



La revue francophone sur les fourrages et les prairies

The French Journal on Grasslands and Forages

Cet article de la revue **Fourrages**,
est édité par l'Association Française pour la Production Fourragère

Pour toute recherche dans la base de données
et pour vous abonner :

www.afpf-asso.org



AFPF – Maison Nationale des Eleveurs – 149 rue de Bercy – 75595 Paris Cedex 12

Tel. : +33.(0)1.40.04.52.00 – Mail : contact@afpf-asso.fr

Association Française pour la Production Fourragère

Les mutants à nervures brunes : une stratégie et des modèles pour l'amélioration de la valeur alimentaire du maïs fourrage

Y. Barrière

Des progrès génétiques considérables ont été faits depuis les années 1950 en productivité, tenue de tiges et tolérance aux stress chez le maïs, avec des rendements multipliés par presque 3, mais la valeur énergétique des maïs fourragers n'a que peu progressé. L'utilisation de certains mutants, à nervures brunes (brown-midrib), est une voie de progrès possible.

RÉSUMÉ

L'intérêt d'hybrides incluant des mutations «nervures brunes» a été testé depuis plus de 50 ans en nutrition de bovins laitiers. La mutation *bm3* est la plus intéressante : la teneur des plantes en lignines est réduite et leur valeur énergétique plus élevée. Une synthèse bibliographique (44 comparaisons entre hybrides normaux et *bm3*) montre une amélioration des quantités ingérées (+1,16 kg MS/vache/jour), de la production de lait (+1,26 kg/vache/jour) mais un rendement inférieur. La mise à la disposition des éleveurs d'hybrides de valeur énergétique supérieure à 0,97 UFL pourrait améliorer la compétitivité des élevages, avec une réduction de la distribution de concentrés énergétiques.

SUMMARY

Breeding silage maize of better nutritive value using brown-midrib mutants

Significant genetic improvements have been made since the 1950s in maize productivity, stalk strength, and stress tolerance. However, although yield has increased almost threefold, the energy value of maize silage has been barely improved. For more than 50 years, research has been considered with hybrids incorporating brown-midrib mutations in order to improve dairy cow feeding. The *bm3* mutation was shown to be the most promising one: *bm3* plants have reduced lignin content and greater energy value. A literature review gathering 44 comparisons of regular hybrids with *bm3* hybrids have shown that, for the latter, the dry-matter intake and milk production were higher, but *bm3* hybrid yield was lower. Providing livestock farmers with hybrids whose energy value is greater than 0.97 UFL (French dairy feed units) could improve farm competitiveness by reducing reliance upon energy concentrates.

1. Le maïs est utilisé comme plante fourragère dès le XVII^e siècle

Les premiers maïs ont été introduits en Europe par Christophe Colomb en Espagne (1494) à partir de semences issues de la zone Caraïbes, puis par Fernando de Magellan (1520) à partir de semences d'Argentine. Quelques années plus tard, Giovanni da Verrazzano (1524) et Jacques Cartier (1534) introduisent en Normandie des maïs de régions plus septentrionales, avec en particulier des semences du Québec et de l'embouchure du Saint-Laurent. Avec les introductions ultérieures, le maïs a gagné en une génération toutes les régions d'Europe, avec une sélection

massale par les agriculteurs et les éleveurs de ce qui conduira aux nombreuses populations de pays mieux adaptées aux différentes conditions locales. Si le maïs a d'abord été utilisé en Europe pour l'alimentation humaine, comme cela était traditionnellement le cas en Amérique, **son intérêt comme plante fourragère pour l'alimentation des herbivores a assez rapidement été reconnue**. A. A. PARMENTIER écrivait ainsi en 1791 que « les vaches mangent ce [maïs] fourrage avec avidité, et qu'il leur donne beaucoup de lait ». De même, au cours de ses voyages d'études de l'agriculture française, A. YOUNG, classait en 1792 les pratiques agricoles des fermes en « bonnes » et « mauvaises » en fonction de la présence ou de l'absence de maïs fourrage en alimentation des bovins.

AUTEUR

INRA, Unité de Génétique et d'Amélioration des Plantes Fourragères, Le Chêne, RD 150, CS 80006, F-86600 Lusignan ; yves.barriere@inra.fr

MOTS CLÉS : Digestibilité, évolution, fourrage, ingestibilité, maïs, maïs fourrage, production laitière, ressources génétiques, sélection variétale, valeur énergétique.

KEY-WORDS : Change in time, cultivar breeding, dairying, digestibility, energy value, forage, forage maize, genetic resources, maize, voluntary intake.

RÉFÉRENCE DE L'ARTICLE : Barrière Y. (2018) : «Les mutants à nervures brunes : une stratégie et des modèles pour l'amélioration de la valeur alimentaire du maïs fourrage», *Fourrages*, 236, 289-299.

En alimentation des ruminants, le maïs a ainsi et pendant longtemps été **utilisé en fourrage vert durant l'été**. Les récoltes des plantes, semées à très fortes densités (jusqu'à 300 000 plantes/ha), commençaient à la pollinisation, avec une faible teneur en matière sèche, et se poursuivaient jusqu'au début de l'automne, à la repousse des prairies. La conservation du fourrage sous forme d'ensilage, explorée d'abord par A. Reihlen à Stuttgart dans les années 1860, a été développée en France par A. Goffart et E. Lecouteux entre 1875 et 1883 (BARRIÈRE *et al.*, 2005). Faute d'utiliser des génotypes précoces parce que les génotypes tardifs étaient considérés comme nécessaires à une bonne productivité, le développement de l'ensilage de maïs en Europe a été lent. **L'utilisation de génotypes de maïs précoces pour la production d'ensilage n'a débuté qu'en 1950 aux Pays-Bas**, et s'est progressivement étendue à toute l'Europe avec la récolte des plantes entre les stades laitieux et pâteux du grain (BARRIÈRE *et al.*, 2006). Par ailleurs, contrairement à une régression partielle des surfaces semées en maïs grain en Europe entre 1850 et 1950, les surfaces en maïs pour l'alimentation du bétail se sont maintenues, confirmant l'intérêt ancien et constant des éleveurs pour cette ressource à forte valeur énergétique.

2. Intérêts et limites des différentes ressources génétiques utilisées en sélection des maïs fourrage

À la **fin des années 1940**, la multiplication des populations de maïs traditionnellement utilisées pour la production de grain ou d'ensilage, désorganisée au cours de la seconde guerre mondiale, ne se remettait que difficilement en place. De plus, des hybrides de maïs (grain) étaient simultanément introduits des USA, apportant un progrès génétique significatif en productivité. **Les quelques populations encore disponibles et multipliées en France ont alors progressivement disparu** des catalogues, ayant cependant eu (jusqu'à la fin des années 1950) une utilisation significative en fourrage. Les hybrides, qui sont obtenus par croisement contrôlé de lignées fixées, ont une structure stable, homogène et reproductible, contrairement aux populations soumises aux aléas des conditions de multiplication et d'échantillonnage. Les lignées parentales des hybrides américains, qui ont un grain denté (grain plat à albumen farineux), sont toutefois adaptées à des conditions plus continentales que celles de nombre de régions de culture du maïs en France et Europe. **La sélection de lignées adaptées aux conditions de printemps et automne frais a alors débuté en France à la fin des années 1940**, en particulier à l'INRA de Versailles. Des programmes de sélection sur le maïs se sont également mis en place avec un grand dynamisme au sein d'entreprises et de coopératives, en particulier dans le Sud-Ouest. La sélection pour la « précocité » a en particulier tiré parti de populations locales à grain corné (grain arrondi à albumen induré) qui avaient été adaptées par les agriculteurs ou les éleveurs aux conditions de demi-montagne (Pyrénées, Galice...). Des lignées dentées plus adaptées aux conditions européennes ont été simultanément sélectionnées dans des descendance de

croisements de lignées du Minnesota, du Wisconsin, de l'Iowa ou du Québec. **La plupart des premiers hybrides précoces inscrits en France seront ainsi des croisements entre des lignées dentées et des lignées cornées**, les premières apportant schématiquement la productivité et les secondes, l'adaptation aux conditions fraîches. L'hybride double Inra258 [(F115×W33)×(F7×Ep1)], inscrit en 1958 et adapté aux conditions de printemps et automne frais, aura une utilisation significative pour la production d'ensilage. L'hybride trois-voies LG11 [(F7×F2)×W401], inscrit en 1970 par la société Limagrain, plus tolérant aux verses et aux « fortes » densités (95 000 plantes/ha), a ensuite significativement contribué à la croissance rapide des surfaces en maïs ensilage. **À partir des années 1975**, les entreprises ont consenti des investissements très importants en sélection maïs (grain), avec **une évolution significative des bases génétiques des hybrides précoces et demi-précoces**. L'inscription en 1980 par la société Pioneer de l'hybride Dea (Pio165×F2), croisement entre une lignée dentée apparentée au groupe génétique Iodent et la lignée cornée F2 issue de la population Lacaune, illustre ce changement des bases génétiques. Les hybrides de ce type s'imposeront rapidement dans les groupes précoces et demi-précoces. Les hybrides obtenus lors des étapes ultérieures et actuelles de sélection sont caractérisés par un parent denté très souvent apparenté au groupe Iodent, plus ou moins élargi à d'autres ressources génétiques. Leur parent corné a une structure génétique plus complexe que les types Lacaune (comme la lignée F2) ou Jaune de Bade d'origine, après des croisements par d'autres ressources génétiques non apparentées à celles utilisées pour la création des lignées dentées. **Plus récemment, des hybrides obtenus par croisement de deux lignées dentées** ont progressivement pris une part du marché des variétés précoces et demi-précoces, conséquence d'abord d'efforts de sélection très importants pour la précocité et la rusticité dans ce matériel génétique, qui est plus productif, tolérant aux verses et aux stress, avec une maturation du grain plus rapide que les types cornés. Il se peut également que les nouvelles conditions de végétation résultant du réchauffement climatique soient favorables à ce type d'hybrides.

