

Le maïs fourrage. II - Evaluation et perspectives de progrès génétiques sur les caractères de valeur agronomique

Y. Barrière, J.C. Emile

Malgré une base génétique extrêmement étroite, le rythme du progrès génétique sur le maïs, et sur le maïs ensilage en particulier, s'est maintenu, voire accéléré. Les progrès à venir verront un accroissement de la capacité des plantes à s'intégrer dans une gestion durable, écologique et économique des ressources et des milieux.

RESUME

Durant la période 1985-2000, le progrès génétique moyen annuel en productivité plante entière du maïs fourrage a été voisin de 0,20 t MS/ha/an, avec simultanément une amélioration très importante de la résistance à la verse en végétation. L'arrivée en routine des outils de biotechnologies et du marquage génétique va conforter les possibilités de progrès : les sélectionneurs auront accès aux mécanismes physiologiques et aux gènes, au delà de l'évaluation habituelle de l'expression des caractères dans des milieux. Les progrès à attendre concernent tout particulièrement l'adaptation aux contraintes du milieu physique, l'aptitude à prélever l'eau, l'azote et les intrants minéraux, et la tolérance au froid.

MOTS CLES

Evolution, fourrage, maïs, méthode, production fourragère, progrès génétique, résistance à la sécheresse, résistance au froid, résistance aux maladies, sélection variétale.

KEY-WORDS

Cold resistance, evolution, forage maize, forage production, genetic progress, method, resistance to diseases, resistance to drought, varietal selection.

AUTEURS

INRA, Unité de Génétique et d'Amélioration des Plantes Fourragères,
F-86600 Lusignan, France ; barriere@lusignan.inra.fr

Le maïs est actuellement la seule culture qui permette aux éleveurs de disposer régulièrement d'une ration de base à forte valeur énergétique, facile à produire et à conserver, et bien consommée par les troupeaux bovins. Si la sélection de maïs à vocation spécifique ensilage est récente (Barrière, 2000), des progrès considérables ont néanmoins été réalisés en une quinzaine d'années.

Toutefois, en préalable à une réflexion sur ce que seraient les futurs hybrides de maïs fourrage, il faut d'abord rappeler le cadre socio-économique dans lequel ils pourraient ou devraient être utilisés. Depuis peu, mais sans doute pour longtemps, existe une demande sociale très forte pour que les élevages empruntent des modes de conduite limitant les intrants, préservant le milieu naturel en termes écologiques et esthétiques, garantissant aussi la qualité des produits animaux et leurs effets positifs pour la santé des consommateurs. Il y a une demande politique et sociale forte pour que cela se fasse dans des conditions contribuant à maintenir l'activité dans les différents territoires, avec soit essentiellement une fonction de production, soit aussi une fonction d'occupation du territoire (en particulier dans le cadre des contrats territoriaux d'exploitation). La demande des éleveurs est de se voir assurer un revenu correct et de voir se réduire la pénibilité des travaux associés à la production et à la distribution des fourrages. Elle est aussi de voir reconnaître leur place d'acteurs positifs dans le monde rural.

En prenant clairement en compte ces attentes, en tentant d'extrapoler à partir des travaux en cours dans les différents centres de recherche publics et privés d'une part, et en étudiant simultanément l'acquis des années passées sur les mêmes caractères de valeur agronomique d'autre part, il est alors possible à la fois de mesurer le progrès accomplis et d'imaginer ce que pourraient être les maïs des décennies 2020 ou 2030. Si la majorité de ce texte est consacré aux maïs précoces (précocité de type S0, S1 et S2 du catalogue français), un regard sera toutefois porté sur les maïs tardifs utilisés en ensilage, qui représentent près de 110 000 ha en France.

