

Le maïs fourrage.

I - Origine, évolution,

ressources génétiques et méthodes de sélection

Y. Barrière

L'utilisation fourragère du maïs est relativement récente, alors que sa culture pour le grain est très ancienne. C'est pourquoi la grande diversité génétique existante est à la base une diversité "grain". Les nouvelles techniques de biologie moléculaire et la connaissance du génome ouvrent des perspectives particulièrement intéressantes pour l'amélioration du maïs destiné à l'ensilage.

RESUME

L'origine monophylétique des monocotylédones est maintenant bien admise. Le maïs a été progressivement domestiqué en Amérique centrale, probablement à partir d'un téosinte. Une structuration de la variabilité génétique en groupes d'aptitude à la combinaison est indispensable pour exploiter la vigueur hybride (hétérosis) importante, sous tendue par une méthodologie de sélection récurrente de lignées qui accumule les caractères et les liaisons épistatiques favorables dans les génomes élites. Les techniques de biologie moléculaire vont élargir fondamentalement le champ de la diversité génétique disponible pour l'amélioration du maïs ensilage, et l'efficacité de son utilisation. La connaissance des génomes, et celle de la synténie entre espèces, permettront de définir puis de transférer des zones chromosomiques issues de ressources génétiques, dans des lignées en sélection.

MOTS CLES

Evolution, fourrage, maïs, ressources génétiques, sélection variétale, variabilité génétique.

KEY-WORDS

Evolution, forage, maize, genetic resources, genetic variation, varietal selection.

AUTEUR

INRA, Unité de Génétique et d'Amélioration des Plantes Fourragères, F-86600 Lusignan.

1. Introduction

La culture du maïs, pour la récolte de ses grains, est très ancienne et date de près de 10 000 ans. Le maïs a été progressivement domestiqué en Amérique centrale, et les plus vieux vestiges connus de maïs datent de 7 000 ans. Lors de la découverte de l'Amérique en 1492, le grain de maïs était un aliment de base pour les civilisations Incas, Aztèques et Mayas. C'est aussi à partir de cette époque que plusieurs introductions successives du maïs ont eu lieu en Europe, d'abord également pour une production de grain destinée à l'alimentation humaine. L'utilisation intensive du grain pour l'alimentation du bétail est le fait de sociétés plus riches et "développées".

L'utilisation du maïs comme plante fourragère pour l'alimentation des ruminants est relativement récente. En 1789, A. Parmentier note que "le maïs pourrait aussi très bien mériter une place parmi les plantes que l'on peut employer en prairie momentanée. Les vaches mangent ce fourrage avec avidité, et il leur donne beaucoup de lait". Les premiers essais d'ensilage de maïs ont été faits en France par A. Goffart en Sologne en 1852 (et son ouvrage publié en 1877, C. Demarquilly, com. pers.).

Actuellement, plus de 3 500 000 ha de maïs ensilage sont cultivés dans la moitié nord de l'Europe. Au cours du demi-siècle passé, la culture du maïs fourrage s'est ainsi fortement développée grâce à l'apparition des premières variétés précoces et tolérantes aux basses températures comme Inra258 (génération 1960), suivi par LG11 (génération 1970), puis par Dea, DK250 et quelques autres hybrides qui ont fait la génération 1980. En maïs fourrage, la génération 1990 est très riche en hybrides, de Fanion ou Antarès à Anjou258, Anjou285 ou Baltimore, DK312 puis Solal et Flavi ; notons aussi, depuis 1999, les premières inscriptions au catalogue français prenant en compte la valeur énergétique UFL des nouveaux hybrides.

L'obtention de telles variétés élites suppose un intense travail de génétique et d'amélioration des plantes qui s'appuie d'une part sur des ressources génétiques, d'autre part sur l'utilisation de méthodologies de sélection élaborées, mais aussi sur la compréhension des mécanismes qui ont conduit aux progrès génétiques déjà réalisés (Barrière et Emile, 2000a et b). De plus, les progrès des connaissances et les progrès actuels de la biologie moléculaire permettent maintenant de prendre en compte l'histoire de l'espèce, des espèces apparentées et de leurs ressources génétiques pour optimiser les démarches qui conduiront aux variétés de maïs fourrage à venir.

2. Les origines du maïs, de l'ère secondaire aux empires aztèques et incas

* Le maïs dérive très probablement d'un téosinte d'Amérique centrale

Le maïs (*Zea mays*) a été longtemps considéré comme une graminée de la famille des *Poaceae*, tribu des *Andropogoneae*, sous-tribu des *Maydeae*. Actuellement, selon Devos et Gale (1997), le maïs et les autres *Zea* sont bien considérés avec les *Tripsacum* comme des graminées de la famille des *Poaceae*. Toutefois, selon cette classification, ils appartiennent à une nouvelle sous-famille, celle des *Panicoideae*, le groupe des *Andropogonodeae* devenant une super-tribu et les *Maydeae* devenant la tribu rassemblant ce groupe de plantes. Dans les mêmes sous-famille et super-tribu, une autre tribu, celle des *Andropogoneae*, comprend alors, et entre autres, les sorghos et les cannes à sucre. Selon cette classification aussi, le riz, plus distant, appartient à une autre sous-famille des *Poaceae*, celle des *Oryzoideae*. Le blé, l'orge, le seigle et les graminées fourragères appartiennent, eux, à la sous-famille des *Pooideae*.

