari, W., Gweyi-Onyango, J., Giweta, M., Mochoge, B., Mutegi, J., Nziguheba, G., & Masso, C. (2022). Nitrogen use efficiency trends for sustainable crop productivity in Lake Victoria basin: smallholder farmers' perspectives on nitrogen cycling. *Environmental Research Communications*, *4*(1), 15004.
- Nuss, E. T., & Tanumihardjo, S. A. (2010). Maize: A Paramount Staple Crop in the Context of Global Nutrition. *Comprehensive Reviews in Food Science and Food Safety*, *9*(4), 417–436.
- Ogunniyan, D. J., & Olakojo, S. A. (2014). Genetic variation, heritability, genetic advance and agronomic character association of yellow elite inbred lines of maize (*Zea mays* L.). *Nigerian Journal of Genetics*, *28*(2), 24–28.
- Okab, S. I., & Abed, Z. A. (2022). Effect of nitrogen fertilizers on growth and yield traits of maize. *Iraq Journal of Market Research & Consumer Protection/Al-Mağalla' Al- 'Irāqiyya' Li-Buḥūṭ Al-Sūq Wa-Himāya' Al-Mustahlik*, *14*(2).
- Okumoto, S., & Pilot, G. (2011). Amino acid export in plants: a missing link in nitrogen cycling. *Molecular Plant*, *4*(3), 453–463.

- Oyekunle, M., & Apraku, B. B. (2018). Assessment of interrelationships among grain yield and secondary traits of early-maturing maize inbred lines under drought and well-watered conditions. *Maydica*.
- Pace, J., Gardner, C., Romay, C., Ganapathysubramanian, B., & Lübberstedt, T. (2015). *Genome-wide association analysis of seedling root development in maize (Zea mays L .)*.
- Pace, J., Lee, N., Naik, H. S., Ganapathysubramanian, B., & Lübberstedt, T. (2014). Analysis of Maize (*Zea mays* L.) Seedling Roots with the High-Throughput Image Analysis Tool ARIA (Automatic Root Image Analysis). *PLoS ONE*, 9(9), e108255.
- Paschold, A., Marcon, C., Hoecker, N., & Hochholdinger, F. (2010). Molecular dissection of heterosis manifestation during early maize root development. *Theoretical and Applied Genetics*, 120, 383–388.
- Pathak, H., Aggarwal, P. K., Roetter, R., Kalra, N., Bandyopadhyaya, S. K., Prasad, S., & Van Keulen, H. (2003). Modelling the quantitative evaluation of soil nutrient supply, nutrient use efficiency, and fertilizer requirements of wheat in India. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 65, 105–113.
- Pathak, H., Jain, N., Bhatia, A., Kumar, A., & Chatterjee, D. (2016). Improved nitrogen management: a key to climate change adaptation and mitigation. *Indian Journal of Fertilisers*, 12(11), 151–162.
- Pearce, R. B., Mock, J. J., & Bailey, T. B. (1975). Rapid Method for Estimating Leaf Area Per Plant in Maize 1. *Crop Science*, 15(5), 691–694.
- Pestsova, E., Lichtblau, D., Wever, C., Presterl, T., Bolduan, T., & Ouzunova, M. (2016). QTL mapping of seedling root traits associated with nitrogen and water use efficiency in maize. *Euphytica*, 209(3), 585–602.
- Phundan, S., & Narayanan, S. S. (1993). *Biometrical techniques in plant breeding*. Kalyani Publishers.
- Plett, D., Baumann, U., Schreiber, A. W., Holtham, L., Kalashyan, E., Toubia, J., Nau, J., Beatty, M., Rafalski, A., & Dhugga, K. S. (2016). Maize maintains growth in response to decreased nitrate supply through a highly dynamic and developmental stage-specific transcriptional response. *Plant Biotechnology Journal*, 14(1), 342–353.
- Popat, R., & Banakara, K. (2020). *doebioresearch: analysis of design of experiments for biological research. R package version 0.1. 0*.
- Prasanna, B. M., Palacios-Rojas, N., Hossain, F., Muthusamy, V., Menkir, A., Dhliwayo, T., Ndhlela, T., San Vicente, F., Nair, S. K., & Vivek, B. S. (2020). Molecular breeding for nutritionally enriched maize: status and prospects. *Frontiers in Genetics*, 10, 1392.
- Prey, L., Germer, M., & Schmidhalter, U. (2019). Temporal and organ-specific responses in NUE Traits to N fertilization, fungicide intensity and early sowing in winter wheat cultivars. *Agronomy*, 9(6).
- Qaswar, M., Huang, J., Ahmed, W., Liu, S., Li, D., Zhang, L., Liu, L., Xu, Y., Han, T., & Du, J. (2019). Substitution of inorganic nitrogen fertilizer with green manure (GM) increased yield stability by improving C input and nitrogen recovery efficiency in rice based cropping system. *Agronomy*, 9(10), 609.
- Qi, D., Hu, T., & Liu, T. (2020). Biomass accumulation and distribution, yield formation and water use efficiency responses of maize (*Zea mays* L.) to nitrogen supply methods under

- partial root-zone irrigation. *Agricultural Water Management*, 230, 105981.
- Qi, D., & Pan, C. (2022). Responses of shoot biomass accumulation, distribution, and nitrogen use efficiency of maize to nitrogen application rates under waterlogging. *Agricultural Water Management*, 261, 107352.
- Qiu, S. J., He, P., Zhao, S. C., Li, W. J., Xie, J. G., Hou, Y. P., Grant, C. A., Zhou, W., & Jin, J. Y. (2015). Impact of Nitrogen Rate on Maize Yield and Nitrogen Use Efficiencies in Northeast China. *Agronomy Journal*, 107(1), 305–313.
- Qu, B., He, X., Wang, J., Zhao, Y., Teng, W., Shao, A., Zhao, X., Ma, W., Wang, J., & Li, B. (2015). A wheat CCAAT box-binding transcription factor increases the grain yield of wheat with less fertilizer input. *Plant Physiology*, 167(2), 411–423.