Le progrès génétique en productivité a été remarquable depuis les années qui ont suivi la fin de la seconde guerre mondiale. En France, le rendement national moyen en maïs grain est ainsi passé de 15 q/ha en 1950 à 95 q/ha actuellement, correspondant à **un progrès de 1,2 q/ha par an**. Ce progrès est considéré comme lié à l'amélioration des méthodes de culture pour un peu plus d'un tiers dans la période 1950-1980, et donc pour environ les deux tiers à un progrès génétique. À partir des années 1980, le gain de productivité correspond essentiellement à un progrès génétique. **En plante entière**, les rendements sont passés sur la même période de 5-7 t MS/ha environ à près de 20 t MS/ha en conditions de culture optimales. Une récapitulation des données d'inscription au Catalogue français depuis la mise en place d'une liste spécifique « maïs fourrage » confirme la continuité du **progrès génétique** en productivité qui est respectivement égal à **0,13, 0,09, et 0,10 t/ha et par an pour les hybrides** des groupes de précocité **S0, S1, et S2**, entre respectivement ceux des générations 1998 et 2017 (synthèse

non publiée). Ces progrès en productivité se sont accompagnés de progrès majeurs en rusticité, avec une acquisition de mécanismes de tolérance et de gestion des stress abiotiques comprenant une capacité à retrouver plus rapidement un fonctionnement normal après le stress, avec simultanément des progrès en résistance aux maladies, à la verse en végétation ainsi qu'à la verse à maturité et sur-maturité des plantes.

La valeur énergétique de référence donnée dans les tables d'alimentation l'INRA (JARRIGE, 1988) est de 0,90 UFL (Unité Fourragère Lait) pour un ensilage de maïs ayant une teneur en matière sèche comprise entre 25 et 35% avec des conditions de végétation « normales » (1 UFL = 7,11 MJ valorisés pour la production de lait, avec 0,44 UFL pour produire 1 kg de lait). Elle est considérée comme pouvant descendre à 0,85 UFL en conditions difficiles et, au contraire, pouvant atteindre 0,96 UFL en conditions exceptionnelles. Ces valeurs UFL de référence n'ont pas pris en compte la variabilité génétique du caractère, qui a été montrée ultérieurement par des mesures de valeur alimentaire conduites sur moutons en conditions standards à Lusignan (BARRIÈRE *et al.*, 2004a ; BARRIÈRE *et al.*, 2005). Par ailleurs, ces comparaisons entre hybrides précoces et demi-précoces inscrits ont montré que **la valeur énergétique des variétés de maïs avait en moyenne diminué au cours des cycles de sélection entre 1958 et 2002, en raison d'une diminution de la digestibilité des parois cellulaires**. En moyenne, pour les hybrides précoces et demi-précoces, il y a eu une diminution de la valeur énergétique de 0,05 UFL des hybrides entre 1958 et 2002, qui est liée à une diminution de 5,5 points de la digestibilité des parois cellulaires, les variations de celle-ci expliquant plus des deux tiers des variations de la valeur UFL. Cette diminution de la valeur énergétique correspond pour partie à l'introduction des types génétiques qui ont permis les progrès considérables en valeur agronomique, et pour partie à l'absence de suivi en cours de sélection de la valeur énergétique et de la digestibilité des parois cellulaires, en relation aussi avec l'absence d'utilisation de ressources génétiques ciblées sur ces caractères. La mise en place du critère de valeur énergétique UFL « modèle 4 » (UFLM4, DARDENNE *et al.*, 1993, puis PEYRAT *et al.*, 2016) à partir des inscriptions de 1999 a permis de ne plus inscrire avec la mention fourrage des hybrides de faible valeur énergétique. Une synthèse des données d'inscription **entre 1999 et 2017** montre ainsi **une stabilisation de la valeur énergétique moyenne des nouveaux hybrides** autour de la valeur des témoins retenus dans chacun des groupes de précocité.

De futurs progrès génétiques en valeur énergétique du maïs fourrage sont possibles au-delà des valeurs actuelles avec différentes stratégies. Elles peuvent être fondées sur des ressources génétiques dont la digestibilité des parois est élevée, et l'introgression des allèles favorables dans les lignées élites avec un suivi assisté par marqueurs. La sélection de maïs plus énergétiques pourrait aussi intégrer l'utilisation de mutants, dont les mutants à nervures brunes qui ont une digestibilité des parois plus élevée et dont l'efficacité supérieure en production laitière est clairement établie.

3. Les mutants à nervures brunes, modèles d'étude de la lignification du maïs et des graminées

■ Historique de la découverte du caractère nervures brunes

Les mutants de maïs à nervures brunes du maïs, **mutants brown-midrib**, présentent une pigmentation brun-rougeâtre de la nervure médiane des feuilles et de la moelle des tiges. Cette coloration, qui est associée aux tissus lignifiés, apparaît lorsque les plantes ont au moins cinq feuilles (photo 1) et s'estompe des nervures au cours de la maturation des plantes mais reste présente dans les tiges.

Les premiers mutants à nervures brunes ont été successivement décrits et étudiés par KIESSELBACH (1922), EYSTER (1926) et JORGENSEN (1931), ce dernier montrant que ces mutations correspondaient en fait à un déterminant génétique identique et que le caractère brown-midrib ségréguait comme un caractère mendélien monogénique récessif. Ce mutant a été dénommé bm1 lorsqu'un second mutant non allélique a été décrit et alors dénommé bm2 (BURNHAM et BRINKS, 1932). Deux autres mutants avec un phénotype brown-midrib, bm3 et bm4, ont ensuite été mis en évidence (EMERSON, 1935 ; BURNHAM, 1947). Comme le mutant bm1, les mutants bm2, bm3 et bm4 sont issus de **mutations naturelles, avec une ségrégation monogénique récessive**. Aucune nouvelle mutation de maïs à nervures brunes n'a été étudiée et caractérisée pendant près de 60 ans après la description de bm4 en 1947, alors que des nouveaux mutants naturels à nervure brune étaient néanmoins trouvés en pépinière, puis maintenus et référencés dans la base de données MaizeGDB (Maize Genetics and Genomics Database, www.maizegdb.org). Des tests alléliques récents de ces « nouveaux » mutants ont mis en évidence parmi ceux-ci trois nouveaux loci brown-midrib non alléliques dénommés bm5, bm6 et bm7 (HANEY *et al.*, 2008 ; ALI *et al.*, 2010). Toutefois, des tests alléliques complémentaires ont montré que le mutant bm7 était en fait allélique à bm1 (BARRIÈRE *et al.*, 2013).



PHOTO 1 : Lignée de maïs à nervures brunes.

PHOTO 1 : *Brown-midrib maize lineage.*

■ Maïs à nervures brunes et étude de la lignification du maïs

Les parois cellulaires du maïs, dont la variabilité de constitution et d'organisation explique l'essentiel de la variabilité de valeur énergétique des plantes au stade ensilage, représentent un peu moins de 50% de la matière sèche récoltée. Ces parois sont composées essentiellement de cellulose, d'hémicelluloses (glucurono-arabinoxylanes) et de lignines, les pectines étant très peu présentes. **La teneur en lignines totales dans la paroi** (lignines Klason, DENCE et LIN, 1992) **est souvent comprise entre 12 et 16%**. Une partie des lignines, qui représente entre 3 et 7% de la paroi, est acido-résistante (ADL ou Acid Detergent Lignin, GOERING et VAN SOEST, 1970), et cette fraction est négativement liée à la valorisation du fourrage par l'animal. Les lignines résultent de la polymérisation de trois monolignols (alcools coumarylique, coniférylique et sinapylique) conduisant aux trois sous-unités constituant le polymère de lignines [unités *p*-hydroxyphényl (H), guaiacyl (G) et syringyl (S)]. Les graminées dont le maïs, qui ne font pas de « bois » contrairement aux dicotylédones, ont par ailleurs des parois cellulaires caractérisées par des pontages par de l'acide férulique entre lignines et arabinoxylanes et des pontages par des diférulates entre les chaînes d'arabinoxylanes.