1. Progrès réalisés et perspectives sur la productivité et la précocité du maïs fourrage

*** Un progrès génétique considérable au cours des 15 années dernières années...**

En termes de productivité et de précocité, l'objectif d'une culture de maïs ensilage sera toujours d'obtenir, après récolte, un produit dont la teneur en matière sèche soit comprise entre 27 et 35%, avec un optimum zootechnique plutôt compris entre 30 et 35%. La production de biomasse des hybrides " précoces " de ce début du second millénaire, en conditions " normales favorables ", est voisine de 18 t MS/ha, à une teneur en matière sèche voisine de 30%. Les progrès réalisés peuvent être estimés à partir des résultats obtenus par le meilleur hybride inscrit dans chaque groupe de précocité au sein du réseau d'inscription, et cela depuis 1986, première année des essais maïs ensilage au catalogue français. Si la limite à cette démarche est l'impossibilité de séparer complètement les effets années des effets génotypes, elle permet au moins de dégager des tendances. Sous ces réserves, un gain moyen annuel de productivité de 0,20 t/ha est observé sur cette période de 15 années (tableau 1). Le grain représentant environ 50% de la matière sèche des plantes entières, cette estimation est dans la continuité du gain de 0,8 q/ha/an pour la productivité en grain observé par Derieux *et al.* (1987) pour les variétés inscrites entre 1950 et 1980, ou dans la continuité du gain de 1,1 q/ha/an pour la productivité en grain observé par Lorgeou et Barrière (1996) pour les variétés inscrites entre 1975 et 1995.

La part génétique de ces gains en productivité n'est pas forcément facile à estimer. En effet, les gains observés recouvrent, outre le progrès génétique au sens strict, des améliorations de façons culturales (fertilisation, désherbage...), des augmentations des densités de culture et potentiellement des variations climatiques (température et réchauffement global, teneurs en CO₂...). Concernant la productivité en grain, Lorgeou et Barrière (1996) estimaient le progrès génétique entre 1950 et 1995 à 60% du gain de productivité observé. Il est raisonnable de considérer que la part de progrès génétique observée depuis 1986 est au moins égale, mais plutôt supérieure, à cette valeur de 60%. En effet, d'une part les conditions de culture ont proportionnellement moins évolué entre 1986 et 1999 qu'entre 1950 et 1995, et, d'autre part, la mise en place systématique d'une mesure de productivité en plante entière a conduit à un choix de matériel génétique plus spécifique d'une forte élaboration de biomasse, sans modification possible des équilibres entre biomasse grain et biomasse végétative à production constante de biomasse plante entière. Un progrès génétique moyen de 0,15 t/ha/an durant ces 15 années est sans doute proche de la réalité, ce qui est considérable.

Tableau 1 : Estimation du progrès génétique à partir des meilleurs résultats obtenus au CTPS pour les variétés précoces (S0, S1, S2) de maïs fourrage entre 1986 et 2000.

Table 1 : Estimation of genetic progress based on the best results obtained in the official registration trials of early-heading cultivars (S0, S1, S2) of forage maize between 1986 and 2000.

Inscription	Très Précoces			Précoces			Demi-Précoces		
	Hybride	Inscription*	Rendement (% Lg2080)	Hybride	Inscription*	Rendement (% Lixis)	Hybride	Inscription*	Rendement (% Dea)
1986	-			Artus	GE	102,4	Arcade	E	103,8
1987	Lg22.15	GE	101,9**	Presta	E	102,6	Barok	GE	103,7
1988	DK218	E	107,6**	Champion	GE	112,4	Créol	GE	102,1
1989	Cartouche	GE	115,1**	Rantzo	GE	114,6	Elena	GE	100,6
1990	-			DK294	E	106,3	Chanfor	GE	109,6
1991	Armure	E	103,2	Boum	GE	104,7	Triton	GE	106,4
1992	-			Derric	GE	110,0	Galice	GE	106,3
1993	Hélix	E	116,2	Bémol	GE	112,6	Crotal	GE	102,2
1994	Enzo	GE	108,4	Lg22.43	E	116,4	Aisi	E	106,0
1995	Manatan	GE	106,4	DK255	GE	113,6	Lg22.89	GE	113,3
1996	Alcyone	E	109,3	Altess	E	116,2	DK303	E	109,6
1997	Elita	GE	114,1	Baltimore	GE	123,7	DK282	GE	109,6
1998	Augain	GE	118,8	Twingo	E	117,9	Modern	E	108,4
1999	Pistache	E	120,0	Calèche	E	119,0	Solal	GE	112,9
2000	Lg22.34	E	120,3	Sandrina	GE	115,7	Flavi	GE	116,0