Le maïs n'existe pas à l'état sauvage, en particulier parce qu'il ne possède pas de système de dissémination de ses semences. En s'inspirant de Tollenaar *et al.* (1994), il est à ce titre la seule plante "faite et dépendante de la main de l'homme".

En Amérique centrale, centre d'origine et de diversification, le maïs dérive très probablement d'un téosinte ancêtre du type *Zea mays ssp parviglumis* ou *ssp mexicana* (téosinte Balsas) (Wang *et al.*, 1999). Depuis 1980, après les travaux de Iltis et Doebley, les téosintes appartiennent au genre *Zea* et sont répartis en différentes espèces ou sous-espèces avec *Zea mays ssp parviglumis*, qui est la plus proche du maïs, *Zea luxuriantes*, espèce très vigoureuse, et deux formes pérennes de téosinte, l'une tétraploïde (*Zea perennis*) et l'autre diploïde (*Zea diploperennis*) qui est plus rare. Les téosintes sont des graminées tropicales spontanées à fort tallage, ayant de nombreux petits épis sans rachis, comportant chacun une petite dizaine de graines profondément invaginées chacune dans une cupule, et indurées dans la glume externe. La valeur alimentaire des téosintes a été reconnue précocement, en affouragement ou en pâturage, en particulier en région chaude, et le catalogue commercial de Vilmorin proposait des semences de téosinte dès 1877 (Mangelsdorf, 1974). Les maïs et les téosintes diploïdes

sont des espèces interfertiles, au moins lorsque le maïs est pris comme mâle, les tubes germinatifs des grains de pollen de téosinte étant généralement trop courts pour rejoindre l'ovule dans les longues soies du maïs.

Si ces différences morphologiques entre maïs et téosinte sont très importantes, il semble en revanche que les différences morphologiques essentielles soient gouvernées par un très petit nombre de gènes. White et Doebley (1998) ont montré que le gène *tga1* contrôle la dureté de la glume, sa forme et son incurvation, et que le gène *tb1* contrôle l'absence de tallage et de ramification secondaire. Les deux gènes, situés respectivement sur les chromosomes 4 et 1, sont considérés comme des gènes de régulation, le gène *tb1* ayant une fonction de répresseur. En revanche, l'inflorescence des téosintes peut apparaître plus évoluée que celle du maïs. Les inflorescences femelle du maïs et des téosintes sont émises par paire, avec un épillet sessile et un épillet pédicelé, contenant chacun deux fleurs, dont l'une avorte très précocement chez le maïs, alors que chez les téosintes, l'un des deux épillets aussi avorte très précocement, ce dernier caractère se comportant de façon mendélienne récessive (Mangelsdorf, 1974).

*** L'origine des graminées, très probablement monophylétique, date de 130 millions d'années**

Les études récentes de marquage génétique mettent en évidence une grande conservation évolutive des génomes de graminées et confortent fortement une origine monophylétique. Il reste beaucoup à faire pour établir une phylogénie d'ensemble des graminées, et pour comprendre comment des espèces avec de fortes conservations des génomes ont pu émerger ou se diversifier dans les vieux et nouveaux mondes. Ancien et nouveau mondes étaient rassemblés au sein de la Pangée de Wegener, qui était complètement formée au Permien il y a 250 millions d'années (Ma), à la fin de l'ère primaire. Ce méga-continent va rester stable pendant 50 Ma jusqu'à la fin du Trias. L'ouverture graduelle de l'Atlantique, qui allait séparer nos vieux et nouveau mondes, s'est ainsi faite à partir du Jurassique, soit au milieu de l'ère secondaire. Wolfe *et al.* (1989) estiment aussi à cette époque, située il y a 200 Ma, la divergence entre mono et dicotylédones, l'émergence des angiospermes devant dater de 340 Ma. Le plus ancien fossile connu de monocotylédone semble dater de la fin du secondaire, au début du Crétacé, il y a 130 Ma (Herendeen et Grane, 1995), le Crétacé étant aussi la période de l'explosion des Angiospermes sur la terre. Au milieu du Crétacé, il y a 100 Ma, la séparation entre les actuelles Amérique du sud et Afrique est définitive, et une longue mer linéaire, avec une dorsale médiane, sépare les deux continents. A partir d'analyses moléculaires, Bennetzen et Freeling (1997) ont établis que la divergence entre riz et maïs date de 60 à 80 Ma, soit à la fin du Crétacé ou au début du tertiaire (Paléocène), tandis que celle du maïs et du sorgho daterait de seulement 15 à 20 Ma, soit au Miocène.