- Quan, X., Zeng, J., Chen, G., & Zhang, G. (2019). Transcriptomic analysis reveals adaptive strategies to chronic low nitrogen in Tibetan wild barley. *BMC Plant Biology*, 19, 1–12.
- Quan, X., Zeng, J., Ye, L., Chen, G., Han, Z., Shah, J. M., & Zhang, G. (2016). Transcriptome profiling analysis for two Tibetan wild barley genotypes in responses to low nitrogen. *BMC Plant Biology*, 16(1), 1–16.
- Quan, Z., Zhang, X., Fang, Y., & Davidson, E. A. (2021). Different quantification approaches for nitrogen use efficiency lead to divergent estimates with varying advantages. *Nature Food*, 2(4), 241–245.
- R Core Team. (2022). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rabara, R. C., Ferrer, M. C., Jara-Rabara, J., & Sotto, R. C. (2018). Securing diversity for food security: The case of conservation and use of rice genetic resources. *New Visions in Plant Science; Çelik, Ö., Ed.; IntechOpen: London, UK*, 81–96.
- Raddatz, N., Morales de los Ríos, L., Lindahl, M., Quintero, F. J., & Pardo, J. M. (2020). Coordinated Transport of Nitrate, Potassium, and Sodium. *Frontiers in Plant Science*, 11, 522530.
- Rahimi Jahangirlou, M., Akbari, G. A., Alahdadi, I., Soufizadeh, S., Kumar, U., & Parsons, D. (2021). Phenotypic Traits, Grain Yield and Yield Components of Maize Cultivars Under Combinations of Management Practices in Semi-arid Conditions of Iran. *International Journal of Plant Production*, 15(3), 459–471.
- Rakotoson, T., Dusserre, J., Letourmy, P., Ramonta, I. R., Cao, T.-V., Ramanantsoanirina, A., Roumet, P., Ahmadi, N., & Raboin, L.-M. (2017). Genetic variability of nitrogen use efficiency in rainfed upland rice. *Field Crops Research*, 213, 194–203.
- Ranjan, R., & Yadav, R. (2019). Targeting nitrogen use efficiency for sustained production of cereal crops. *Journal of Plant Nutrition*, 42(9), 1086–1113.
- Ranum, P., Peña-Rosas, J. P., & Garcia-Casal, M. N. (2014). Global maize production, utilization, and consumption. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1312(1), 105–112.
- Ravasz, E., Somera, A. L., Mongru, D. A., Oltvai, Z. N., & Barabási, A.-L. (2002). Hierarchical organization of modularity in metabolic networks. *Science*, 297(5586), 1551–1555.
- Reddy, B. R., Reddy, D. S., Reddaiah, K., & Sunil, N. (2013). Studies on genetic variability, heritability and genetic advance for yield and quality traits in tomato (*Solanum lycopersicum* L.). *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences*, 2(9), 238–244.

- Reddy, M. M., & Ulaganathan, K. (2015). Nitrogen nutrition, its regulation and biotechnological approaches to improve crop productivity. *American Journal of Plant Sciences*, 6(18), 2745–2798.
- Reddy, V. R. P., Aski, M. S., Mishra, G. P., Dikshit, H. K., Singh, A., Pandey, R., Singh, M. P., Gayacharan, Ramtekey, V., Priti, Rai, N., & Nair, R. M. (2020). Genetic variation for root architectural traits in response to phosphorus deficiency in mungbean at the seedling stage. *PLOS ONE*, 15(6), e0221008.
- Ren, H., Cheng, Y., Li, R., Yang, Q., Liu, P., Dong, S., Zhang, J., & Zhao, B. (2020). Integrating density and fertilizer management to optimize the accumulation, remobilization, and distribution of biomass and nutrients in summer maize. *Scientific Reports*, 10(1), 1–12.
- Rhoades, J. D. (1990). Determining soil salinity from measurements of electrical conductivity. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 21(13–16), 1887–1926.
- Riache, M., Djemel, A., Revilla, P., Malvar, R. A., & Mefti, M. (2023). Genetic analyses of stay green for tolerance to water stress and nitrogen deficiency in Algerian Saharan maize populations. *Euphytica*, 219(6), 66.
- Riache, M., Revilla, P., Maafi, O., Malvar, R. A., & Djemel, A. (2021). Combining Ability and Heterosis of Algerian Saharan Maize Populations (*Zea mays* L.) for Tolerance to No-Nitrogen Fertilization and Drought. *Agronomy*, 11(3), 492.
- Riache, M., Revilla, P., Malvar, R. A., Djemel, A., Chemlal, A., & Mefti, M. (2022). Assessment of Nitrogen Use Efficiency in Algerian Saharan Maize Populations for Tolerance under Drought and No-Nitrogen Stresses. In *Agronomy* (Vol. 12, Issue 5).
- Ribaut, J.-M., Hoisington, D. A., Deutsch, J. A., Jiang, C., & Gonzalez-de-Leon, D. (1996). Identification of quantitative trait loci under drought conditions in tropical maize. 1. Flowering parameters and the anthesis-silking interval. *Theoretical and Applied Genetics*, 92, 905–914.
- Ribeiro, P. F., Badu-Apraku, B., Gracen, V. E., Danquah, E. Y., Garcia-Oliveira, A. L., Asante, M. D., Afriyie-Debrah, C., & Gedil, M. (2018). Identification of Quantitative Trait Loci for Grain Yield and Other Traits in Tropical Maize Under High and Low Soil-Nitrogen Environments. *Crop Science*, 58(1), 321–331.
- Richardson, A. E., Barea, J.-M., McNeill, A. M., & Prigent-Combaret, C. (2009). *Acquisition of phosphorus and nitrogen in the rhizosphere and plant growth promotion by microorganisms*. Springer.
- Rimski-Korsakov, H., Rubio, G., & Lavado, R. S. (2012). Fate of the nitrogen from fertilizers in field-grown maize. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 93, 253–263.