* variétés inscrites en grain (G), en ensilage (E) ou en grain et ensilage (GE) ; ** valeurs approchées

* Progrès en relation avec la rusticité des hybrides récents

Différents facteurs contribuent à expliquer le progrès génétique observé. Les hybrides récents ont, avec un port de feuilles plus érigé, une meilleure interception du rayonnement. La période de photosynthèse active est allongée par rapport aux hybrides plus anciens, et la capacité des plantes à demeurer vertes et non sénescentes en fin de végétation ("*stay-green*") en est une illustration. Les hybrides récents, à précocité de maturation égale, ont une date de floraison un peu plus tardive, permettant la mise en place d'un appareil végétatif et photosynthétique plus important, avec une vitesse de remplissage du grain et de maturation plus élevée. Les hybrides récents sont plus rustiques que les hybrides plus anciens, contrairement à une idée trop classique où sélection est synonyme d'intensification. Derieux *et al.* (1987), Tollenaar *et al.* (1994) et Tollenaar et Wu (1999) ont ainsi montré que les variétés récentes sont supérieures aux variétés plus anciennes, avec une supériorité d'autant plus nette et grande que les conditions de milieu sont plus difficiles. Le progrès génétique réalisé a en fait permis d'accumuler des systèmes génétiques de résistance aux stress qui permettent aux plantes de mieux maintenir leur potentiel de production en conditions défavorables. Ceci est aussi en relation avec le fait que les hybrides récents sont nettement plus résistants aux densités élevées que les hybrides plus anciens. L'homogénéité des hybrides, et en particulier celle des hybrides simples, peut être en soi un facteur de progrès génétique, puisque l'uniformisation des couverts végétaux conduit à une diminution de la compétition inter-plante (Tollenaar et Wu, 1999, observation déjà faite il y a une trentaine d'années à Lusignan sur fourragères pérennes, mais non publiée).

* Perspectives

Une nouvelle amélioration de la productivité est envisageable dans les années à venir, puisque le niveau de productivité actuel des hybrides est nettement inférieur à la limite théorique de l'espèce qui se situe autour de 30 à 35 t/ha, en fonction des possibilités d'interception et de conversion de l'énergie lumineuse (en conditions d'eau et d'intrants minéraux non limitantes). Si le rythme actuel du progrès génétique se maintenait, les variétés des années 2020 approcheraient les 21 t/ha, auxquels il faudrait ajouter un éventuel progrès lié à

l'amélioration des conditions de culture. Mais, la question est alors de savoir si ces " progrès " liés aux conditions de culture auront une valeur positive, comme cela a été observé jusqu'à lors, ou bien une valeur négative, en raison de contraintes agri-environnementales nettement plus fortes sur la fertilisation ou la disponibilité de l'eau. La poursuite des travaux d'amélioration de la rusticité du matériel nécessitera la compréhension et la sélection au niveau moléculaire des systèmes de régulation de la tolérance aux stress, en partie exprimés sous forme d'interactions génotype x environnement. Ceci devrait conduire à ce que l'effet des modifications des façons culturales, nécessaire pour limiter les atteintes à l'environnement, soit au pire nul pour les 20 ans à venir, et non pas négatif sur le niveau de productivité. Les variétés de maïs précoce ou demi-précoce des années 2020 seront alors caractérisées par la stabilité de leur productivité à un niveau élevé, en conditions très raisonnées d'apports d'intrants.