*** Le génome du maïs peut être rapporté à celui du riz, qui est proche de la graminée ancestrale**

De même, à partir d'analyses moléculaires, le génome d'une céréale ancêtre a pu être reconstitué et comprend 19 segments chromosomiques (Moore *et al.*, 1995). Les génomes de l'ensemble des graminées actuelles, maïs, sorgho, canne à sucre, blé, riz... en dérivent par une série de duplications et réarrangements. Le riz ($n = 12$), avec le phylum des *Oryzoideae*, apparaît comme une forme ancestrale proche du point de vue de sa phylogénie de la graminée originale qui aurait aussi été sur une base $n = 12$, alors que le maïs apparaît au contraire comme une forme très évoluée.

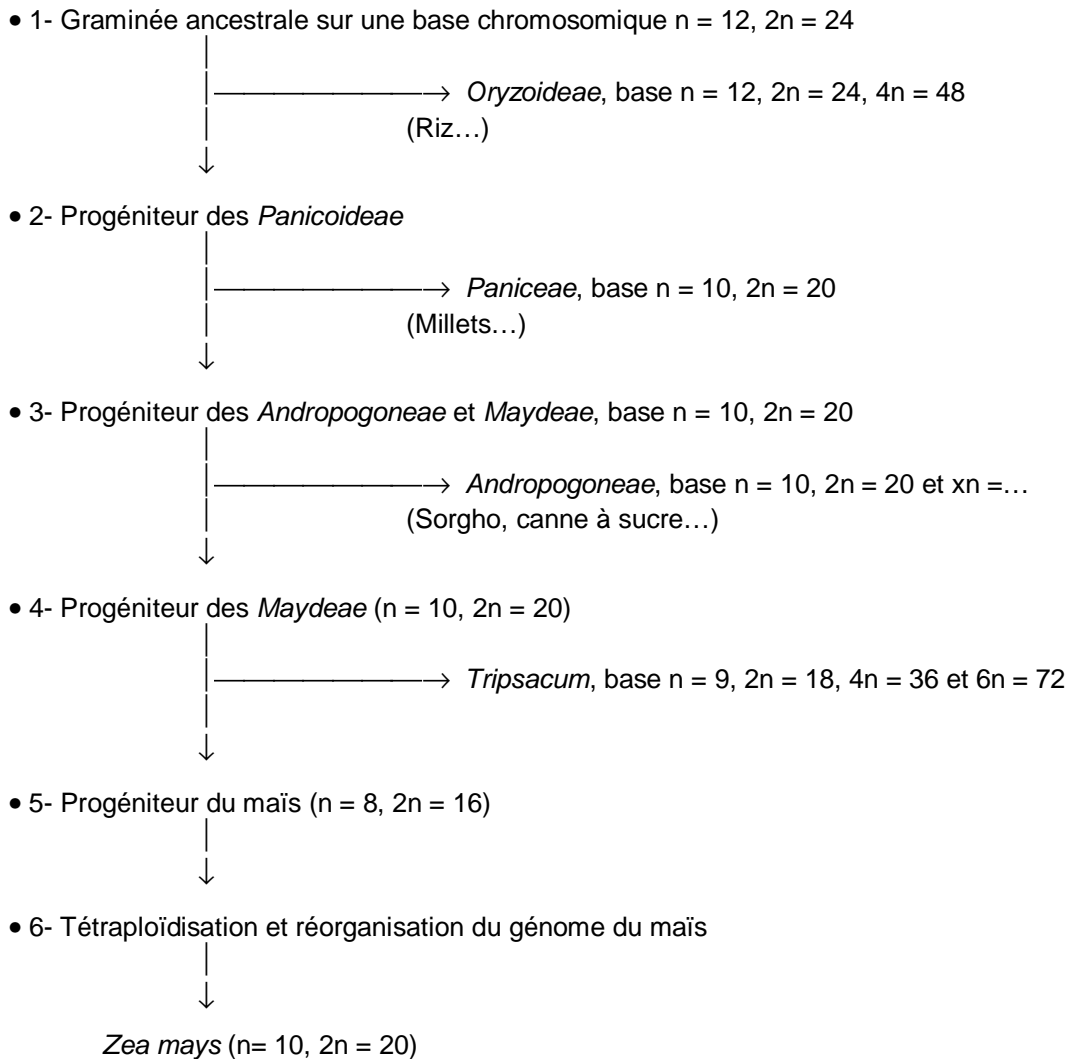
En particulier, le maïs diploïde actuel ($2n = 20$) est considéré comme étant un allotétraploïde segmental. Selon Gaut et Doebley (1997), les deux progéniteurs du maïs ayant chacun une base $n = 5$ auraient divergé il y a au moins 20,5 Ma, et la formation de l'allopolyploïde qui allait donner naissance au maïs se serait produite il y a approximativement 11,4 Ma. Toutefois, Wilson *et al.* (1999) proposent une autre hypothèse et complexifient ce modèle. Le progéniteur de l'ensemble des *Maydeae* aurait été une plante base chromosomique $n = 10$, après des réarrangements du génome ancestral de base $n = 12$. De nouvelles modifications et réarrangements auraient conduits d'une part au *Tripsacum* avec une base $n = 9$ et des formes à $2n = 18, 36$ et 72 chromosomes, et d'autre part à un ou des progéniteurs diploïdes du maïs sur une base $n = 8$. Le maïs actuel dérive alors d'une auto ou allotétraploïdisation de ce ou ces progéniteurs, suivis de réarrangements chromosomiques importants conduisant à la base actuelle $n = 10$ (figures 1 et 2). Selon Takahashi *et al.* (1999), la spéciation entre maïs, *Tripsacum* ou *Coix* se serait faite il y a entre 6,0 et 0,5 Ma. Ces mêmes auteurs considèrent que leurs données ne permettent pas de mettre en évidence une contribution du sorgho dans l'évolution du maïs. Wilson *et al.* (1999) considèrent d'ailleurs que les *Andropogonae* appartiennent à un phylum évolutif plus ancien que celui des *Maydeae*, phylum dont la base chromosomique est bien $n = 10$ et non $n = 8$.