Les différentes mutations brown-midrib conduisent à des variations de teneur et de composition des lignines et des composés phénoliques associés, décrites d'abord pour les mutants bm1 et bm3, environ 40 ans après la description de ces deux mutations (KUC et NELSON, 1964 ; GEE *et al.*, 1968). Les plantes de maïs bm1 ont une teneur en lignines réduite de 10 à 20%, sans modification de la fréquence des sous-unités H, G, ou S dans le polymère, tandis que les plantes bm3, qui ont une teneur en lignines réduite de 15 à 25%, ont également une fréquence des unités syringyl (S) fortement réduite. Les lignines bm3 incorporent de plus une unité constitutive atypique identifiée comme le 5-hydroxy-gaïacyle (5-OH-G, LAPIERRE *et al.*, 1988), alors que les lignines bm1 sont caractérisées par une incorporation substantielle d'aldéhydes, essentiellement de coniféraldéhyde, dans le polymère (JACQUET, 1997 ; KIM *et al.*, 2003). Si les parois des plantes bm3 ne semblent pas altérées dans leur teneur en acide férulique, celles des plantes bm1 présentent une diminution voisine de 40% des éthers féruliques (PROVAN *et al.*, 1997 ; BARRIÈRE *et al.*, 2004b). **La digestibilité des plantes bm3, mesurée *in vivo* et *in vitro*, est en moyenne de 20 à 25% supérieure à celle des plantes normales.** Celle des plantes bm1 est environ 10% supérieure à celle des plantes normales, se situant ainsi à une valeur médiane entre les plantes normales et les plantes bm3.

Une diminution de la teneur en lignines de 10 à 15%, avec une diminution significative des éthers féruliques, a été mise en évidence chez les plantes bm2. Une tendance similaire pour la teneur en lignines a été observée chez les plantes bm4, mais avec seulement une faible réduction des éthers féruliques. De plus, les lignines bm2 et bm4 ne présentent pas d'incorporation d'unités inhabituelles, contrairement aux lignines bm1 et bm3 (BARRIÈRE *et al.*,

2004b). Une utilisation en sélection de l'une ou l'autre de ces deux mutations n'est toutefois pas envisageable, les plantes bm2 et bm4 ont en effet une vigueur médiocre, avec une faible production de pollen, au moins dans les descendance de croisements avec des lignées précoces ou demi-précoces.

Avec des plantes cultivées en serre et sur des tiges récoltées à maturité du grain, la teneur en lignines dans la paroi de plantes du mutant bm5 était réduite de 15%. Les plantes bm5 étaient tout particulièrement caractérisées par une incorporation significative d'acide férulique dans les lignines (MÉCHIN *et al.*, 2014), un caractère précédemment observé chez des plantes ayant un déficit d'activité enzymatique cinnamoyl-CoA réductase (CCR). La digestibilité des parois des tiges de plantes bm5 était très significativement améliorée, supérieure à celle des plantes bm3 dans ces conditions de culture (données INRA Lusignan non publiées). Les plantes bm6, récoltées dans des conditions similaires à celles de bm5, avaient une teneur en lignines réduite de seulement 9%, lignines dont les caractéristiques ne sont pas encore connues. La digestibilité des parois des plantes bm6 était néanmoins significativement améliorée, proche de celle des plantes bm3 (données INRA Lusignan non publiées).

4. Les mutations « nervures brunes » affectent la biosynthèse des lignines et des phénylpropanoïdes

Les gènes (ou les déterminants) responsables des six mutations brown-midrib, dont la position génétique est connue et qui ont une hérédité monogénique récessive, ont été recherchés. Deux des mutations brown-midrib, élucidées avant le séquençage du génome du maïs, affectent des gènes de la voie de biosynthèse des monolignols. La **mutation bm3**, située sur le chromosome 4, en amont du centromère, affecte le gène codant pour la ZmCOMT (caféique acide O-méthyltransférase), enzyme qui catalyse la méthylation du 5-hydroxy-coniféraldéhyde en sinapaldéhyde (VIGNOLS *et al.*, 1995). La **mutation bm1**, située sur le chromosome 5, en amont du centromère, affecte le gène codant pour la ZmCAD2 (cinnamyl alcool déshydrogénase), enzyme qui catalyse la dernière étape de la voie de biosynthèse des monolignols et l'hydrogénation de chacun des trois aldéhydes en alcools (HALPIN *et al.*, 1998). Au moins deux événements de mutation correspondent au phénotype mutant bm3, tous deux résultant de l'activité de transposons et conduisant à des délétions partielles du gène ZmCOMT (VIGNOLS *et al.*, 1995 ; MORROW *et al.*, 1997). Au moins cinq événements correspondent au phénotype mutant bm1. Deux mutations sont liées à la mutation d'une seule base (SNP) et d'un seul acide aminé dans la séquence du gène ZmCAD2, dans des régions correspondant aux sites catalytiques de l'enzyme, deux autres à des insertions de respectivement deux et quatre bases, décalant le cadre de lecture, et un événement correspond à l'insertion d'un (rétro-)transposon dans l'exon 2 du gène (BARRIÈRE *et al.*, 2013).

Deux des autres mutations brown-midrib affectent des gènes impliqués dans des métabolismes en amont de la voie des phénylpropanoïdes et des monolignols. La **mutation bm2**, située à la base du chromosome 1, affecte un gène de méthylène-tétrahydrofolate réductase (MTHFR, TANG *et al.*, 2014), qui code pour une protéine impliquée dans la voie de biosynthèse des donneurs de méthyle pour les méthyl-transférases, dont la ZmCOMT de la voie des monolignols. La **mutation bm4**, située dans la partie inférieure du chromosome 9, affecte un gène codant pour une folypolyglutamate synthase (Li *et al.*, 2015), qui est une enzyme agissant en amont de la MTHFR.

La **mutation bm6** n'est pas complètement caractérisée, mais son déterminant est situé dans une région de 180 kb contenant 10 gènes et située dans la partie supérieure du chromosome 2 (CHEN *et al.*, 2012). Parmi ces dix candidats putatifs, il y a un gène codant pour une protéine de type CCCH zinc-finger, qui pourrait correspondre au déterminant de la mutation dans la mesure où plusieurs CCCH zinc-finger colocalisent avec des QTLs de teneur en lignines et/ou de dégradabilité des parois dans des descendances recombinantes d'*Arabidopsis* (CHAVIGNEAU *et al.*, 2012) et de maïs (BARRIÈRE *et al.*, 2016). Le gène (ou le déterminant) sous-jacent à la **mutation bm5** est encore inconnu. Cette mutation a été cartographiée sur le chromosome 5, en position proche du centromère. Les approches biochimiques ayant montré que les lignines des plantes mutantes bm5 avaient une caractéristique pouvant indiquer une déficience d'activité CCR, la mutation bm5 pourrait affecter un facteur de régulation des CCR, et en particulier de la ZmCCR1 (située sur le chromosome 1) qui est l'enzyme CCR du maïs majoritairement impliquée dans la biosynthèse des monolignols.

5. Les hybrides bm3 ont une meilleure valeur alimentaire et permettent une production laitière plus élevée

Parmi les mutants bm1, bm2, bm3, et bm4, ce sont les génotypes bm3 qui ont les teneurs en lignines les plus réduites et la plus forte amélioration de la digestibilité des parois. Les comparaisons, à partir de **mesures de digestibilité réalisées avec des moutons** à Lusignan, des formes normales de 34 hybrides, dont 16 hybrides inscrits **entre 1958 et 1994**, et pour chacun des hybrides de leur version quasi-isogénique bm3 (ne différant essentiellement que par la présence du gène bm3), ont montré **une augmentation moyenne significative de la valeur énergétique des hybrides bm3 de 0,06 UFL/kg MS** (moyennes égales à 0,89 et 0,95 UFL pour les hybrides normaux et bm3). Il y avait toutefois une variabilité de l'effet de la mutation bm3 dans les différents fonds génétiques, avec une tendance nette, mais pas complète, à un effet plus faible de la mutation bm3 pour l'amélioration de la digestibilité des parois et de la valeur énergétique lorsque les hybrides normaux correspondants étaient de meilleure valeur alimentaire. Les écarts à cette tendance illustrent le fait qu'une plus faible teneur en lignines n'est pas le déterminant unique d'une digestibilité des parois plus élevée. D'autres mécanismes,

dont de plus faibles réticulations entre les constituants pariétaux par des ponts férulates ou diférulates, sont présents chez certains génotypes, la réduction de teneur en lignines liée à la mutation bm3 pouvant alors contribuer de façon additive à l'amélioration de la digestibilité des parois et de la valeur énergétique. Sur la collection d'hybrides étudiés, au stade de récolte en ensilage, la teneur en grains des hybrides bm3 n'était réduite en moyenne que de 1,5 points, mais la productivité était en moyenne réduite de près de 2,0 t MS/ha, avec une variabilité significative entre les génotypes. Toutefois, ces comparaisons entre hybrides normaux et bm3 correspondent pour la plupart à des travaux anciens, avec des lignées qui ne sont pas issues des ressources génétiques élitaires actuellement disponibles.

L'intérêt des hybrides bm3 pour l'alimentation des vaches laitières a été confirmé par des **essais mis en place en particulier aux Etats-Unis dès le début des années 1970, et à la fin de cette même décennie à l'INRA de Theix et Lusignan**. Ainsi, 36 textes ont été publiés entre 1976 et 2017, pour leur majorité dans la revue *Journal of Dairy Science*, rapportant 44 comparaisons avec des différences significatives d'efficacité animale entre hybrides normaux et bm3 (BARRIÈRE, 2017). Ces comparaisons ont eu lieu au cours de deux périodes et ne semblent pas avoir été poursuivies pendant 12 ans à partir de 1986. Dans une première période, les hybrides bm3 ont déçu en valeur agronomique par rapport aux hybrides isogéniques normaux (plus faible productivité, sensibilité souvent plus élevée à la verse et parfois tolérance plus faible à certaines maladies ou ravageurs). Les progrès génétiques très importants en valeur agronomique chez le maïs et la sélection de lignées bm3 pour la création spécifique d'hybrides bm3 ont conduit à des progrès également importants chez les hybrides bm3 et leur intérêt en alimentation des vaches laitières a été confirmé par les **essais** qui ont été **de nouveau mis en place à partir de 1998**.