2. Progrès réalisés et perspectives sur la tolérance aux basses températures en début et fin de cycle de végétation

*** Les progrès importants réalisés à partir de la population Lacaune...**

Le principal facteur limitant la production de maïs cultivés dans la moitié nord de l'Europe est encore leur capacité insuffisante à croître à des températures fraîches. Ceci conduit actuellement à la fois à des semis de milieu de printemps et à une croissance lente des plantes en début de végétation. Mais il ne faut pas sous-estimer les progrès accomplis depuis les années 50, en particulier avec l'apport des lignées précoces à grain corné F7 et F2, issues seulement de l'autofécondation de 10 plantes à l'INRA de Versailles, en 1947, dans la population Lacaune. L'histoire de cette ressource génétique est remarquable. En effet, un éleveur ayant une exploitation située à 720 m d'altitude dans la commune d'Anglès (Tarn) avait, en 1940, récolté 2 épis ayant un niveau de maturité correcte dans sa parcelle semée à densité élevée pour l'affouragement en vert de ses animaux. Les semences avaient été " achetées comme d'habitude à l'épicerie du village, où un grand sac de graines de maïs restait ouvert à la disposition des clients ". Il avait, durant les 7 années suivantes, conservé chaque année les meilleurs épis matures pour le semis de la génération suivante. Cette sélection massale en conditions de températures fraîches a conduit à la création de ces deux géniteurs exceptionnels en amélioration des maïs précoces. La lignée F2 a ainsi été présente dans 80% des hybrides de maïs précoces cultivés au cours des années 1975 et 1980. Si cette lignée F2 n'est plus guère utilisée dans les hybrides actuellement inscrits, en revanche l'essentiel des lignées cornées modernes l'ont pour ascendante, et leur génome comporte donc des fragments génomiques issues de cette lignée.

La " variabilité " génétique du matériel Lacaune en terme de tolérance au froid est sans doute épuisée, et de nouvelles ressources sont nécessaires pour continuer à progresser.

*** Les progrès proviendront de l'utilisation de nouvelles ressources génétiques**

L'objectif serait d'avoir en 2020 des maïs que l'on pourrait semer plus tôt et qui seraient plus tolérants au froid avec, par exemple, une vitesse d'allongement foliaire moins sensible aux faibles températures, des photosystèmes plus résistants aux stress oxydatifs, et une plus grande aptitude des plantes à retrouver rapidement leurs capacités photosynthétiques après un stress froid. Des écotypes tropicaux ayant évolué dans des conditions d'altitude (2 à 3 000 m) en Amérique centrale possèdent effectivement des systèmes génétiques de résistance à des froids plus marqués que ceux présents dans les lignées F7 ou F2, mais ils sont aussi porteurs de défauts agronomiques rédhibitoires. Les futurs génotypes de maïs fourrage ne devront ainsi intégrer que les seuls fragments de ces génomes liés à la tolérance aux basses températures. Là encore des approches moléculaires avec des banques soustractives seront nécessaires, et riches. Selon le niveau de développement ou d'utilisation de cette technologie, les plantes de maïs fourrage des années 2020 pourront aussi posséder un ou des transgènes protégeant les cellules des différents mécanismes physiologiques responsables des dégâts de froid, transférés des graminées tempérées (seigle, blé, fléole...) qui les possèdent, vers les graminées tropicales, maïs et sorgho, qui en sont dépourvus. La tolérance au froid comporte aussi une composante parasitaire au sens où des attaques de *Pythium arrhenomanes-graminicola* ou de *Fusarium roseum* peuvent accentuer les dégâts de froid sur racines en début de végétation, avec en conséquence la nécessité de trier des génotypes résistants à ces parasites dans ces conditions.

3. Progrès réalisés et perspectives sur la tolérance au stress hydrique estival et au stress azoté

*** Valorisation de l'eau : progresser sur la connaissance du système racinaire et de sa physiologie**

Le facteur essentiel d'adaptation des plantes au déficit hydrique est leur aptitude à accroître leur capacité de recherche et d'absorption d'eau. La tolérance du maïs au stress hydrique fait déjà ou fera l'objet d'une prise en compte explicite par les sélectionneurs avec, en particulier, un système racinaire plus développé et explorant une plus vaste zone de sol. A ce titre, Tollenaar et Wu (1999) ont aussi mis en évidence un rapport biomasse racinaire / biomasse aérienne de 20% plus élevé au cours du remplissage du grain chez un hybride moderne par rapport à un hybride ancien, sans doute parallèle à l'amélioration de la durée de vie de la partie aérienne. L'augmentation du développement racinaire des futurs hybrides de maïs pourra provenir de la sélection au sein de l'espèce maïs, où une variabilité de caractères racinaires héréditaires existe, avec la mise en évidence corrélatrice (Guingo *et al.*, 1997) de QTL (QTL = Quantitative Trait Loci, soit une zone chromosomique impliquée dans la variation d'un caractère quantitatif). On peut aussi attendre à terme une meilleure tolérance physiologique intrinsèque des plantes par la compréhension et la maîtrise génétique des processus de transpiration, par une reprise plus rapide des processus physiologiques, comme la réouverture des stomates et la reprise de la photosynthèse, après le stress hydrique.