- Robertson, G. P., & Vitousek, P. M. (2009). Nitrogen in agriculture: balancing the cost of an essential resource. *Annual Review of Environment and Resources*, 34, 97–125.
- Roháček, K. (2002). Chlorophyll fluorescence parameters: the definitions, photosynthetic meaning, and mutual relationships. *Photosynthetica*, 40, 13–29.
- Rosegrant, M. R., Ringler, C., Sulser, T. B., Ewing, M., Palazzo, A., Zhu, T., Nelson, G. C., Koo, J., Robertson, R., & Msangi, S. (2009). Agriculture and food security under global change: Prospects for 2025/2050. *International Food Policy Research Institute, Washington, DC*, 89.
- Rout, P. R., Shahid, M. K., Dash, R. R., Bhunia, P., Liu, D., Varjani, S., Zhang, T. C., & Surampalli, R. Y. (2021). Nutrient removal from domestic wastewater: A comprehensive

- review on conventional and advanced technologies. *Journal of Environmental Management*, 296, 113246.
- Ruswandi, D., Syafii, M., Maulana, H., Ariyanti, M., Indriani, N. P., & Yuwariah, Y. (2021). GGE Biplot Analysis for Stability and Adaptability of Maize Hybrids in Western Region of Indonesia. *International Journal of Agronomy*, 2021.
- Salinger, M. J. (2005). Climate variability and change: past, present and future—an overview. *Climatic Change*, 70(1), 9–29.
- Sanchez, D. L., Liu, S., Ibrahim, R., Blanco, M., & Lübberstedt, T. (2018). Genome-wide association studies of doubled haploid exotic introgression lines for root system architecture traits in maize (*Zea mays* L.). *Plant Science*, 268, 30–38.
- Sandhu, N., Sethi, M., Kumar, A., Dang, D., Singh, J., & Chhuneja, P. (2021). Biochemical and genetic approaches improving nitrogen use efficiency in cereal crops: A review. *Frontiers in Plant Science*, 12, 657629.
- Santos, T. de O., Amaral Junior, A. T. do, & Moulin, M. M. (2023a). Maize Breeding for Low Nitrogen Inputs in Agriculture: Mechanisms Underlying the Tolerance to the Abiotic Stress. *Stresses*, 3(1), 136–152.
- Santos, T. de O., Amaral Junior, A. T. do, & Moulin, M. M. (2023b). Maize Breeding for Low Nitrogen Inputs in Agriculture: Mechanisms Underlying the Tolerance to the Abiotic Stress. *Stresses*, 3(1), 136–152.
- Sarkar, S., Ray, K., Garai, S., Banerjee, H., Halder, K., & Nayak, J. (2023). Modelling nitrogen management in hybrid rice for coastal ecosystem of West Bengal, India. *PeerJ*, 11, e14903.
- Sattelmacher, B., Horst, W. J., & Becker, H. C. (1994). *Factors that contribute to genetic variation for nutrient efficiency of crop plants*.
- Searchinger, T., Waite, R., Hanson, C., Ranganathan, J., Dumas, P., Matthews, E., & Klirs, C. (2019). *Creating a sustainable food future: A menu of solutions to feed nearly 10 billion people by 2050. Final report*. WRI.
- Selim, M. M. (2020). Introduction to the integrated nutrient management strategies and their contribution to yield and soil properties. *International Journal of Agronomy*, 2020(1), 2821678.
- Sesay, S., Ojo, D., Ariyo, O. J., & Meseka, S. (2016). Genetic variability, heritability and genetic advance studies in topcross and three-way cross maize (*Zea mays* L) hybrids. *Maydica*.
- Shah, A. N., Wu, Y., Tanveer, M., Hafeez, A., Tung, S. A., Ali, S., Khalofah, A., Alsubeie, M. S., Al-Qathanin, R. N., & Yang, G. (2021). Interactive effect of nitrogen fertilizer and plant density on photosynthetic and agronomical traits of cotton at different growth stages. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 28(6), 3578–3584.
- Shahzad, A. N., Qureshi, M. K., Wakeel, A., & Misselbrook, T. (2019). Crop production in Pakistan and low nitrogen use efficiencies. *Nature Sustainability*, 2(12), 1106–1114.
- Shahzad, R., Jamil, S., Ahmad, S., Nisar, A., Amina, Z., Saleem, S., Iqbal, M. Z., Atif, R. M., Thompson, R. D., & Wang, X. (2020). *Harnessing the potential of plant transcription factors in developing climate-smart crops: future prospects, challenges, and opportunities*.
- Shannon, P., Markiel, A., Ozier, O., Baliga, N. S., Wang, J. T., Ramage, D., Amin, N., Schwikowski, B., & Ideker, T. (2003). Cytoscape: a software environment for integrated

- models of biomolecular interaction networks. *Genome Research*, 13(11), 2498–2504.
- Sharifi, R. S., & Namvar, A. (2016). Effects of time and rate of nitrogen application on phenology and some agronomical traits of maize (*Zea mays* L.). *Biologija*, 62(1).
- Sharma, R., De Vleeschauwer, D., Sharma, M. K., & Ronald, P. C. (2013). Recent advances in dissecting stress-regulatory crosstalk in rice. *Molecular Plant*, 6(2), 250–260.
- Sheoran, S., Kumar, S., Kumar, P., Meena, R. S., & Rakshit, S. (2021). Nitrogen fixation in maize: breeding opportunities. *Theoretical and Applied Genetics*, 134(5), 1263–1280.
- Shiferaw, B., Prasanna, B. M., Hellin, J., & Bänziger, M. (2011). Crops that feed the world 6. Past successes and future challenges to the role played by maize in global food security. *Food Security*, 3(3), 307–327.
- Shrestha, J., Yadav, De. N., Prasad Amgain, L., & PRASAD SHARMA, J. (2018). Effects of Nitrogen and Plant Density on Maize (*Zea mays* L.) Phenology and Grain Yield. *Current Agriculture Research Journal*, 6(2).