Figure 1 : Cartes comparées des génomes de la céréale progéniteur du maïs et du maïs, rapportées à celle du génome du riz, d'après Wilson *et al.* (1999) et pour partie Moore *et al.* (1995).

*Figure 1 : Comparison of the genome maps of the Maize progenitor cereal and of Maize itself, in relation to the genome map of Rice, after Wilson *et al.* (1999) and, pro parte, Moore *et al.* (1995).*

Maïs		Progéniteur maïs
Maïs 3	Maïs 8	Progéniteur 1
Riz 1S	Riz 1S	Riz 1S
Riz 5S	Riz 5S	Riz 5S
<i>Riz 11/12</i>	Riz 5L	Riz 5L
Riz 1L	Riz 5S	Riz 5S
<i>Riz11/12</i>	Riz 1L	Riz 1L
	Remaniée 1S/1L	
Maïs 6	Maïs 9	Progéniteur 6
Remaniée 8/12/5	Riz 6S	Riz 6S
Riz 6S	Riz 3S	Riz 6L
Riz 6L	Riz 6S	Riz 6S
Riz 6S	Riz 6L	
Riz 5L	Riz 3S	Progéniteur 8
		Riz 8
Maïs 1	Maïs 5	Progéniteur 3
Riz 3S	Riz 3L	Riz 3S
Riz 8L	Riz 10	Riz 10
Riz 10L	Riz 2S	Riz 3L
Riz 3L	Riz 2L	
Maïs 4	Maïs 10	Progéniteur 2
Riz 11L/12L	Riz 12S	Riz 2S
Riz 11S/12S	Riz 12L	Riz 2L
Riz 2L	Riz 4S	
<i>Riz 11S/12S</i>	Riz 4L	Progéniteur 5
<i>Remaniée 2L/11S</i>		Riz 11S
Riz 2S		Riz 11L
Remaniée 11/2/9		
Maïs 2	Maïs 7	Progéniteur 4
Riz 4L	Remaniée 5L/6S	Riz 12S
Riz 4S	Riz 7L	Riz 12L
<i>Riz 11/12</i>	Riz 9L	Riz 4S
Riz 7L	Riz 7L	Riz 4L
Riz 9L	Remaniée 7/2/5	
Riz 7L		Progéniteur 7
<i>Riz 11/12</i>		Riz 7S
Riz 7S		Riz 7L
		Riz 9
		Riz 7

Chacun des chromosomes est symbolisé dans un cadre, avec les séquences chromosomiques du riz alignées au sein de ces chromosomes. Les chromosomes du progéniteur et du maïs sont placés en vis-à-vis en fonction de leur plus forte homéologie. Les zones en italique représentent de très faibles fragments du chromosome initial, celles en caractères normaux des fragments plus importants ou complets. L et S désignent respectivement les bras courts et longs des chromosomes du riz. Les fragments dits "remaniés" correspondent à des zones où sont observées des marqueurs provenant de différents chromosomes, sans conservation claire de synténie.

Figure 2 : Phylum évolutif du maïs selon Wilson *et al.* (1999).**Figure 2 : Evolutionary phylum of Maize after Wilson *et al.* (1999).**

Une autre caractéristique du génome du maïs est celle d'être un grand génome, voisin de 2 400 Mpb (millions de paires de bases). La taille de ce génome est due à des insertions multiples de rétrotransposons (SanMiguel et Bennetzen, 1998), qui appartiennent majoritairement à la classe des rétrotransposons LTR (long terminal repeat). Au cours des 3 derniers millions d'années, le génome du maïs est ainsi passé de 1 200 à 2 400 Mpb. Les parties codantes existent alors comme "des îlots au milieu d'une mer d'ADN répété" (White et Doebley, 1998) ; Barakat *et al.* (1997) considèrent que les gènes du maïs ne représentent que 10 à 20% de son génome. Le sorgho a un génome beaucoup plus petit que celui du maïs, voisin de 710 Mpb, ce qui est un peu moins du double de celui de la céréale plus ancestrale, et modèle des biologistes moléculaires, qu'est le riz dont le génome ne comporte que 400 Mpb.