Sur l'ensemble des **essais publiés** (tableau 1), **les productions de lait étaient supérieures de 1,26 kg/vache/jour** (lait 4%) **et les quantités ingérées étaient supérieures de 1,16 kg/vache/jour (MS)** pour les vaches nourries avec l'ensilage bm3, en comparaison à l'ensilage normal. Même si ce caractère n'a été pris en compte que dans 19 des essais, **des reprises de poids supérieures** ont observées chez les animaux nourris avec les ensilages bm3, avec un **gain moyen quotidien (GMQ) en moyenne supérieur de 158 g/vache/jour**. L'écart entre les quantités ingérées d'ensilage de maïs bm3 et normal était d'autant plus important que l'ensilage représentait une plus grande part de la ration, écart proche respectivement de 1,1 et 1,3 kg/vache/jour lorsque les proportions d'ensilage de maïs étaient inférieures ou supérieures à 50%. Ce type de différences est retrouvé lors des comparaisons entre hybrides isogéniques et non-isogéniques, les essais avec des hybrides isogéniques correspondant à des travaux plus anciens avec une proportion plus faible de concentrés. Les comparaisons plus récentes correspondaient aussi à des vaches laitières nettement plus performantes ayant des ingestions de 3,3 kg/vache/jour plus élevées et des productions laitières de 8,9 kg/vache/jour supérieures que lors des essais plus

	n	Composition de la ration (% MS)		Ration ingérée (kg MS/vache/jour)		Production de lait 4% (kg/vache/jour)		GMQ
		Ensilage	Fourrage	N	Δ (bm3-N)	N	Δ (bm3-N)	Δ (bm3-N)
Moyennes hybrides	44	51	61	22,4	1,16	32,5	1,26	158
N/bm3 isogéniques ¹	21	59	63	20,7	1,40	27,5	1,27	195
N/bm3 non isogéniques ²	23	45	58	24,0	0,90	36,4	1,26	146
Ration ensilage < 50%	23	39	55	24,0	1,06	36,1	1,22	122
Ration ensilage \geq 50%	21	63	66	20,9	1,27	29,9	1,29	193

1 : Comparaisons entre hybrides normaux (N) et leurs isogéniques bm3 (les hybrides ne diffèrent essentiellement que par la présence ou non de la mutation bm3)

2 : Comparaisons entre hybrides normaux (N) et hybrides bm3 de mêmes types génétiques et précocités (maïs comprenant des différences autres que la présence ou non de la mutation bm3)

TABLEAU 1 : Synthèse des 44 comparaisons de rations avec des ensilages d'hybrides de maïs normaux (N) et bm3 en alimentation des vaches laitières.

TABLE 1 : Results of the literature review involving 44 comparisons of dairy cow diets containing regular hybrid maize silage (N) versus bm3 hybrid maize silage.

anciens entre hybrides isogéniques. Les différences de production de lait entre les régimes normaux et bm3 étaient néanmoins similaires dans les **essais entre hybrides isogéniques et non isogéniques**, mais les reprises de poids étaient nettement plus élevées lors des premières comparaisons (plus forte proportion d'ensilage dans la ration), avec des GMQ respectivement égaux à 195 et 146 g/vache/jour. Dans 15 des 44 essais, les quantités ingérées avec les ensilages bm3 étaient supérieures d'au moins 1,5 kg/vache/jour à celles des vaches alimentées avec des ensilages normaux.

Afin de quantifier l'effet de la meilleure ingestibilité des hybrides bm3 en alimentation des vaches laitières, **des essais sur vaches laitières** avaient aussi été mis en place à Lusignan, en collaboration avec l'INRA de Theix **entre 1977 et 1981** (HODEN *et al.*, 1985). Trois essais ont été réalisés avec la même complémentation des ensilages de maïs normaux et bm3, et trois autres essais ont visé à ajuster une complémentation énergétique plus faible chez les hybrides bm3, tout en maintenant le niveau de production des animaux (tableau 2).

A même niveau de complémentation énergétique, les vaches avaient en moyenne une ingestion des ensilages bm3 de 1 kg/jour supérieure, une production de lait de 0,7 kg/jour supérieure, et par ailleurs une reprise de poids de 165 g/jour plus élevée. **Avec une réduction de l'apport de concentrés**

de 1,3 kg/vache/jour, l'ingestion d'ensilage de maïs bm3 était augmentée de 1,7 kg/vache/jour et la production laitière était de 1,0 kg/vache/jour supérieure, sans mise en évidence de différences de reprise de poids. Les différences significatives de digestibilité et d'ingestibilité des hybrides bm3 permettaient ainsi de ne distribuer les concentrés énergétiques qu'à partir de 25 kg de lait/vache/jour, quand ils étaient distribués à partir de 18 kg de lait/vache/jour avec les maïs normaux.

Par ailleurs, l'alimentation des vaches laitières avec des ensilages de maïs brown-midrib ne conduit pas à une augmentation des émissions de méthane même si l'ingestion de fourrage et la digestion des parois sont plus élevées. Rapportées à la fourniture d'énergie brute ou à la production de lait, **les émissions de méthane sont ainsi plus faibles pour des vaches laitières consommant des ensilages de maïs bm3** en comparaison à des hybrides classiques (SCHWARM *et al.*, 2015 ; HASSANAT *et al.*, 2017).

6. Le développement des hybrides de maïs bm3 sur les marchés destinés à l'ensilage est très faible

Alors que l'efficacité plus élevée du maïs ensilage bm3 pour l'alimentation des vaches laitières est clairement établie, **les semenciers et les éleveurs européens ne semblent pas confiants vis-à-vis de ce type d'hybrides, qui conserve une image de plus faible productivité et de plus forte sensibilité aux stress biotiques et abiotiques**.

Les progrès faits sur la valeur agronomique des hybrides bm3, au moins dans les fonds génétiques **demi-tardifs et tardifs**, permettent en revanche **un certain développement de ces hybrides, en particulier aux USA**. Des variétés des sociétés Mycogen et Pioneer sont disponibles sur le marché des maïs ensilage qui, selon les essais conduits avec des vaches laitières, permettent une ingestion plus élevée et une production pouvant atteindre 2 kg de lait supplémentaires par vache et par jour. Ces variétés bm3 ont une productivité voisine ou égale à celle des témoins élite normaux, avec une tenue de tige et une tolérance aux stress très améliorées par rapport à la première génération d'hybrides bm3. Des mesures sur un troupeau de 500 vaches aux USA ont montré une réduction de la distribution des concentrés énergétiques de 1,35 kg et une production laitière

Niveau de concentrés	Egal		Ajusté	
	N ¹	bm3	N ²	bm3
Hybride				
Concentré (kg/jour)	3,5	3,5	3,8	2,5
Ingéré maïs (kg MS/jour)	13,2	14,2	13,4	15,1
Lait 4% (kg/jour)	22,2	22,9	21,6	22,6

1 : Hybrides LG11, Inra260, Inra 258 sous formes normales et quasi-isogéniques bm3

2 : Hybrides Inra258, Inra302, Inra400 sous forme normales et quasi-isogéniques bm3

TABLEAU 2 : Comparaison d'ensilages de maïs normaux (N) et bm3 avec des niveaux de complémentation des vaches laitières identiques ou ajustés à la meilleure valeur alimentaire des hybrides bm3 (d'après HODEN *et al.*, 1985).

TABLE 2 : Comparison of regular (N) and bm3 hybrid maize silage –supplementation levels are either equivalent or adjusted to the higher nutritive value of the bm3 hybrids (after HODEN *et al.*, 1985).

supérieure de 1,8 kg par vache et par jour, conduisant à un profit annuel augmenté de 228 000 \$ US, correspondant à environ 1,50 \$ US par vache et par jour (AGWEB, 2013), valeurs qui paraissent très élevées.

Au-delà de leur image défavorable, l'absence de développement d'hybrides bm3 en Europe, et en particulier en France, est sans doute liée à la bonne valeur énergétique moyenne des hybrides inscrits (normaux) précoces ou demi-précoces, même si les progrès à ce niveau restent limités. **Pour l'éleveur, le gain économique avec un hybride bm3** se fait à la fois sur les quantités d'ensilage ingérées, qui sont au moins 10% supérieures avec les hybrides bm3, ainsi que sur la valeur énergétique qui est 6 à 10% supérieure, permettant une **réduction de l'apport de concentrés énergétiques avec**, pour un niveau d'ingestion d'ensilage donné, **une augmentation de la production laitière**. Une éventuelle plus faible productivité des hybrides bm3 peut ainsi être compensée par leur plus forte valeur énergétique, conduisant au même rendement UFL/ha. Une variété classique de maïs fourrage ayant une productivité en exploitation proche de 14 t/ha MS et une valeur énergétique de 0,91 UFL permet la production de 12 740 UFL/ha, ce rendement en UFL/ha étant également obtenu avec un hybride bm3 ayant une productivité de 13,1 t/ha et une valeur énergétique de 0,97 UFL. Dans un système d'alimentation comprenant du pâturage, de l'ensilage d'herbe et de l'ensilage de maïs, une vache laitière produisant 8 000 kg de lait ingère en moyenne annuelle 11,5 kg/jour d'ensilage de maïs (CHOLLET *et al.*, 2015). Sur la base d'une ingestion d'ensilage augmentée de 1,1 kg/vache/jour, avec une valeur énergétique de 0,06 UFL supérieure pour l'hybride bm3 (0,97 UFL), le surplus énergétique moyen disponible pour chaque animal serait alors voisin de 1,75 UFL/jour, permettant une réduction corrélative de la distribution de céréales ou de concentrés. Le gain économique doit de plus prendre en compte l'augmentation possible de la production de lait, mais il est toutefois à pondérer par un besoin en surface ensilée un peu supérieure pour les hybrides bm3, lié à leur plus forte ingestion. Par ailleurs, et même si le maïs est un fourrage relativement pauvre en matières azotées, une productivité en plante entière un peu plus faible conduira sans doute, en raison de la loi de dilution de l'azote (PLÉNET et CRUZ, 1997), à des teneurs en matières azotées un peu supérieures des ensilages bm3 par rapport aux ensilages de variétés classiques.