- Simkó, A., Gáspár, G. S., Kiss, L., Makleit, P., & Veres, S. (2020). Evaluation of nitrogen nutrition in diminishing water deficiency at different growth stages of maize by chlorophyll fluorescence parameters. *Plants*, 9(6), 676.
- Simmonds, N. W. (1995). The relation between yield and protein in cereal grain. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 67(3), 309–315.
- Singh, P., Kumar, K., Jha, A. K., Yadava, P., Pal, M., Rakshit, S., & Singh, I. (2022). Global gene expression profiling under nitrogen stress identifies key genes involved in nitrogen stress adaptation in maize (*Zea mays* L.). *Scientific Reports*, 12(1), 4211.
- Singh, R. K., & Chaudhary, B. D. (1977). Biometrical methods in quantitative genetic analysis. *Biometrical Methods in Quantitative Genetic Analysis*.
- Sinha, S. K., V, A. M. S., Chaudhary, S., Tyagi, P., Venkadesan, S., Rani, M., & Mandal, P. K. (2018). Transcriptome analysis of two rice varieties contrasting for nitrogen use efficiency under chronic N starvation reveals differences in chloroplast and starch metabolism-related genes. *Genes*, 9(4), 206.
- Sivasubramanian, S., & Menon, M. (1973). Heterosis and inbreeding depression in rice. *Madras Agric. J*, 60(7), 1139–1140.
- Smil, V. (2002). Nitrogen and food production: proteins for human diets. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 31(2), 126–131.
- Smith, S., & De Smet, I. (2012). Root system architecture: insights from Arabidopsis and cereal crops. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 367(1595), 1441–1452.
- Songsri, P., Jogloy, S., Kesmala, T., Vorasoot, N., Akkasaeng, C., Patanothai, A., & Holbrook, C. C. (2008). Heritability of drought resistance traits and correlation of drought resistance and agronomic traits in peanut. *Crop Science*, 48(6), 2245–2253.
- Soniya, E. V., Srinivasan, A., Menon, A., & Kattupalli, D. (2023). Transcriptomics in response of biotic stress in plants. In *Transcriptome Profiling* (pp. 285–303). Elsevier.
- Souza, L. V. de, Miranda, G. V., Galvão, J. C. C., Eckert, F. R., Mantovani, É. E., Lima, R. O., & Guimarães, L. J. M. (2008). Genetic control of grain yield and nitrogen use efficiency in tropical maize. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 43, 1517–1523.

- Sreewarome, A., Saensupo, S., Prammanee, P., & Weerathworn, P. (2007). *Effect of rate and split application of nitrogen on agronomic characteristics, cane yield and juice quality*.
- Srivastava, R. K., Panda, R. K., Chakraborty, A., & Halder, D. (2018). Enhancing grain yield, biomass and nitrogen use efficiency of maize by varying sowing dates and nitrogen rate under rainfed and irrigated conditions. *Field Crops Research*, 221, 339–349.
- Stewart, W. M., Dobb, D. W., Johnston, A. E., & Smyth, T. J. (2005). The Contribution of Commercial Fertilizer Nutrients to Food Production. *Agronomy Journal*, 97(1), 1–6.
- Subedi, K. D., & Ma, B. L. (2005). Nitrogen uptake and partitioning in stay-green and leafy maize hybrids. *Crop Science*, 45(2), 740–747.
- Subudhi, P. K., Garcia, R. S., Coronejo, S., & Tapia, R. (2020). Comparative transcriptomics of rice genotypes with contrasting responses to nitrogen stress reveals genes influencing nitrogen uptake through the regulation of root architecture. *International Journal of Molecular Sciences*, 21(16), 5759.
- Sugiharto, B., Miyata, K., Nakamoto, H., Sasakawa, H., & Sugiyama, T. (1990). Regulation of expression of carbon-assimilating enzymes by nitrogen in maize leaf. *Plant Physiology*, 92(4), 963–969.
- Sun, X., Ren, W., Wang, P., Chen, F., Yuan, L., Pan, Q., & Mi, G. (2020). Evaluation of maize root growth and genome-wide association studies of root traits in response to low nitrogen supply at seedling emergence. *The Crop Journal*.
- Swify, S., Avizienyte, D., Mazeika, R., & Braziene, Z. (2022). Influence of Modified Urea Compounds to Improve Nitrogen Use Efficiency under Corn Growth System. *Sustainability*, 14(21), 14166.
- Szulc, P., Krauklis, D., Ambroży-Deręgowska, K., Wróbel, B., Niedbała, G., Niazian, M., & Selwet, M. (2023). Response of Maize Varieties (*Zea mays* L.) to the Application of Classic and Stabilized Nitrogen Fertilizers—Nitrogen as a Predictor of Generative Yield. *Plants*, 12(3), 600.
- Szulc, P., Waligóra, H., Michalski, T., Rybus-Zajac, M., & Olejarski, P. (2016). Efficiency of nitrogen fertilization based on the fertilizer application method and type of maize cultivar (*Zea mays* L.). *Plant, Soil and Environment*, 62(3), 135–142.
- Ta, C. T., & Weiland, R. T. (1992). Nitrogen partitioning in maize during ear development. *Crop Science*, 32(2), 443–451.
- Tan, L., Gao, G., Yu, C., Zhu, A., Chen, P., Chen, K., Chen, J., & Xiong, H. (2020). Transcriptome analysis of high-NUE (T29) and low-NUE (T13) genotypes identified different responsive patterns involved in nitrogen stress in ramie (*Boehmeria nivea* (L.) Gaudich). *Plants*, 9(6), 767.
- Tanksley, S. D., & McCouch, S. R. (1997). Seed banks and molecular maps: unlocking genetic potential from the wild. *Science*, 277(5329), 1063–1066.
- Tantray, A. Y., Bashir, S. S., & Ahmad, A. (2020). Low nitrogen stress regulates chlorophyll fluorescence in coordination with photosynthesis and Rubisco efficiency of rice. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 26, 83–94.