3. Les ressources génétiques disponibles pour l'amélioration du maïs ensilage : une diversité de culture à graine

Du fait de la longue histoire du maïs et du fait de son utilisation dans toute les régions du monde, l'homme dispose actuellement d'une très vaste diversité génétique. A partir de différents centres primaires de différenciation en Amérique centrale et latine, le maïs a en effet progressivement conquis le monde, et des écotypes se sont adaptés, ou ont été triés, dans des conditions de milieux extrêmement différentes. Le nombre de populations ou d'écotypes de maïs se chiffre actuellement en dizaine de milliers. Toutefois, cette diversité est à la base une diversité "grain", parce que le maïs était cultivé essentiellement pour une production de grain

destinée à l'alimentation humaine. Ainsi, sur les 267 écotypes de maïs qui existent dans les collections avec une origine "française", il n'existe plus de population traditionnelle utilisée surtout en affouragement du bétail. La seule population à utilisation, semble-t-il, majoritairement fourragère "Etoile de Normandie" a été perdue autour des années 1960, et sa diversité génétique ne subsiste que sous forme de deux lignées de l'Inra (les lignées F4 et F10).

Les progrès à venir s'appuieront aussi sur d'autres ressources très importantes pour l'amélioration du maïs que sont les milliers de lignées obtenues depuis presque 100 ans par les différents instituts, universités et obtenteurs, même si, dans ce dernier cas, la disponibilité de ce matériel peut être restreinte à son propriétaire. D'ailleurs, nombre d'anciens écotypes sont probablement dans la situation de "Etoile de Normandie", n'existant que sous la forme d'une ou de quelques lignées, sachant que, du fait des autofécondations et de la sélection, un certain nombre d'allèles pourraient avoir été perdus. Toutefois, cette situation n'est pas un obstacle à l'utilisation de la diversité génétique, d'autant que l'obtention de lignées dans les populations semble avoir souvent été bien faite, en éliminant des tares faisant obstacle à l'utilisation agronomique.

De façon plus ponctuelle, les progrès à venir pourront aussi provenir des espèces interfertiles avec le maïs, en hybridation directe, avec parfois nécessité de culture d'embryon immature *in vitro*. Une source de résistance du maïs à un virus tropical est ainsi issue d'un *Tripsacum* appartenant comme le maïs à la tribu des *Maydeae*. Des descendances prolifiques en épis ou améliorées pour la teneur en protéines du grain ont été obtenues dans des descendances de croisement entre maïs et téosinte, rétrocroisées par du maïs.

4. Les ressources génétiques face aux avancées de la biologie moléculaire

Avec l'apparition des techniques de biologie moléculaire et de transgénèse, l'ensemble des génomes de toutes les espèces devient ressource génétique pour les maïs du futur. Mais ce sont surtout les travaux sur la connaissance des génomes et la synténie des espèces, avec les plantes modèles *Arabidopsis thaliana*, le riz et avec les autres graminées, qui vont élargir fondamentalement le champ de la diversité génétique disponible pour l'amélioration du maïs ensilage, et l'efficacité de son utilisation. Des approches QTL (quantitative trait loci), qui permettent de relier une zone chromosomique à un caractère, permettront de définir, puis de transférer plus rapidement et efficacement, des zones chromosomiques issues de ressources génétiques, et seulement elles, dans des lignées en sélection. En parallèle, la connaissance des gènes et de leurs fonctions chez les espèces modèles pourra très rapidement être transposée au maïs, en particulier pour ce qui concerne la lignification et ses conséquences sur la digestibilité. La connaissance des gènes impliqués dans une fonction donnera ainsi accès à la connaissance et au choix des allèles les plus efficaces. La mise en évidence de promoteurs spécifiques d'un tissu ou la mise en évidence de gènes de régulation permettra d'intervenir sur la localisation et l'intensité de l'expression d'un gène.

Il faut aussi concevoir une dynamique au sein des génomes, qui conduise à une variation *de novo*, non préexistante. Ainsi, le fonctionnement d'un gène peut être profondément modifié quand il est placé dans un environnement génétique différent, avec une beaucoup plus grande importance des relations d'épistasie que ce qui est couramment considéré. Les progrès de la biologie moléculaire mettent en évidence un grand nombre de possibilités de modifier le fonctionnement des gènes, comme des variations dans les facteurs de contrôle ou les sites de début ou de fin de transcription, des excisions d'introns, ou des changements dans les modifications post-transcriptionnelles.

Ces modifications peuvent résulter de changements mineurs dans les séquences de l'ADN, après des recombinaisons intra-alléliques ou des crossing-overs inégaux, en particulier au niveau des séquences répétées. Le degré de méthylation de l'ADN, qui a été relié négativement au niveau d'expression du gène, peut varier dans des descendances hybridées ou autofécondées. La pression de sélection peut conduire à des phénomènes d'amplification génétique, ou d'augmentation de la fréquence de réitération de certains gènes. Certains allèles ont aussi la capacité de modifier de façon héritable le fonctionnement d'autres allèles (paramutation). De façon claire, les rétrotransposons, mis en évidence chez le maïs, peuvent modifier profondément le fonctionnement d'un gène. Ceci est évident lors d'une insertion dans une partie codante, y compris lors de leur excision puisqu'il provoquent généralement la duplication d'un petit nombre de paires de bases au niveau de leur site d'insertion. Mais, avec un intérêt évolutif nettement plus fort, des éléments transposables comme les MITEs (miniature inverted repeat transposons) sont fréquemment trouvés à moins de 1 kb du site de début de transcription des

gènes. Ils sont donc susceptibles de modifier les régulations cis de ces gènes. Ce n'est donc pas un hasard si Barbara McClintock avait, en 1948, mis en évidence les gènes sauteurs chez le maïs.