Les progrès pourraient aussi venir de croisements interspécifiques avec des espèces plus tolérantes que le maïs au stress hydrique et/ou ayant un système racinaire plus développé. Le sorgho n'est sans doute pas le meilleur géniteur à ce niveau en raison de sa relative trop grande distance génétique avec le maïs (Barrière, 2000). En revanche des téosintes ou des *Tripsacum* sont sans doute des espèces à privilégier dans cette démarche. Les approches moléculaires seront sans doute particulièrement riches à ce niveau physiologique avec la possibilité d'étudier de façon différentielle les gènes exprimés et les protéines présentes dans des tissus de plantes stressées et non stressées. Il faut néanmoins être raisonnable et considérer que si le maïs consomme de l'eau, il est aussi une des plantes ayant la meilleure efficacité de l'eau avec presque 4 g de matière sèche aérienne fabriquée par kg d'eau évaporé. Ceci étant, la gestion de l'irrigation de la culture conditionne évidemment ses besoins en eau. Des maïs conduits dès le début avec un moindre niveau d'irrigation, voire non irrigués, ont un développement végétatif plus faible et des besoins en eau également plus limités. A terme, on peut aussi penser que dans les régions, la maîtrise de l'eau se sera aussi organisée, avec la création, aux niveaux individuel ou collectif, de retenues des eaux pluviales hivernales ou de pompages hivernaux. Les cultures d'été seront un élément intégré dans la gestion territoriale collective de la ressource publique en eau.

*** Perspectives pour accroître la teneur en azote de l'ensilage et la valorisation de l'azote du sol par le maïs**

Concernant l'azote, il faut séparer deux problématiques pour partie indépendantes. La première serait d'augmenter la teneur en azote. Des maïs ayant des valeurs de 10 à 11% de Matières Azotées Totales (MAT) dans l'ensilage seraient en effet encore mieux adaptés à l'alimentation des vaches laitières, limitant les besoins en complémentation et les achats extérieurs de matières protéiques, et valorisant par ailleurs des effluents organiques largement disponibles. Compte tenu de l'évolution des besoins en azote de la plante, qui sont particulièrement importants entre la mi-juin et la mi-août, le maïs est une culture tout à fait apte à valoriser l'azote libéré par la minéralisation de la matière organique des effluents animaux. La limite à cette démarche est liée au risque de pollution des nappes après lessivage de l'azote minéralisé en fin de végétation du maïs, difficulté qui peut être en partie palliée par le semis de plantes de couvertures. Dans ces conditions, il y a sans doute des progrès génétiques possibles, à terme, en capacité d'absorption des plantes. Mais il faudra avoir recours à des ressources génétiques moins classiques. En effet, les observations de teneur en azote des plantes entières chez des génotypes usuels dans des parcelles normalement ou surfertilisées ne mettent pas clairement en évidence de consommation de luxe d'azote, même quand il est pourtant largement disponible (apports de 0 à 600 unités d'azote sous forme minérale et/ou organique ; 209 observations INRA Lusignan et Maïs Angevin, données non publiées). Enfin, une autre voie tout à fait différente pour augmenter la teneur en azote de l'ensilage de maïs serait d'envisager l'inoculation du silo avec des bactéries fixatrices d'azote.