- Team, R. C. (2013). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. [Http://Www. R-Project. Org/](http://www.R-project.org/). <https://doi.org/http://www.R-project.org/>

- Thomas, H., & Ougham, H. (2014). The stay-green trait. *Journal of Experimental Botany*, 65(14), 3889–3900.
- Tian, B., Zhu, J., Liu, X., Huang, S., & Pu, W. (2020). Interacting leaf dynamics and environment to optimize maize sowing date in North China Plain. *Journal of Integrative Agriculture*, 19(5), 1227–1240.
- Tian, C. Y., Lin, Z. A., Zuo, Y. B., Sun, W. Y., Che, S. G., Cheng, M. F., & Zhao, B. Q. (2011). Review on several concepts on fertilizer nitrogen recovery rate and its calculation. *Chin. J. Soil Sci*, 42, 1530–1536.
- Tilman, D., Fargione, J., Wolff, B., D'Antonio, C., Dobson, A., Howarth, R., Schindler, D., Schlesinger, W. H., Simberloff, D., & Swackhamer, D. (2001). Forecasting Agriculturally Driven Global Environmental Change. *Science*, 292(5515), 281–284.
- Tilman, D., Reich, P. B., Knops, J., Wedin, D., Mielke, T., & Lehman, C. (2001). Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science*, 294(5543), 843–845.
- Tiwari, D. N., Tripathi, S. R., Tripathi, M. P., Khatri, N., & Bastola, B. R. (2019). Genetic variability and correlation coefficients of major traits in early maturing rice under rainfed lowland environments of Nepal. *Advances in Agriculture*, 2019.
- Tkemaladze, G. S., & Makhavili, K. A. (2016). Climate changes and photosynthesis. *Annals of Agrarian Science*, 14(2), 119–126.
- Tollenaar, M., Ahmadzadeh, A., & Lee, E. A. (2004). Physiological basis of heterosis for grain yield in maize. *Crop Science*, 44(6), 2086–2094.
- Tollenaar, M., & Lee, E. A. (2002). Yield potential, yield stability and stress tolerance in maize. *Field Crops Research*, 75(2–3), 161–169.
- Tollenaar, M., & Lee, E. A. (2006). Dissection of physiological processes underlying grain yield in maize by examining genetic improvement and heterosis. *Maydica*, 51(2), 399.
- Torres, L. G., Caixeta, D. G., Rezende, W. M., Schuster, A., Azevedo, C. F., e Silva, F. F., & DeLima, R. O. (2019). Genotypic variation and relationships among traits for root morphology in a panel of tropical maize inbred lines under contrasting nitrogen levels. *Euphytica*, 215(3), 51.
- Triboi, E., Martre, P., Girousse, C., Ravel, C., & Triboi-Blondel, A.-M. (2006). Unravelling environmental and genetic relationships between grain yield and nitrogen concentration for wheat. *European Journal of Agronomy*, 25(2), 108–118.
- Tsay, Y. F., & Hsu, P. K. (2010). The role of plasma membrane nitrogen transporters in nitrogen acquisition and utilization. *The Plant Plasma Membrane*, 223–236.
- Tuberosa, R., & Salvi, S. (2007). From QTLs to genes controlling root traits in maize. *Frontis*, 13–22.
- Tuhina-Khatun, M., Hanafi, M. M., Rafii Yusop, M., Wong, M. Y., Salleh, F. M., & Ferdous, J. (2015). Genetic Variation, Heritability, and Diversity Analysis of Upland Rice (*Oryza sativa* L.) Genotypes Based on Quantitative Traits. *BioMed Research International*, 2015.
- Ullah, M. Z., Hasan, M. J., Chowdhury, A., Saki, A. I., & Rahman, A. (2012). Genetic variability and correlation in exotic cucumber (*Cucumis sativus* L.) varieties. *Bangladesh Journal of Plant Breeding and Genetics*, 25(1), 17–23.
- UribeArrea, M., Moose, S. P., & Below, F. E. (2007). Divergent selection for grain protein affects

- nitrogen use in maize hybrids. *Field Crops Research*, 100(1), 82–90.
- Van Nguyen, D., Nguyen, H. M., Le, N. T., Nguyen, K. H., Nguyen, H. T., Le, H. M., Nguyen, A. T., Dinh, N. T. T., Hoang, S. A., & Van Ha, C. (2022). Copper Nanoparticle Application Enhances Plant Growth and Grain Yield in Maize Under Drought Stress Conditions. *Journal of Plant Growth Regulation*, 41(1), 364–375.
- Vasconcelos, F. S. de, Vasconcelos, E. S. de, Balan, M. G., & Silvério, L. (2012). Desenvolvimento e produtividade de quinoa semeada em diferentes datas no período safrinha. *Revista Ciência Agronômica*, 43, 510–515.
- Vyn, T. J., Faber, J. G., Janovicek, K. J., & Beauchamp, E. G. (2000). Cover crop effects on nitrogen availability to corn following wheat. *Agronomy Journal*, 92(5), 915–924.
- Wang, B., Zhou, G., Guo, S., Li, X., Yuan, J., & Hu, A. (2022). Improving Nitrogen Use Efficiency in Rice for Sustainable Agriculture: Strategies and Future Perspectives. *Life*, 12(10), 1653.
- Wang, C.-T., Ru, J.-N., Liu, Y.-W., Yang, J.-F., Li, M., Xu, Z.-S., & Fu, J.-D. (2018). The maize WRKY transcription factor ZmWRKY40 confers drought resistance in transgenic Arabidopsis. *International Journal of Molecular Sciences*, 19(9), 2580.
- Wang, G. L., Ding, G. D., Xu, F. S., Cai, H. M., Zou, J., & Ye, X. S. (2015). Genotype differences in photosynthetic characteristics and nitrogen efficiency of new-type oilseed rape responding to low nitrogen stress. *The Journal of Agricultural Science*, 153(6), 1030–1043.
- Wang, H., Wang, H., Shao, H., & Tang, X. (2016). Recent advances in utilizing transcription factors to improve plant abiotic stress tolerance by transgenic technology. *Frontiers in Plant Science*, 7, 67.