5. Méthodologie de la sélection de maïs élites : des cycles récurrents de sélection généalogique de lignées

Le maïs présentant une vigueur hybride (ou hétérosis) importante, sa sélection est fondée sur une étape de création de lignées homozygotes, suivie de la production d'hybrides. L'exploitation de l'hétérosis du maïs a été faite aux USA surtout à partir des années 1930. Le début de la culture d'hybrides introduits des USA et, simultanément, celui de la sélection de lignées et d'hybrides se sont faits en France après la seconde guerre mondiale, avec un dynamisme tout particulier dans le Sud-Ouest, impliquant agriculteurs, structures coopératives et instituts de recherche. La culture des populations traditionnelles a été assez rapidement remplacée par celle des hybrides, plus vigoureux, plus productifs, avec, au cours de cette période charnière, des possibilités de "pollution" des futures ressources génétiques par le pollen d'hybrides cultivées dans des parcelles voisines.

L'amélioration du maïs est fondée sur des cycles récurrents de sélection généalogique de lignées. Les premières lignées ont été obtenues par autofécondations dans des populations, les suivantes étant essentiellement issues d'autofécondations entre des hybrides de lignées du ou des cycles précédents, avec sélection simultanée pour leur valeur propre et leur valeur en croisement. Ainsi, la stratégie de sélection du maïs est largement organisée, pour exploiter cette forte capacité d'hétérosis, autour de groupes réciproques d'aptitude à la combinaison, comme les deux groupes à grain "corné" et "denté" pour les types précoces, ou les deux groupes à grain denté BSSS (Iowa Stiff Stalk Synthetic) et Lancaster pour le matériel demi-tardif et tardif. Ces schémas hétérotiques de sélection réciproque ont évidemment été définis sur des critères de sélection grain. Ils sont de plus, pour partie, arbitraires, et ils résultent en effet des opérations de sélection qui les confortent en les utilisant, en améliorant progressivement la complémentarité des lignées d'un groupe par rapport aux lignées du groupe vis-à-vis desquelles elles sont sélectionnées. Ceci fait aussi que, très souvent, les ressources génétiques nécessaires aux progrès futurs n'appartiennent pas naturellement à un des groupes d'aptitude à la combinaison permettant la création du matériel élite. De plus, même avec les données moléculaires, il reste difficile de classer des lignées par rapport à des populations. Un important travail méthodologique reste à faire en ce domaine.

Par ailleurs, la diversité présente dans les lignées élites à grain denté demi-tardives n'est qu'au début de son utilisation en amélioration des maïs fourrage précoces. Des progrès notables sont donc à attendre d'un remodelage et d'une diversification au sein des groupes d'aptitude à la combinaison utilisés en sélection pour le maïs fourrage précoce, en particulier en les intégrant de matériel denté demi-tardif ou tardif.

6. Stratégie d'utilisation des ressources génétiques pour la création de variétés de maïs fourrage élites

*** De la nécessité de structurer les ressources génétiques, qui existent en soi, mais qui ne peuvent être directement utilisées en sélection**

Il faut séparer à ce niveau les deux démarches complémentaires du sélectionneur de maïs fourrage qui doit, d'une part, assurer le progrès génétique à court terme en s'appuyant sur une diversité génétique élite ; il doit d'autre part conduire au niveau élite du matériel génétique ancien et dépassé, mais qui contient des caractères d'intérêt comme la valeur alimentaire de la plante entière, oubliée lors des décennies de sélection pour la productivité en grain.

Une ressource génétique, qui existe comme un ensemble de gènes résultant de pressions évolutives naturelles ou humaines, n'a pas d'intérêt en soi pour le sélectionneur. Un écotype ne devient une ressource génétique pour l'amélioration du maïs fourrage qu'à deux conditions. Il faut d'abord qu'une qualité spécifique y ait été mise en évidence, ce qui suppose qu'il existe un ou des critères utilisables sur de grands effectifs. Il faut ensuite qu'il soit possible de transférer cette qualité nouvelle au matériel élite, sans association de caractères défavorables, sans dépréciation du matériel élite. En conséquence, une ressource génétique n'existe pas à l'état "naturel" pour les maïs cultivés, mais elle doit être construite par le sélectionneur, "la diversité n'engendrant pas naturellement l'excellence". Au contraire, le croisement d'une lignée entrant dans un hybride de haut niveau par une ressource génétique apportant un caractère nouveau conduit systématiquement à des descendances de faible niveau, inutilisables pour la fabrication d'un nouvel hybride élite, même si le caractère recherché est bien

présent dans les descendances. En effet, la valeur du matériel élite résulte sans doute de la stabilisation d'un grand nombre de combinaisons épistatiques, très fragiles vis-à-vis des cycles de recombinaison. Des recombinaisons sont indispensables pour les construire mais, une fois que ces structures sont établies, il faut non seulement les fixer, mais aussi ne pas les rompre à l'occasion de cycles de croisements entre des origines où elles ne sont pas également fixées.