L'intérêt probable des mutants bm5 et bm6 devra de même être confirmé par des essais d'alimentation avec des vaches laitières, qui sont à mettre en place. Par ailleurs, peu de données sont disponibles pour les autres « anciens » mutants à nervures brunes (bm1, bm2, et bm4). En raison de leur faible valeur agronomique, il ne semble pas y avoir eu d'expérimentations sur ruminants avec des hybrides bm2 ou bm4. Il ne semble pas qu'il y ait d'essais publiés donnant des comparaisons de production laitière entre ensilages de maïs normaux et de maïs bm1. Des essais avaient toutefois été conduits à Lusignan (entre 1976 et 1986) avec l'hybride Inra260 permettant une comparaison entre ensilages de maïs isogéniques normaux, bm1 et bm3 en alimentation de taurillons en croissance. Les quantités

d'ensilage ingérées étaient respectivement supérieures de 7 et 12% pour les hybrides bm1 et bm3 en comparaison à l'hybride normal. Les GMQ en poids de carcasse étaient respectivement de 5 et 18% supérieurs pour les hybrides bm1 et bm3 par rapport à l'hybride normal, confirmant sans doute le plus faible intérêt du mutant de maïs bm1 en alimentation des gros ruminants et corroborant la priorité donnée aux travaux avec des génotypes bm3, avant la mise en évidence des mutations bm5 et bm6.

7. D'autres mutants peuvent apporter une amélioration de l'ingestibilité du maïs fourrage

Des mutations n'induisant pas le phénotype brown-midrib peuvent également avoir un intérêt significatif pour la production d'ensilage de maïs à forte valeur énergétique et/ou à ingestibilité élevée. Une variabilité importante de l'ingestibilité a ainsi été mise en évidence pour une descendance issue de mutagenèse par transposon, triée et identifiée au sein de près de 12 000 plantes pour sa faible teneur en acide férulique, avec l'hypothèse de relations entre pontages férulates dans les parois et qualités mécaniques des tissus (JUNG et PHILLIPS, 2010). Ce **mutant « sfe »** a ensuite été rétrocroisé dans la lignée W23 et deux descendances, W23sfeM04-4 et W23sfeM04-21, ont ensuite été multipliées, permettant la production d'ensilages et des essais avec des vaches laitières (JUNG *et al.*, 2011). Les teneurs en férulates impliqués dans les pontages pariétaux étaient réduites de 25% dans les ensilages des descendances W23sfe par rapport à celle de l'ensilage W23. Les teneurs en lignines (ADL) étaient semblables pour les lignées W23 et W23sfe04-21 (4,9% NDF), mais plus élevées pour W23sfe04-4 (6,7% NDF). Les vaches ont été alimentées en rations complètes contenant 39% d'ensilage de maïs (et 10% d'ensilage de luzerne, ainsi que des concentrés). Les quantités ingérées ont été de 1,6 kg/vache/jour plus élevées pour les animaux consommant les rations avec les ensilages W23sfe que pour ceux nourris avec l'ensilage normal (tableau 3). Les productions laitières (lait à 4%) ont respectivement été de 1,2 et 2,3 kg/vache/jour supérieures pour les animaux consommant les rations W23sfeM04-4 et W23sfeM04-21 en comparaison avec les vaches consommant les rations avec l'ensilage normal W23.

Lignée	Quantité ingérée (kg MS/jour) ¹	Production de lait 4% (kg/jour)
W23	21,8	38,6
W23sfeM04-4	23,4	39,8
W23sfeM04-21	23,3	40,9

1 : rations complètes comprenant 39% d'ensilage de maïs

TABLEAU 3 : Quantités ingérées et productions laitières avec des rations à base d'ensilage de maïs W23 et W23sfe (d'après JUNG *et al.*, 2011).

TABLE 3 : Dry matter intake and milk production for diets based on W23 and W23sfe maize silage (after JUNG *et al.*, 2011).

Sur des cultures conduites en 2011 à Lusignan, la **réduction des teneurs en férulate** a été confirmée avec une digestibilité des parois (mesurée *in vitro*) qui était croissante entre les lignées W23, W23sfe04-4 et W25sfe04-21. **Un effet sur la digestibilité des parois était attendu**, puisque la présence des pontages férulates entre lignines et arabinoxylyanes et entre chaînes d'arabinoxylyanes est considérée comme responsable de la moitié environ des effets inhibiteurs des composés phénoliques pariétaux sur la digestibilité des parois (GRABBER *et al.*, 2009). De même, la sélection pour de plus faibles teneurs en diférulates a conduit à une augmentation de la digestibilité des parois chez différentes graminées dont le maïs (BARROS-RIOS *et al.*, 2012).

Les résultats actuels ne permettent toutefois pas de conclure à une mutation unique et à seulement une teneur en férulate réduite chez les lignées W23sfe, qui serait explicative de l'augmentation de l'ingestibilité des plantes. Au sein du matériel « normal », une ingestibilité plus élevée des ensilages de maïs, pour un niveau de dégradabilité des parois donné, ne semble exister que chez un nombre très limité d'hybrides. Des essais réalisés par Ciba-semences (1990 et 1995) ont montré que **des facteurs génétiques spécifiques de l'ingestibilité étaient probablement présents chez l'hybride Bahia**. La comparaison des hybrides Dk265 et Brutus a montré que les quantités d'ensilage ingérées étaient de 1,5 kg/vache/jour supérieures pour Dk265 (BARRIÈRE *et al.*, 2003 ; BARRIÈRE *et al.*, 2004c). Par ailleurs, la **forme reconvertie hypolignifiée Dk265bm3**, dont la digestibilité des parois est plus élevée que celle de la forme normale Dk265, a aussi une ingestion supérieure de 1,3 kg à celle de la forme normale Dk265 (BARRIÈRE *et al.*, 2004c). Ceci montre que la meilleure ingestibilité spécifique de Dk265 est liée à des déterminants autres que la teneur en lignines, déterminants qui sont complémentaires et ont probablement un effet spécifique sur la friabilité des tissus. La variabilité de la friabilité peut ainsi être liée à une variabilité des pontages férulates au sein des lignines, mais d'autres caractéristiques des parois secondaires interviennent très certainement dans l'expression de la friabilité des tissus.

8. Vers des maïs fourrage plus rustiques et de meilleure valeur alimentaire

Les éleveurs laitiers attendent des futurs maïs ensilage des réponses aux facteurs limitants physiologiques et économiques rencontrés avec leurs fourrages de base, qui sont d'abord les quantités ingérées par l'animal, puis sa digestibilité conditionnant sa valeur énergétique, et ensuite sa productivité et la régularité de la productivité. L'ingestibilité est physiologiquement liée chez l'animal à la vitesse de réduction en petites particules de l'aliment par la mastication lors de l'ingestion et de la rumination ainsi qu'à sa vitesse de dégradation par les micro-organismes du rumen (MINSON et WILSON, 1994 ; JUNG et ALLEN, 1995 ; ANDRIEU et BAUMONT, 2000 ; FERNANDEZ, 2003). Une digestion des parois plus complète et plus rapide conduit ainsi à un temps de séjour plus court des particules dans le rumen. De plus, la résistance mécanique opposée par les particules des hybrides bm3 au cours des deux phases de mastication

est plus faible que celle de leurs isogéniques normaux, contribuant à leur ingestibilité supérieure. **La mutation bm3 ne se révélera peut-être pas celle qui optimise le mieux les compromis entre valeur agronomique et valeur alimentaire, mais le mutant bm3, le mutant sfe, comme les hybrides Bahia ou Dk265, sont des modèles illustrant les possibilités de sélection de maïs fourrage à plus fortes ingestibilité et valeur énergétique.**

Quelle que soit la voie génétique retenue, incluant ou non l'utilisation de mutants, une pression de sélection permettant une amélioration (très) significative de la digestibilité des parois et/ou de la friabilité des tissus s'accompagnera, sur le court et moyen terme, presque sûrement d'une perte en productivité par rapport aux meilleurs hybrides actuels. Cette perte de productivité sera très probablement plus élevée dans les conditions de culture des réseaux d'essais officiels, qui visent à mesurer le rendement potentiel maximal, que dans les exploitations laitières où elle ne pourrait être que limitée, en raison de conditions de culture moins intensives.