- Wang, J., Song, K., Sun, L., Qin, Q., Sun, Y., Pan, J., & Xue, Y. (2019). Morphological and Transcriptome Analysis of Wheat Seedlings Response to Low Nitrogen Stress. *Plants*, 8(4), 98.
- Wang, L., Deng, F., & Ren, W.-J. (2015). Shading tolerance in rice is related to better light harvesting and use efficiency and grain filling rate during grain filling period. *Field Crops Research*, 180, 54–62.
- Wang, M. Y., Siddiqi, M. Y., Ruth, T. J., & Glass, A. D. M. (1993). Ammonium uptake by rice roots (II. Kinetics of $^{13}\text{NH}_4^+$ influx across the plasmalemma). *Plant Physiology*, 103(4), 1259–1267.
- Wang, P., Yang, C., Chen, H., Luo, L., Leng, Q., Li, S., Han, Z., Li, X., Song, C., & Zhang, X. (2018). Exploring transcription factors reveals crucial members and regulatory networks involved in different abiotic stresses in Brassica napus L. *BMC Plant Biology*, 18, 1–21.
- Wang, Wei, Li, Wang, Ge, Qian, Fan, Ni, Xu, Yang, & Xu. (2019). Integrating GWAS and Gene Expression Analysis Identifies Candidate Genes for Root Morphology Traits in Maize at the Seedling Stage. *Genes*, 10(10), 773.
- Wang, Y.-Y., Cheng, Y.-H., Chen, K.-E., & Tsay, Y.-F. (2018). Nitrate transport, signaling, and use efficiency. *Annual Review of Plant Biology*, 69, 85–122.
- Wang, Z., Ma, B.-L., Yu, X., Gao, J., Sun, J., Su, Z., & Yu, S. (2019). Physiological Basis of Heterosis for Nitrogen Use Efficiency of Maize. *Scientific Reports*, 9(1), 18708.
- Wani, S. H., Vijayan, R., Choudhary, M., Kumar, A., Zaid, A., Singh, V., Kumar, P., & Yasin, J.

- K. (2021). Nitrogen use efficiency (NUE): elucidated mechanisms, mapped genes and gene networks in maize (*Zea mays* L.). *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 1–17.
- Waqar-Ul-Haq, M., Malik, F., Rashid, M., Munir, M., & Akram, Z. (2008). Evaluation and estimation of heritability and genetic advancement for yield related attributes in wheat lines. *Pakistan Journal of Botany*, 40(4), 1699–1702.
- Warburton, M. L., Reif, J. C., Frisch, M., Bohn, M., Bedoya, C., Xia, X. C., Crossa, J., Franco, J., Hoisington, D., & Pixley, K. (2008). Genetic diversity in CIMMYT nontemperate maize germplasm: landraces, open pollinated varieties, and inbred lines. *Crop Science*, 48(2), 617–624.
- Wasala, S. K., Guleria, S. K., Sekhar, J. C., Mahajan, V., Srinivasan, K., Parsad, R., & Prasanna, B. M. (2013). Analysis of yield performance and genotype× environment effects on selected maize (*Zea mays*) landrace accessions of India. *Indian Journal of Agricultural Sciences*, 83(3), 287–293.
- Watson, C. A., Atkinson, D., Gosling, P., Jackson, L. R., & Rayns, F. W. (2002). Managing soil fertility in organic farming systems. *Soil Use and Management*, 18, 239–247.
- Watt, W., Tulinsky, A., Swenson, R. P., & Watenpaugh, K. D. (1991). Comparison of the crystal structures of a flavodoxin in its three oxidation states at cryogenic temperatures. *Journal of Molecular Biology*, 218(1), 195–208.
- Wedwessen, T., & Zeleke, H. (2020). Genetic variability, heritability and genetic advance estimates in maize (*Zea mays* L.) inbred lines. *International Journal of Novel Research in Life Sciences*, 7(2), 10–16.
- Wei, T., Simko, V., Levy, M., Xie, Y., Jin, Y., & Zemla, J. (2017). Package ‘corrplot.’ *Statistician*, 56(316), e24.
- Wiesler, F., & Horst, W. J. (1992). Differences between maize cultivars in yield formation, nitrogen uptake and associated depletion of soil nitrate. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 168(4), 226–237.
- Woli, K. P., Boyer, M. J., Elmore, R. W., Sawyer, J. E., Abendroth, L. J., & Barker, D. W. (2016). Corn Era Hybrid Response to Nitrogen Fertilization. *Agronomy Journal*, 108(2), 473–486.
- Worku, M., Bänziger, M., Erley, G. S., Friesen, D., Diallo, A. O., & Horst, W. J. (2007). Nitrogen Uptake and Utilization in Contrasting Nitrogen Efficient Tropical Maize Hybrids. *Crop Science*, 47(2), 519–528.
- Wu, L., McGechan, M. B., Watson, C. A., & Baddeley, J. A. (2005). Developing existing plant root system architecture models to meet future agricultural challenges. *Advances in Agronomy*, 85(181219), 85001–85004.
- Wu, L., Peng, M., Qiao, S., & Ma, X. (2018). Assessing impacts of rainfall intensity and slope on dissolved and adsorbed nitrogen loss under bare loessial soil by simulated rainfalls. *Catena*, 170, 51–63.
- Wu, W., & Ma, B. (2015). Integrated nutrient management (INM) for sustaining crop productivity and reducing environmental impact: A review. *Science of the Total Environment*, 512, 415–427.
- Wu, Y., Liu, W., Li, X., Li, M., Zhang, D., Hao, Z., Weng, J., Xu, Y., Bai, L., Zhang, S., & Xie, C. (2011). Low-nitrogen stress tolerance and nitrogen agronomic efficiency among maize inbreds: comparison of multiple indices and evaluation of genetic variation. *Euphytica*,

- 180(2), 281.
- Wu, Y., Qiang, L. I., Rong, J. I. N., Wei, C., Liu, X., Kong, F., Ke, Y., Shi, H., & Yuan, J. (2019). Effect of low-nitrogen stress on photosynthesis and chlorophyll fluorescence characteristics of maize cultivars with different low-nitrogen tolerances. *Journal of Integrative Agriculture*, 18(6), 1246–1256.