*** De la nécessité de développer
une méthodologie d'utilisation des ressources génétiques,
en s'appuyant en particulier sur le marquage moléculaire**

A partir de matériel génétique ancien ou exotique, porteur d'un caractère d'intérêt, la ressource génétique utile et permettant de progresser sera alors une famille de descendances en rétrocroisements sur un ou des parents récurrents. La sélection sera conduite pour limiter la contribution de la ressource initiale aux seules zones d'intérêt, et reconstruire les relations d'épistasie existant chez les lignées élites dans le fond génétique le plus adapté à l'introgession des nouveaux systèmes génétiques. Le marquage génétique, qui permet d'accéder à la diversité génétique directement au niveau des gènes et non pas de leur expression dans un génome et dans un milieu donné, sera bien évidemment un outil remarquable à ce niveau. D'une part, il aura permis de repérer les gènes au sein des ressources, et d'autre part, il permettra de n'introduire, rapidement, que la partie du génome ayant un intérêt dans le matériel élite en cours de sélection. Différents cycles successifs de sélection généalogique récurrente, en croisement entre de telles lignées introgressées pourront être nécessaires pour obtenir un géniteur de niveau élite ayant acquis une ou de nouvelles caractéristiques. Ce n'est qu'après ce lent travail d'adaptation que le sélectionneur disposera enfin de géniteurs permettant de mettre à la disposition des éleveurs un nouvel hybride qui sera reconnu comme meilleur que ceux de la génération précédente.

A partir des lignées élites, la démarche du sélectionneur est multiple. La sélection généalogique récurrente de lignées précoces, qui consiste à croiser des lignées élites précoces entre elles, souvent deux à deux, et au sein de chaque groupe d'aptitude à la combinaison, permet d'accumuler progressivement des systèmes génétiques favorables. Au moins deux stratégies d'utilisation de lignées élites tardives, non exclusives, sont possibles. D'une part et comme cela a été signalé précédemment, introgresser chacun des groupes précoces d'aptitude à la combinaison de matériel tardif complémentaire. D'autre part, sélectionner directement dans des hybrides de lignées tardives intragroupe ou intergroupes hétérotiques des lignées transgressives pour la précocité, et ayant une excellente aptitude à la combinaison avec des lignées précoces, en particulier avec des cornées précoces. Il y a en particulier dans cette démarche un réservoir extraordinaire de progrès potentiels pour les maïs ensilage.

7. Conclusions : le maïs fourrage, plante de la vie et de la fécondité

La connaissance de plus en plus fine des ressources génétiques du maïs, qui se rapprochera de, ou qui intégrera, la gestion des gènes permettra, par le travail des sélectionneurs, le progrès génétique des années à venir. Concernant le maïs ensilage, les progrès à venir s'appuieront sans doute préférentiellement sur une sélection généalogique récurrente de lignées élites de tous les groupes de précocité pour les caractères liés à la valeur agronomique. Pour les caractères liés à la valeur alimentaire, il y aura sans doute nécessité de retourner à des ressources génétiques plus anciennes, avec des démarches de sélection plus longues et plus complexes, mais trouvant un appui notable dans les techniques de marquage moléculaire. Il ne faut toutefois pas exclure l'utilisation de croisements entre espèces proches et apparentées pour certains caractères agronomiques de plus en plus stratégiques comme la tolérance au déficit hydrique. Il ne faut pas exclure non plus le recours aux techniques de transgénèse, soit pour ces caractères, soit pour la valeur alimentaire en modulant le fonctionnement des gènes liés à la lignification. Ce sont ces différentes stratégies qui conduiront au maïs fourrage de demain, avec sa génétique spécialisée "maïs fourrage", qui sera une plante rustique, productive, bien intégrée dans l'environnement, et d'excellente valeur alimentaire.

En faisant encore un retour sur le passé, l'étymologie du mot *Zea* se rattache au verbe grec "**Ζ α ε ι ν**", qui signifie à la fois "vivre" et "faire vivre", ce même verbe ayant aussi donné en grec ancien "**Ζ ε ι α**", qui désignait alors la céréale vivrière ancestrale que nous appelons "épeautre" (*Triticum spelta*), et l'adjectif "**Ζ ε ι δ ω ρ ο ς**" qui signifie originellement "qui donne de l'épeautre", mais dont le sens secondaire courant était "fécond". Quand les botanistes l'ont répertorié au XVII^e siècle, le maïs était donc, dans les mentalités et dans

les faits, considéré comme "la" plante nourricière, mais aussi "la" plante source de vie et de fécondité pour les civilisations qui l'avait développé.

Sous réserve d'efforts de sélection visant à l'intégrer dans une agriculture plus durable, en améliorant encore sa valeur alimentaire et sa valeur agronomique, en particulier du point de vue des disponibilités en eau, en s'appuyant sur les progrès exemplaires déjà réalisés au cours du XX^e siècle, le maïs restera fidèle à son étymologie, et restera une plante fourragère de base pour l'alimentation des ruminants.