Une plus faible productivité des hybrides de maïs, et/ou le choix de ne plus considérer comme critère d'inscription une augmentation de la productivité, pourrait par ailleurs conduire à une meilleure adéquation entre les besoins des plantes et les disponibilités en eau dans nombre de régions, adéquation dont la nécessité va devenir croissante en raison des pressions sociales, mais surtout des conditions climatiques à venir. L'étude des séries climatiques a déjà montré une tendance significative à l'augmentation des sécheresses estivales au cours de la seconde moitié du XX^e siècle en France et les projections climatiques indiquent que cette tendance devrait s'aggraver d'ici la fin du XXI^e siècle avec une hausse de plus de 50 % du nombre maximum de jours secs consécutifs en été. Dès les années 2020, les modèles montrent une aggravation des sécheresses agricoles liés principalement à un déficit d'humidité des sols, correspondant à une augmentation de l'évaporation et de l'évapotranspiration en lien avec l'élévation des températures. Cette aggravation marquée des sécheresses agricoles affectera toutes les régions et pourra se produire toute l'année, les variations plus fortes pouvant avoir lieu dans les régions les plus humides à ce jour (SOUBEYROUX *et al.*, 2011 et 2012). Par ailleurs, les études d'impact en hydrologie convergent pour prédire une baisse des débits moyens annuels des fleuves français au cours du XXI^e siècle. Si actuellement seulement 7 % des surfaces cultivées en maïs destinées à l'ensilage sont irriguées, il faut néanmoins **envisager à la fois une limitation de la disponibilité en eau** (pluviométrie), y compris pour les zones de l'Europe du Nord, **et une limitation des futures possibilités d'irrigation** des cultures. La tolérance aux périodes de fortes chaleurs et de déficit hydrique des futurs maïs fourrage à forte valeur énergétique est donc un objectif de sélection incontournable. Les modifications de structure des parois des plantes favorables à la digestibilité et l'ingestibilité devront donc être ciblées de façon différenciée dans les différents tissus. Il est ainsi indispensable de préserver la lignification et la rigidité des vaisseaux conducteurs de sève, afin d'éviter leur collapsus lors des épisodes de trans-

piration intense (COCHARD, 2002 ; COCHARD *et al.*, 2008), alors qu'un parenchyme médullaire peu lignifié est un objectif de sélection souhaitable.

En complément des mutants favorables déjà identifiés (bm5, bm6, sfe...) de nouvelles mutations et **de nouveaux allèles favorables à la qualité de l'ensilage pourront être recherchés**, ce qui suppose de disposer de critères de tri dans des descendance comportant de grands effectifs. Pour la valeur énergétique, les critères de digestibilité des parois et de teneur en férulate peuvent être utilisés, mais ils ne prennent pas en compte les variations de structure des lignines. Pour l'ingestibilité, des *a priori* sur les déterminants doivent être faits, comme la teneur en férulate, qui n'explique certainement qu'une partie la variabilité de la friabilité qui n'est à ce jour pas bien comprise. Pour la rusticité, les essais multiloceaux incluant des conditions variables de déficit hydriques permettent le tri de génotypes plus tolérants. Pour la rusticité comme pour les caractères liés à la valeur alimentaire, les démarches de génétique d'associations entre phénotypes et marqueurs génétiques permettent d'augmenter l'efficacité de la sélection, mais aussi l'identification de gènes impliqués et d'allèles favorables associés. Ainsi, s'il n'est pas envisageable de mettre en place des programmes de sélection spécifiques à chaque type tissulaire s'appuyant sur des critères histologiques, il est en revanche possible de rechercher et d'identifier des facteurs de transcription régulant de façon spécifique la mise en place et les caractéristiques des parois secondaires dans les différents tissus, puis de trier sur marqueurs les descendance ayant les allèles favorables d'une part à la valeur énergétique et d'autre part à la rusticité (allèles qui pourraient aussi être construits par la très précise technologie des «ciseaux moléculaires CRISPR-Cas9»).

Conclusion

La fin des quotas laitiers dans l'Union européenne (UE) a accru la concurrence entre les producteurs de lait des différents pays, qui ont des conditions de production plus ou moins intensives et des législations sociales et environnementales variables, conduisant à des coûts de production significativement différents. La réduction des coûts de production dans les élevages laitiers peut en particulier cibler le poste alimentation, qui représente (hors mécanisation) en France 20 à 25% des coûts de production. Mettre à la disposition des éleveurs des variétés de maïs fourrage rustiques, améliorées pour leur ingestibilité et leur valeur énergétique, réduisant les coûts en compléments, est une voie leur permettant d'augmenter la compétitivité et la durabilité de leurs élevages, sur du court terme et sans investissements supplémentaires. Les règles actuelles d'inscription aux catalogues français et européens ne permettent toutefois pas une émergence immédiate de ce type d'hybrides. Une ouverture dans les règles d'inscription avec la possibilité de privilégier la valeur énergétique aux dépens de la productivité est nécessaire, sans doute d'autant plus que les disponibilités en eau seront plus faibles à plus ou moins court terme. Les éleveurs pourraient ainsi disposer, de façon non exclusive, de variétés de maïs fourrage ayant

une valeur énergétique atteignant ou dépassant 1 UFL, une ingestibilité supérieure, avec un niveau de tolérance aux stress biotiques et abiotiques du niveau ou approchant celui des hybrides actuels.

Accepté pour publication,
le 29 mai 2018

Remerciements : Les réflexions présentées dans ce texte, qui n'engagent que leur auteur, ont bénéficié des échanges avec les collègues des filières maïs et plantes fourragères, en génétique, en écophysiologie, et en nutrition animale.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AGWEB (2013) : «Bring on the BMR», https://www.agweb.com/mobile/article/bring_on_the_bmr/
- ALI F., SCOTT P., BAKHT J., CHEN Y., LÜBBERSTEDT T. (2010) : «Identification of novel brown midrib genes in maize by tests of allelism», *Plant Breeding*, 129, 724-726.
- ANDRIEU J., BAUMONT R. (2000) : «Digestibilité et ingestibilité du maïs fourrage, facteurs de variation et prévision», *Fourrages*, 163, 239-252.
- BARRIÈRE Y. (2017) : «Brown-midrib genes in maize and their efficiency in dairy cow feeding. Perspectives for breeding improved silage maize targeting gene modifications in the monolignol and hydroxycinnamate pathways», *Maydica*, 62-2-21.
- BARRIÈRE Y., EMILE J.C., SURAULT F. (2003) : «Genetic variation of silage maize ingestibility in dairy cattle», *Animal Research*, 52, 489-500.
- BARRIÈRE Y., EMILE J.C., TRAINÉAU R., SURAULT F., BRIAND M., GALLAIS A. (2004a) : «Genetic variation for organic matter and cell wall digestibility in silage maize. Lessons from a 34-year long experiment with sheep in digestibility crates», *Maydica*, 49, 115-126.
- BARRIÈRE Y., RALPH J., MÉCHIN V., GUILLAUMIE S., GRABBER J.H., ARGILLIER O., CHABBERT B., LAPIERRE C. (2004b) : «Genetic and molecular basis of grass cell wall biosynthesis and degradability. II. Lessons from brown-midrib mutants», *C.R. Biologie*, 327, 847-860.
- BARRIÈRE Y., DIAS-GONCALVES G., EMILE J.C., LEFÈVRE B. (2004c) : «Higher ingestibility of the DK265 corn silage in dairy cattle», *J. Dairy Sci.*, 87, 1439-1445.
- BARRIÈRE Y., ALBER D., DOLSTRA O., LAPIERRE C., MOTTO M., ORDAS A., VAN WAES J., VLAMINKEL L., WELCKER C., MONOD J.P. (2005) : «Past and prospects of forage maize breeding in Europe. I. The grass cell wall as a basis of genetic variation and future improvements in feeding value», *Maydica*, 50, 259-274.
- BARRIÈRE Y., ALBER D., DOLSTRA O., LAPIERRE C., MOTTO M., ORDAS A., VAN WAES J., VLAMINKEL L., WELCKER C., MONOD J.P. (2006) : Past and prospects of forage maize breeding in Europe. II. History, germplasm evolution and correlative agronomic changes», *Maydica*, 51, 435-449.
- BARRIÈRE Y., CHAVIGNEAU H., DELAUNAY S., COURTIAL A., BOSIO M., LASSAGNE H., DERORY J., LAPIERRE C., MÉCHIN V., TATOUT C. (2013) : «Different mutations in the ZmCAD2 gene underlie the maize brown-midrib1 (bm1) phenotype with similar effects on lignin characteristics and have potential interest for bioenergy production», *Maydica*, 58, 6-20.
- BARRIÈRE Y., COURTIAL A., CHATEIGNER-BOUTIN A.L., DENOUE D., GRIMAPETTENATI J. (2016) : «Breeding maize for silage and biofuel production, an illustration of a step forward with the genome sequence», *Plant Sci.*, 242, 310-329.
- BARROS-RIOS J., MALVAR R.A., JUNG H.J., BUNZEL M., SANTIAGO R. (2012) : «Divergent selection for ester-linked diferulates in maize pith stalk tissues. Effects on cell wall composition and degradability», *Phytochemistry*, 83, 43-50.