L'aptitude à croître avec une fertilisation azotée limitée ou réduite, pour éviter les risques de lessivage, est la seconde problématique qui a un intérêt écologique clair. Il faut toutefois à ce niveau bien séparer ce qui

peut être un objectif d'amélioration génétique du maïs par rapport à un problème structurel de certaines régions d'élevage où les soles de maïs sont en effet les exutoires à des fumiers et lisiers surabondants. Le problème environnemental lié à l'azote n'y est donc pas celui du maïs, mais celui d'élevages hors sol intensifs, en particulier avec des monogastriques. Ceci étant, une meilleure valorisation de l'azote apporté pourrait venir avec une sélection de maïs physiologiquement plus aptes à extraire l'azote dans un volume de sol donné. A plus long terme, avec les progrès croissants de la biologie moléculaire et de la transgénèse végétale, il faut imaginer des maïs fixateurs d'azote en symbiose avec des *Rhizobium* ou des *Azospirillum*.

Néanmoins, et avant de conclure sur la possibilité ou non d'augmenter la teneur ou le potentiel de prélèvement d'azote par le maïs, il faut noter que la majorité des expérimentations actuellement conduites ne prennent pas en compte la disponibilité obligatoire de l'eau pour prélever l'azote. Le premier effet d'une sécheresse est de limiter la disponibilité en azote pour la plante, et le maïs semble y être particulièrement sensible du fait de son architecture et de son fonctionnement racinaire. Physiologiquement, une meilleure absorption de l'azote par les plantes est d'abord liée à leur meilleure aptitude à trouver l'eau dans les horizons du sol où précisément des ressources en azote sont présentes. Prélever de l'eau dans des horizons profonds trop faiblement pourvus en intrants minéraux ne répond pas complètement aux exigences physiologiques de la plante (ceci est également vrai pour les ressources en potassium ou en phosphore, qui sont des éléments moins mobiles et encore plus localisés en surface que l'azote). La plante doit réussir à prélever de l'eau riche en intrants minéraux dans des horizons plus superficiels, mais plus desséchés, avec un système racinaire dense et des mécanismes physiologiques adaptés, et c'est alors cela qui lui permettra de valoriser l'eau prélevée en profondeur. C'est à ce niveau en particulier que le sorgho est plus efficace que le maïs (Lemaire *et al.*, 1996), ce qui conforte l'intérêt d'une démarche interspécifique, au sein des *Maydeae* et des *Andropogoneae*, tant pour la compréhension que pour l'amélioration de l'adaptation du maïs à croître dans des conditions plus limitantes en intrants.

4. Progrès réalisés et perspectives sur la résistance à la verse en végétation

Un des facteurs de gain en productivité des maïs précoces est leur aptitude génétique à supporter de plus fortes densités, dont une partie est liée à un progrès génétique en résistance à la verse en végétation. Des progrès considérables ont été réalisés à ce niveau, avec des variétés récentes totalement non versées quand des témoins pas si anciens sont versés à 15 ou 20%, voire plus. De façon un peu anecdotique, on peut rappeler qu'une des principales difficultés pour maintenir les ressources génétiques d'anciens écotypes comme Lacaune ou Sost, d'écotypes introduits d'Amérique centrale ou septentrionale, ou de lignées anciennes est leur niveau de verse considérable dans les pépinières de multiplication.

La verse en végétation résulte du pivotement de la base de la plante sous l'effet du vent dans des conditions de sol humide. Il y a une liaison directe entre la résistance à la verse en végétation et l'importance et la morphologie du système racinaire des plantes. Le nombre de racines sur certains entre-noeuds, le diamètre des racines et la direction de croissance des racines par rapport à l'horizontale sont des caractères liés à la tolérance à la verse. Des compensations peuvent intervenir entre les différentes caractéristiques impliquées, avec des effets de seuil, conduisant à un comportement des plantes au champ similaire pour des mécanismes génétiques différents (Hébert *et al.*, 1992, 1996). Parce qu'il y a ainsi une liaison entre la résistance à la verse et le développement racinaire, il y a un coût en productivité aérienne de l'investissement en photosynthétats vers la partie souterraine. Les progrès conjoints en productivité et résistance à la verse n'en sont que plus remarquables. Il y a aussi une liaison entre la résistance à la verse et l'élasticité des tiges, et la partie aérienne des plantes doit pouvoir dissiper l'énergie éolienne sans casse ni déchaussement. Le maïs résistant à la verse tient à ce niveau plus du roseau que du chêne de la fable.