- Xin, W., Zhang, L., Zhang, W., Gao, J., Yi, J., Zhen, X., Li, Z., Zhao, Y., Peng, C., & Zhao, C. (2019). An integrated analysis of the rice transcriptome and metabolome reveals differential regulation of carbon and nitrogen metabolism in response to nitrogen availability. *International Journal of Molecular Sciences*, 20(9), 2349.
- Xing, Y., Jiang, W., He, X., Fiaz, S., Ahmad, S., Lei, X., Wang, W., Wang, Y., & Wang, X. (2019). review of nitrogen translocation and nitrogen-use efficiency. *Journal of Plant Nutrition*, 42(19), 2624–2641.
- Xu, C., Huang, S., Tian, B., Ren, J., Meng, Q., & Wang, P. (2017). Manipulating Planting Density and Nitrogen Fertilizer Application to Improve Yield and Reduce Environmental Impact in Chinese Maize Production. *Frontiers in Plant Science*, 8, 1234.
- Xu, G., Fan, X., & Miller, A. J. (2012). Plant nitrogen assimilation and use efficiency. *Annual Review of Plant Biology*, 63, 153–182.
- Xu, M., Lu, X., Sun, X., Yang, H., Yan, P., Du, H., Chen, X., & Tang, J. (2020). Heterotic loci analysis for root traits of maize seedlings using an SSSL test population under different nitrogen conditions. *Molecular Breeding*, 40(3), 34.
- Xu, Y., Zhang, X., Yang, H., & Lu, D. (2022). Effects of Exogenous Brassinolide Application at the Silking Stage on Nutrient Accumulation, Translocation and Remobilization of Waxy Maize under Post-Silking Heat Stress. *Agriculture*, 12(5), 572.
- Yadav, M. R., Kumar, R., Parihar, C. M., Yadav, R. K., Jat, S. L., Ram, H., Meena, R. K., Singh, M., Verma, A. P., & Kumar, U. (2017). Strategies for improving nitrogen use efficiency: A review. *Agricultural Reviews*, 38(1).
- Yadav, M. R., Kumar, S., Lal, M. K., Kumar, D., Kumar, R., Yadav, R. K., Kumar, S., Nanda, G., Singh, J., Udawat, P., Meena, N. K., Jha, P. K., Minkina, T., Glinushkin, A. P., Kalinitchenko, V. P., & Rajput, V. D. (2023). Mechanistic Understanding of Leakage and Consequences and Recent Technological Advances in Improving Nitrogen Use Efficiency in Cereals. *Agronomy*, 13(2).
- Yan, H., Shi, H., Hu, C., Luo, M., Xu, C., Wang, S., Li, N., Tang, W., Zhou, Y., & Wang, C. (2021). Transcriptome differences in response mechanisms to low-nitrogen stress in two wheat varieties. *International Journal of Molecular Sciences*, 22(22), 12278.
- Yan, P., Yue, S., Qiu, M., Chen, X., Cui, Z., & Chen, F. (2014). Using maize hybrids and in-season nitrogen management to improve grain yield and grain nitrogen concentrations. *Field Crops Research*, 166, 38–45.
- Yang, G. D. (2019). Identification of differentially expressed genes of sorghum [*Sorghum bicolor* (L.) Moench] seedlings under nitrogen stress by RNA-seq. *Applied Ecology and Environmental Research*, 17(5).
- Yang, L., Guo, S., Chen, F., Yuan, L., & Mi, G. (2017). Effects of pollination-prevention on leaf senescence and post-silking nitrogen accumulation and remobilization in maize hybrids released in the past four decades in China. *Field Crops Research*, 203, 106–113.

- Yang, N., Li, S., Wang, S., Li, Q., Xu, F., Shi, L., Wang, C., Ye, X., Cai, H., & Ding, G. (2020). Dynamic transcriptome analysis indicates extensive and discrepant transcriptomic reprogramming of two rapeseed genotypes with contrasting NUE in response to nitrogen deficiency. *Plant and Soil*, *456*(1–2), 369–390.
- Yang, W., Yoon, J., Choi, H., Fan, Y., Chen, R., & An, G. (2015). Transcriptome analysis of nitrogen-starvation-responsive genes in rice. *BMC Plant Biology*, *15*, 1–12.
- Yang, X., Xia, X., Zhang, Z., Nong, B., Zeng, Y., Xiong, F., Wu, Y., Gao, J., Deng, G., & Li, D. (2017). QTL mapping by whole genome re-sequencing and analysis of candidate genes for nitrogen use efficiency in rice. *Frontiers in Plant Science*, *8*, 1634.
- Yao, J., Sun, D., Cen, H., Xu, H., Weng, H., Yuan, F., & He, Y. (2018). Phenotyping of Arabidopsis drought stress response using kinetic chlorophyll fluorescence and multicolor fluorescence imaging. *Frontiers in Plant Science*, *9*, 603.
- Yao, Q. (2021). Crucial waterlogging-responsive genes and pathways revealed by comparative physiology and transcriptome in tropical and temperate maize (*Zea mays* L.) inbred lines. *Journal of Plant Biology*, *64*(4), 313–325.
- Yip, A. M., & Horvath, S. (2007). Gene network interconnectedness and the generalized topological overlap measure. *BMC Bioinformatics*, *8*, 1–14.
- Yu, P., Li, X., White, P. J., & Li, C. (2015). A large and deep root system underlies high nitrogen-use efficiency in maize production. *PLoS ONE*, *10*(5), 1–17.
- Yu, T., Zhang, J., Cao, J., Ma, X., Li, W., & Yang, G. (2023). Hub Gene Mining and Co-Expression Network Construction of Low-Temperature Response in Maize of Seedling by WGCNA. *Genes*, *14*(8), 1598.