- BUNTING E.S. (1978) : «Maize in Europe», E.S. Bunting., B.F. Pain., R.H. Phipps., J.M. Wilkinson., R.E. Gunn (eds.), *Forage maize, production and utilization*, Agricultural Research Council, London, 1-13.
- BURNHAM C.R. (1947) : *Maize Genetics Cooperation Newsletter*, 21, p 36.
- BURNHAM C.R., BRINKS R.A. (1932) : «Linkage relations of a second brown-midrib gene (bm2) in maize», *J. American Soc. Agron.*, 24, 960-963.
- CHAVIGNEAU H., GOUÉ N., COURTIAL A., JOUANIN L., REYMOND M., MÉCHIN V., BARRIÈRE Y. (2012) : «QTL for floral stem lignin content and degradability in three recombinant inbred line (RIL) progenies of *Arabidopsis thaliana* and search for candidate genes involved in cell wall biosynthesis and degradability», *O. J. Genetics*, 2, 7-30.
- CHEN Y., LIU H., ALI F., SCOTT M.P., JI Q., FREI U.K., LÜBBERSTEDT T. (2012) : «Genetic and physical fine mapping of the novel brown midrib gene bm6 in maize (*Zea mays* L.) to a 180 kb region on chromosome 2», *Theoretical Applied Genetics*, 125, 1223-1235.
- CHOLLET G., CLOZEL S., ESTEBANEZ A., FOLLET D., LOSQ G., LUCAS C., MARGUET M., MERLHE M., PORTIER B., QUEFFELEC A. (2015) : «Produire du lait rentable pour des marchés volatils, document Chambre d'Agriculture de Bretagne; <http://www.chambre-agriculture-finistere.fr/35/synagri/ag-produire-du-lait-rentable-pour-des-marches-volatils>.
- CIBA-SEMENCES (1990) : *Valorisation laitière d'une variété de maïs ensilage. Synthèse d'une expérimentation conduite par l'EDE de Vendée en 1988-1989-1990*, Compte rendu de réunion, 13 p.
- CIBA-SEMENCES (1995) : *Comparaison de la valorisation par des vaches laitières de deux hybrides de maïs*, Compte-rendu de réunion, 7 p.
- COCHARD H. (2002) : «Xylem embolism and drought-induced stomatal closure in maize», *Planta*, 215, 466-471.
- COCHARD H., BARIGAH S.T., KLEINHENTZ M., ESHEL M. (2008) : «Is xylem cavitation resistance a relevant criterion for screening drought resistance among *Prunus* species?», *J. Plant Physiology*, 165, 976-982.
- DARDENNE P., ANDRIEU J., BARRIÈRE Y., BISTON R., DEMARQUILLY C., FEMENIAS N., LILA M., MAUPETIT P., RIVIÈRE F., RONSIN T. (1993) : «Composition and nutritive value of whole maize plants fed fresh to sheep. II. Prediction of the in vivo organic matter digestibility», *Annales Zootechnie*, 42, 251-270.
- DENCE C.W., LIN S.Y. (1992) : «The determination of lignin», in: S.Y. Lin., C.W. Dence (Eds.), *Methods in Lignin Chemistry*, Springer-Verlag, Berlin, Germany, 33-61.
- EMERSON R.A. (1935) : *Memoir*, 180, Cornell Univ. Agric. Exp. Stn.
- EYSTER W.H. (1926) : «Chromosome VIII in maize», *Science*, 64, 22.
- FERNANDEZ I. (2003) : *Influence de la finesse de hachage des ensilages de maïs sur leur digestion (amidon et paille) et leur ingestibilité par les vaches laitières*, thèse Université Blaise Pascal, Clermont-Ferrand (France).
- GEE M.S., NELSON O.E., KUC J. (1968) : «The abnormal lignins produced by the brown-midrib mutants of maize. II. Comparative studies on normal and brown-midrib-1 dimethylformamide lignins», *Archives Biochemistry Biophysics*, 123, 403-408.
- GOERING H.K., VAN SOEST P.J. (1970) : *Forage fiber analysis (apparatus, reagents, procedures and some applications)*, US Government Printing Office, Washington.
- GRABBER J.H., MERTENS D.R., KIM H., FUNK C., LU F., RALPH J. (2009) : «Cell wall fermentation kinetics are impacted more by lignin content and ferulate cross-linking than by lignin composition», *J. Sci. Food Agric.*, 89, 122-129.
- HALPIN C., HOLT K., CHOJECKI J., OLIVER D., CHABBERT B., MONTIES B., EDWARDS K., BARAKATE A., FOXON G.A. (1998) : «Brown-midrib maize (bm1) - a mutation affecting the cinnamyl alcohol dehydrogenase gene», *Plant J.*, 14, 545-553.
- HANEY L.J., HAKE S., SCOTT M.P. (2008) : «Allelism testing of Maize Coop Stock Center lines containing unknown brown midrib alleles», *Maize Genetics Cooperative Newsletter*, 82, 4-5.
- HASSANAT F., GERVAIS R., BENCHAAR C. (2017) : «Methane production, ruminal fermentation characteristics, nutrient digestibility, nitrogen excretion, and milk production of dairy cows fed conventional or brown midrib corn silage», *J. Dairy Sci.*, 100, 2625-2636.
- HODEN A., BARRIÈRE Y., GALLAIS A., HUGUET L., JOURNET M., MOURGUET M. (1985) : «Le maïs brown-midrib plante entière. III Utilisation sous forme d'ensilage par des vaches laitières», *Bulletin Technique CRZV Theix*, INRA, 60, 43-58.
- JACQUET G. (1997) : *Structure et réactivité des lignines de graminées et des acides phénoliques associés: développement des méthodologies d'investigation*, thèse de doctorat, Université Aix-Marseille III.
- JARRIGE R. (1988) : *Alimentation des bovins, ovins et caprins*, R. Jarrige éd., INRA éd., 471 p.
- JORGENSON L.R. (1931) : «Brown midrib in maize and its lineage relations», *J. American Soc. Agron.*, 23, 549-557.
- JUNG H.G., ALLEN M.S. (1995) : «Characteristics of plant cell wall affecting intake and digestibility of forages by ruminants», *J. Animal Science*, 73, 2774-2790.
- JUNG H.G., PHILLIPS R.L. (2010) : «Putative seedling ferulate ester (sfe) maize mutant: morphology, biomass yield, and stover cell wall composition and rumen degradability», *Crop Science*, 50, 403-418.
- JUNG H.G., MERTENS D., PHILLIPS R.L. (2011) : «Effect of reduced ferulate-mediated lignin/arabinoxylan cross-linking in corn silage on feed intake, digestibility, and milk production», *J. Dairy Science*, 94, 5124-5137.
- KIESSELBACH T.A. (1922) : «Corn investigations», *Nebraska Agric. Experim. Station Res. Bulletin*, 20, 51-52.
- KIM H., RALPH J., LU F., RALPH S.A., BOUDET A.M., MACKAY J.J., SEDEROFF R.R., ITO T., KAWAI S., OHASHI H., HIGUCHI T. (2003) : «NMR analysis of lignins in CAD-deficient plants. Part 1. Incorporation of hydroxycinnamaldehydes and hydroxybenzaldehydes into lignins», *Organic Biomolecular Chemistry*, 1, 158-281.
- KUC J., NELSON O.E. (1964) : «The abnormal lignins produced by the brown-midrib mutants of maize», *Archives Biochemistry Biophysics*, 105, 103-113.
- LAPIERRE C., TOLLIER M.T., MONTIES B. (1988) : «A new type of constitutive unit in lignins from the corn bm3 mutant», *C.R. Acad. Sci. Paris, Série III*, 307, 723-728.
- LI L., HILL-SKINNER S., LIU S., BEUCHLE D., TANG H.M., YEH C.T., NETTLETON D., SCHNABLE P.S. (2015) : «The maize brown midrib4 (bm4) gene encodes a functional folylpolyglutamate synthase», *Plant Journal*, 81, 493-504.
- MÉCHIN V., LALUC A., LEGÉE F., CÉZARD L., DENOUE D., BARRIÈRE Y., LAPIERRE C. (2014) : «Impact of the brown-midrib bm5 mutation on maize lignins», *J. Agric. Food Chemistry*, 62, 5102-5107.
- MINSON D.J., WILSON J.R. (1994) : «Prediction of intake as an element of forage quality», *Forage quality, evaluation, and utilization*, G.C. Fahey ed., Am. Soc. Agron., Inc., Madison, WI, 533-563.
- MORROW S.L., MASCIA P., SELF K.A., ALTSCHULER M. (1997) : «Molecular characterization of a brown midrib 3 deletion mutation in maize», *Molecular Breeding*, 3, 351-357.
- PARMENTIER A. A. (1791) : *Le maïs ou le blé de Turquie apprécié sous tous ses rapports*, Paris, Imprimerie Impériale, 3^e édition (1^{re} édition en 1785), 303 p.
- PEYRAT J., NOZIERE P., FÉRARD A., LE MORVAN A., MESLIER E., PROTIN P.V., CARPENTIER B., BAUMONT R. (2016) : *Prévoir la digestibilité et la valeur énergétique du maïs fourrage: Guide des nouvelles références*, ARVALIS - Institut du végétal - INRA.