Accepté pour publication le 30 juin 2000.

Remerciements

Nous remercions M. Rives, C. Dillmann, G. Lemaire et J.C. Emile pour leur relecture critique de ce texte.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Barakat A.E., Carels N., Bernardi G. (1997) : "The distribution of genes in the genomes of Gramineae", *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 94, 6857-6861

Barrière Y., Emile J.C. (2000a) : "Le maïs fourrage. II) Evaluation des progrès génétiques réalisés et perspectives pour les prochaines décennies sur les caractères de valeur agronomique", *Fourrages*, à paraître.

Barrière Y., Emile J.C. (2000b) : "Le maïs fourrage. III) Evaluation des progrès génétiques réalisés et perspectives pour les prochaines décennies sur les caractères de valeur alimentaire", *Fourrages*, à paraître.

Bennetzen J.L., Freeling M. (1997) : "The unified grass genome, synergy in synteny", *Genome Res.*, 7 (4), 301-306.

Devos K.M., Gale M.D. (1997) : "Comparative genetics in the grasses", *Plant Mol. Biol.*, 35, 3-11.

Gaut B.S., Doebley J.F. (1997) : "DNA sequence evidence for the segmental allotetraploid origin of maize", *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 94, 6809-6814.

Herendeen P.S., Grane P.R. (1995) : "The fossil history of the monocotyledons", *Monocotyledons, systematic and evolution*, Rudall P.J., Cribb P.J., Cutler D.F., Humphries C.J. eds., Royal Botanic Garden Kew, England, 1-21.

Ilitis H.H., Doebley J.F. (1980) : "Taxonomy of *Zea* (Gramineae). 20 Subspecific categories in the *Zea mays* complex and a generic synopsis", *Am. J. Bot.*, 67, 994-1004.

McClintock B. (1948) : "Mutable loci in maize", *Carnegie Inst. Wash. Year Book*, 47, 155-159.

Moore G., Devos K.M., Wang Z., Gale M.D. (1995) : "Grasses, line up and form a circle", *Current Biology*, 5 (7), 737-739.

Mangesdorf P.C. (1974) : *Corn, its origin, evolution and improvement*, Harvard University Press Ed., Cambridge, Massachusetts.

SanMiguel P., Bennetzen J.L. (1998) : "Evidence that a recent increase in maize genome size was caused by the massive amplification of intergene retrotransposons", *Annals of Botany*, 82 (supplement A), 37-44.

Takahashi C., Marshall J.A., Bennett M.D., Leitch I.J. (1999) : "Genomic relationships between maize and its wild relatives", *Genome*, 42, 1201-1207.

Tollenaar M., McCullough D.E., Dwyer L.M. (1994) : "Physiological basis of the genetic improvement of corn", *Genetic improvement of field crops*, GA Sflafer (Ed), M Dekker Inc., 183-236.

Wang R.L., Stec A., Hey J., Lukens L., Doebley J. (1999) : "The limits of selection during maize domestication", *Nature*, 398 (6724), 236-239.

White S.E., Doebley J. (1998) : "Of genes and genomes and the origin of maize", *Trends in Genetics*, 14(8) 327-332.

Wilson W.A., Harrington S.E., Woodman W.L., Lee M., Sorrells M.E., McCouch S. (1999) : "Inferences on the genome structure of progenitor maize through comparative analysis of rice, maize and the domesticated panicoids", *Genetics*, 153, 453-473.

Wolfe K.H., Gouy M., Yang Y., Sharp P.M., Li W.H. (1989) : "Date of the monocot-dicot divergence estimated from from chloroplast DNA sequence data", *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 86, 6201-6205.

SUMMARY***Forage maize. I- Origin, evolution, genetic resources, and breeding methods***

The use of the vegetative parts of maize for feeding ruminants really began only a few decades ago, while the use of its grain for the feeding of humans and animals is very old. The monophyletic origin of the Monocotyledons is now well accepted. The divergence between Rice and Maize dates back 60 to 80 M years, that between Sorghum and Maize only 15 to 20 M years. Maize was progressively domesticated in Central America from a plant close to Teosinte, and the oldest known vestiges of Maize are 7000 years old. Because of the very long history of Maize evolution, a very large genetic diversity is available to farmers and plant breeders, but most of this variation is related to grain traits. Available resources are of interest to breeders only when concerning a specific useful trait such as digestibility or stress tolerance. Moreover, genetic variation should be organized so as to take profit of heterotic patterns. Recurrent breeding allows the accumulation of favourable traits and epistatic relationships in elite genotypes, but these should not be unbalanced by too large introgressions of non-adapted germplasm. The large development of molecular biology will widen the possibilities of using genetic resources in silage maize breeding. From the theoretical and physiological knowledge of the maize genome, and from the knowledge of synteny between genomes, the traits of interest would be easily recognized in resources. It would thus be possible to introduce only the useful part of genomes into the elite lines. All the genomes, through genetically modified organisms, could in the future constitute the genetic resources of silage maize breeding.