- Yu, X., Keitel, C., Zhang, Y., Wangeci, A. N., & Dijkstra, F. A. (2022). Global meta-analysis of nitrogen fertilizer use efficiency in rice, wheat and maize. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *338*, 108089.
- Yücel, C., Hizli, H., Firincioğlu, H. K., Çil, A., & Anlarsal, A. E. (2009). Forage yield stability of common vetch (*Vicia sativa* L.) genotypes in the Cukurova and GAP Regions of Turkey. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*, *33*(2), 119–125.
- Zaki, H. E. M., & Radwan, K. S. A. (2022). Estimates of genotypic and phenotypic variance, heritability, and genetic advance of horticultural traits in developed crosses of cowpea (*Vigna unguiculata* [L.] Walp). *Frontiers in Plant Science*, *13*, 987985.
- Zamboni, A., Astolfi, S., Zuchi, S., Pii, Y., Guardini, K., Tononi, P., & Varanini, Z. (2014). Nitrate induction triggers different transcriptional changes in a high and a low nitrogen use efficiency maize inbred line. *Journal of Integrative Plant Biology*, *56*(11), 1080–1094.
- Zenda, T., Liu, S., Wang, X., Liu, G., Jin, H., Dong, A., Yang, Y., & Duan, H. (2019). Key Maize Drought-Responsive Genes and Pathways Revealed by Comparative Transcriptome and Physiological Analyses of Contrasting Inbred Lines. *International Journal of Molecular Sciences*, *20*(6), 1268.
- Zeven, A. C. (1998). Landraces: a review of definitions and classifications. *Euphytica*, *104*, 127–139.
- Zhang, H., Zhang, J., & Yang, J. (2023). Improving nitrogen use efficiency of rice crop through an optimized root system and agronomic practices. *Crop and Environment*.

- Zhang, L., Liang, Z., He, X., Meng, Q., Hu, Y., Schmidhalter, U., Zhang, W., Zou, C., & Chen, X. (2020). Improving grain yield and protein concentration of maize (*Zea mays* L.) simultaneously by appropriate hybrid selection and nitrogen management. *Field Crops Research*, 249, 107754.
- Zhang, L., Zhou, X., Ye, F. A. N., Jun, F. U., Peng, H. O. U., Yang, H., & Hua, Q. I. (2019). Post-silking nitrogen accumulation and remobilization are associated with green leaf persistence and plant density in maize. *Journal of Integrative Agriculture*, 18(8), 1882–1892.
- Zhang, X., Davidson, E. A., Mauzerall, D. L., Searchinger, T. D., Dumas, P., & Shen, Y. (2015). Managing nitrogen for sustainable development. *Nature*, 528(7580), 51–59.
- Zhang, X., Li, F., Ding, Y., Ma, Q., Yi, Y., Zhu, M., Ding, J., Li, C., Guo, W., & Zhu, X. (2021). Transcriptome Analysis of Two Near-Isogenic Lines with Different NUE under Normal Nitrogen Conditions in Wheat. *Biology*, 10(8), 787.
- Zhang, X., Li, G., Yang, H., & Lu, D. (2022). Foliar Brassinolide Sprays Ameliorate Post-Silking Heat Stress on the Accumulation and Remobilization of Biomass and Nitrogen in Fresh Waxy Maize. *Agronomy*, 12(6), 1363.
- Zhang, X., Ma, Q., Li, F., Ding, Y., Yi, Y., Zhu, M., Ding, J., Li, C., Guo, W., & Zhu, X. (2021). Transcriptome Analysis Reveals Different Responsive Patterns to Nitrogen Deficiency in Two Wheat Near-Isogenic Lines Contrasting for Nitrogen Use Efficiency. *Biology*, 10(11), 1126.
- Zhao, X., Bai, S., Li, L., Han, X., Li, J., Zhu, Y., Fang, Y., Zhang, D., & Li, S. (2020). Comparative Transcriptome Analysis of Two *Aegilops tauschii* with Contrasting Drought Tolerance by RNA-Seq. *International Journal of Molecular Sciences*, 21(10), 3595.
- Zhao, X., Yan, X., Xie, Y., Wang, S., Xing, G., & Zhu, Z. (2016). Use of nitrogen isotope to determine fertilizer- and soil-derived ammonia volatilization in a rice/wheat rotation system. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 64(15), 3017–3024.
- Zheng, Y., Chen, Z., Ma, L., & Liao, C. (2018). The ubiquitin E3 ligase RHA2b promotes degradation of MYB30 in abscisic acid signaling. *Plant Physiology*, 178(1), 428–440.
- Zhou, R., Kan, X., Chen, J., Hua, H., Li, Y., Ren, J., Feng, K., Liu, H., Deng, D., & Yin, Z. (2019). Drought-induced changes in photosynthetic electron transport in maize probed by prompt fluorescence, delayed fluorescence, P700 and cyclic electron flow signals. *Environmental and Experimental Botany*, 158, 51–62.
- Zhu, X.-G., Long, S. P., & Ort, D. R. (2010). Improving photosynthetic efficiency for greater yield. *Annual Review of Plant Biology*, 61, 235–261.
- Zsubori, Z., Gyenes-Hegyí, Z., Illés, O., Pók, I., Rácz, F., & Szóke, C. (2002). Inheritance of plant and ear height in maize (*Zea mays* L.). *Acta Agraria Debreceniensis*, 8, 34–38.
- Zuffo, L. T., Luz, L. S., Destro, V., Silva, M. E. J., Rodrigues, M. C., Lara, L. M., de Faria, S. V., & DeLima, R. O. (2021). Assessing genotypic variation for nitrogen use efficiency and associated traits in Brazilian maize hybrids grown under low and high nitrogen inputs. *Euphytica*, 217(4), 71.
- Zuki, M. M. M., Jaafar, N. M., Sakimin, S. Z., & Yusop, M. K. (2020). N-(n-Butyl) thiophosphoric triamide (NBPT)-coated urea (NCU) improved maize growth and nitrogen use efficiency (NUE) in highly weathered tropical soil. *Sustainability (Switzerland)*, 12(21), 1–11.