- PLÉNET D., CRUZ P. (1997) : «Diagnosis of the nitrogen status in crops. Chapter 5», *Maize and Sorghum*, G. Lemaire ed., Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 93-106.
- PROVAN G.J., SCOBBIE L., CHESSON A. (1997) : «Characterisation of lignin from CAD and OMT deficient bm mutant of maize», *J. Agric. Food Chemistry*, 73, 133-142.
- SCHWARM A., SCHWEIGEL-RÖNTGEN M., KREUZER M., ORTMANN S., GILL F., KUHLA B., MEYER U., LOHÖLTER M., DERNO M. (2015) : «Methane emission, digestive characteristics and faecal archaeol in heifers fed diets based on silage from brown midrib maize as compared to conventional maize», *Archives Animal Nutrition*, 69, 159-176.
- SOUBEYROUX J.M., VIDAL J.P., NAJAC J., KITOVA N., BLANCHARD M., DANDIN P., MARTIN E., PAGÉ C., HABETS F. (2011) : *Projet ClimSec - Impact du changement climatique en France sur la sécheresse et l'eau du sol, rapport final*, Météo-France, CNRM-GAME, CERFACS, UMR SISYPHE, CEMAGREF, 72 p.
- SOUBEYROUX J.M., KITOVA N., BLANCHARD M., VIDAL J.P., MARTIN E., DANDIN P. (2012) : «Sécheresse des sols en France et changement climatique, résultats et applications du projet ClimSec», *La Météorologie*, 78, 21-30.
- TANG H.M., LIU S., HILL-SKINNER S., WU W., REED D., YEH C.T., NETTLETON D., SCHNABLE P.S. (2014) : «The maize brown midrib2 (bm2) gene encodes a methylenetetrahydrofolate reductase that contributes to lignin accumulation», *Plant Journal*, 77, 380-392.
- VIGNOLS F., RIGAU J., TORRES M.A., CAPELLADES M., PUIGDOMENECH P. (1995) : «The brown midrib 3 (bm3) mutation in maize occurs in the gene encoding caffeic acid O-methyltransferase», *Plant Cell*, 7, 407-416.
- YOUNG A. (1792) : *Travels in France*, W. Richardson ed., London (cité dans E.S. Bunting, 1978).

Journées de l'AFPF 2019



Notez la date :

**12-13 mars 2019
(Paris)**

www.afpf-asso.org

Quels bénéfices de l'élevage à l'herbe pour l'éleveur, l'animal, le consommateur et le territoire ?

Le thème original de ces Journées AFPF s'intéressera aux rôles de la prairie et de l'herbe autres que pour alimenter les animaux d'élevage. Aujourd'hui, certains résultats et observations confirment les multiples bénéfices de l'alimentation à l'herbe. On y évoque par exemple santé et bien-être des animaux, qualité des produits et santé humaine, retombées socio-économiques. Les Journées 2019 de l'AFPF constitueront une occasion unique d'en savoir plus sur toutes ces dimensions qui conditionneront les systèmes de production de demain, capables de fournir des services écosystémiques tout en répondant aux attentes sociétales.

Les Journées de l'AFPF réuniront des scientifiques d'origines variées (géographes, agronomes, vétérinaires, écologues...), des agriculteurs, des techniciens et des enseignants. Les différentes interventions techniques, scientifiques ou les partages d'expériences feront le lien entre composition de la prairie, santé humaine et santé animale. Ces Journées laisseront la place aux témoignages et débats pour trouver ensemble des manières innovantes de valoriser et de communiquer sur l'élevage à l'herbe.

◆ Lieu : Paris (FIAP Jean Monnet) ; renseignements, inscriptions : www.afpf-asso.fr, rubrique Journées AFPF

Hommage...



Hommage à Bernard Amiaud

L'AFPF a l'immense tristesse de vous faire part du décès, survenu le 29 septembre 2018, de Bernard AMIAUD qui a présidé cette association de 2013 à 2016.

Bernard a su faire prendre un tournant à l'AFPF en n'hésitant pas à faire évoluer ses missions pour en faire un acteur incontournable du monde des fourrages. Il avait de plus des qualités humaines qui faisaient de lui un interlocuteur précieux avec notamment une grande capacité d'écoute, un souci constant d'apporter des réponses qui soient partagées par le plus grand nombre. Nos pensées vont à son épouse, ses enfants et tous ses proches.

Le n°237 de *Fourrages* lui sera dédié et un hommage professionnel lui sera rendu.

Didier Deleau,
Président de l'AFPF

Remerciements

Remerciements aux « lecteurs experts »...



Le Comité de Rédaction de *Fourrages* remercie toutes les personnes qui ont collaboré à la réalisation des numéros thématiques et qui ont contribué à la qualité des articles publiés en 2018, notamment les « lecteurs experts », pour leur indispensable travail de critique constructive des textes soumis pour publication :

Mesdames C. Bayeur, N. Cancian, N. Cheviron, D. Durant, C. Experton, S. Granger, M.-C. Gras, B. Julier, V. Le Féon, M.-B. Magrini, A. Michelot-Antalik, C. Mosnier, C. Moulin, G. Peton, S. Ramonteu, S. Recous, C. Rocher, M. Snauwaert, J. Toussaint.

Messieurs B. Amiaud†, J.-M. Arranz, Y. Barrière, R. Baumont, P. Calanca, J.P. Choisis, S. Couvreur, L. Delaby, R. Delagarde, D. Deleau, M. Deraedt, R. Dieulot, E. Emonet, O. Estrade, V. Etevenot, J. Greffier, N. Guilpart, A. Havet, M. Henry, O. Huguenin, J. Jurquet, E. Kernéis, D. Knoden, P. Le Goff, O. Leray, T. Madani, P. Mischler, T. Moulin, B. Moussaouali, H. Nicolas, J. Pavie, J.-L. Peyraud, B. Rouillé, A. Sibeyrand, B. Toutain, P. Veyssat.

Fourrages

Erratum



Une grossière erreur s'est glissée en bas du sommaire du n°235, pour les noms des coordinateurs de ce numéro consacré à « L'intégration cultures - élevage, un levier pour la transition agroécologique ». C'est J.-P. Choisis, S. Ramonteu et P. Mischler (et non P. Tresch) qui ont assuré la coordination du numéro. La Rédaction leur présente toutes ses excuses et renouvelle ses remerciements pour la réalisation de ce numéro.

Publication AFPF

Guide technique sur les méteils

Cette nouvelle plaquette est consacrée aux **mélanges fourragers : céréales à paille et légumineuses** (méteils). Fruit d'un travail de synthèse coordonné par l'AFPF, elle propose des références sur ces couverts fourragers et rassemble des éléments sur :

- l'intérêt et les limites de ces mélanges fourragers ;
- comment les intégrer dans une rotation ;
- leurs règles de composition (nombre d'espèces et de variétés) ;
- et des recommandations sur la conduite de la culture et sa valorisation (type d'animaux, de rations...).

◆ Guide disponible gratuitement sur le site <http://afpf-asso.org/> ou à contact@afpf-asso.fr

RMT Prairies Demain

Biennales des Conseillers Fourragers

21-23 octobre, Poisy (Haute-Savoie)

Les 3^e Biennales des Conseillers Fourragers se tiendront au centre d'élevage de Poisy. Comme pour les éditions précédentes, nous vous invitons d'ores et déjà à réfléchir et à nous **proposer vos thèmes d'interventions ou d'ateliers**. La formule reste la même, basée sur les échanges de pratiques, les outils, les méthodes de travail du conseiller fourrage dans le cadre d'un programme co-construit avec ses participants.

◆ Contact et envoi des propositions : jerome.pavie@idele.fr et luc.delaby@inra.fr

Agenda

Prairiales 2019 : Tous au vert !

13 juin, Le Pin-au-Haras (Orne)

Quels fourrages produire demain, pour quels animaux et au sein de quels systèmes ? L'édition 2019 des Prairiales se déroulera sur le site Inra du Pin-au-Haras dans l'Orne. Sur 12 ha, ce rendez-vous incontournable des éleveurs des filières bovines et équinées du Grand Ouest fera la part belle aux innovations dans les systèmes fourragers. Dans un contexte de changements multiples, à la fois économiques, climatiques, environnementaux et sociétaux, cette édition 2019 est l'occasion d'apporter aux éleveurs des réponses concrètes pour réussir leurs projets. Les **4 villages interactifs** traiteront de thèmes d'actualité :

- L'adaptation de la production des fourrages aux changements climatiques : des ateliers seront proposés notamment sur l'herbe et les fourrages, la vie du sol et les techniques de récolte, la gestion, l'entretien et les services rendus par les prairies.
- Les outils et les équipements pour les élevages de demain avec une large place pour les nouveaux outils connectés et de robotisation.
- Santé, génomique et bien-être animal.
- Les adaptations stratégiques des exploitations face aux multiples changements.

En point d'orgue l'après-midi, un grand débat se tiendra sur le thème : **Et si les attentes de la société devenaient une force pour l'élevage ?**

◆ <http://www.prairiales-normandie.fr/>

Journée technique Cap'Vert

26 septembre 2019, Lusignan (Vienne)

Sept ateliers techniques thématiques et une visite de Patuchev vous permettront d'échanger avec des experts et de partager vos expériences sur des thèmes variés en lien avec la valorisation de l'herbe en élevage caprin, l'autonomie alimentaire et le renouvellement du troupeau. Cet événement est destiné aux éleveurs, apprenants et techniciens caprins intéressés par l'utilisation de l'herbe cultivée. Au cours de cette journée d'échanges entre éleveurs caprins et techniciens, vous trouverez des ateliers pour découvrir, comprendre, questionner et des témoignages d'éleveurs.

◆ <http://redcap.terredeschèvres.fr/spip.php?rubrique97>