Les variétés de maïs fourrage des années futures seront bien évidemment résistantes à la verse en végétation, facteur de régularité du rendement, contribuant à minimiser les coûts de récolte et à assurer une bonne qualité de l'ensilage. Elles auront ainsi certainement un système racinaire plus développé, qui contribuera à la fois à la résistance à la verse, mais aussi à l'aptitude à trouver de l'eau dans une partie plus vaste du sol. L'objectif de la sélection du maïs fourrage pour les années à venir est donc de maintenir le niveau de résistance à la verse des meilleures variétés actuelles tout en progressant sur les autres caractères d'intérêt pour les éleveurs.

5. Progrès réalisés et perspectives sur la tolérance aux ravageurs et concurrents : des progrès certains, mais contestés, avec les maïs génétiquement modifiés

Dans les zones de culture pour l'ensilage, le maïs est en fait une plante qui ne nécessite que très peu d'interventions phytosanitaires, comparativement à d'autres cultures. Des résistances génétiques à nombre de pathogènes sont ou ont été progressivement accumulées au sein des lignées élites, comme les résistances aux rouilles, aux helminthosporioses, à l'antracnose, au charbon nu, à la kabatiellose, à des fusarioses de tiges et d'épis, à certaines viroses ou bactérioses. L'introduction plus récente en France du charbon des inflorescences contraint les obtenteurs à inclure des gènes de résistance à ce pathogène, la situation actuelle étant aussi gérée par des traitements de semences. De bonnes pratiques agronomiques permettent de réduire la pression des ravageurs et des mauvaises herbes. Parmi les premiers maïs génétiquement modifiés mis sur le marché en France, puis pratiquement " retirés ", il y avait précisément des maïs tolérants à un herbicide total considéré comme plus respectueux de l'environnement que les produits classiques. En l'absence de possibilité d'utilisation de la transgénèse, des maïs tolérants à un herbicide total seront très probablement disponibles à moyen terme après des croisements " classiques " de lignées élite par un ou des géniteurs très particuliers présentant naturellement cette tolérance.

Si un traitement contre la pyrale n'est nécessaire que dans une partie des zones dans les cultures de maïs ensilage précoces, des traitements contre ce ravageur et/ou contre la sésamie sont en revanche nécessaires dans les zones de culture de maïs ensilage tardifs. La lutte contre la pyrale est possible à partir de croisement et de sélection classiques, mais le processus est long, et il n'est pas exclu que cette sélection conduise en fait à des plantes de plus faible digestibilité. La lutte biologique directe avec différentes souches de *Bacillus thuringiensis* est une autre voie dont l'utilisation et la facilité d'utilisation aura sans doute progressé dans les 20 ans à venir. Des maïs génétiquement modifiés mis sur le marché en France étaient précisément des maïs résistants à la pyrale (et à différents autres chenilles de lépidoptères). L'utilisation de tels transgènes, issus de *Bacillus thuringiensis*, et synthétisant un composé actif contre les jeunes chenilles sera sans doute mieux acceptée par les consommateurs quand les nouvelles constructions génétiques auront un fonctionnement limité à la période de vol des papillons, et ciblé dans les tissus attaqué par les jeunes chenilles (tissus verts de feuilles, gaines et tiges). Néanmoins, avec les variétés actuelles, les produits actifs issus du fonctionnement du transgène disparaissent rapidement au cours de la fermentation et ne sont plus présents dans l'ensilage consommé (Fearing *et al.*, 1997).

La lutte contre les parasites du sol ne semble pas à ce jour avoir été envisagée en Europe par des voies génétiques, après hybridation classique ou par transgénèse. L'extension de la chrysome du maïs (*Diabrotica virgifera*) se fait actuellement vers l'ouest de l'Europe après son introduction, sans doute en 1990, par l'aéroport de Belgrade. Ce coléoptère est un ravageur majeur du système racinaire du maïs, contrôlé seulement par des traitements insecticides. L'utilisation d'un ou de transgènes codant pour une ou des protéines spécifiquement toxiques pour de tels ravageurs, et pilotés par des promoteurs spécifiques de racines, est un voie séduisante qui est tout à fait envisageable. Ceci étant, si l'utilisation de traitements chimiques se poursuit dans les années à venir, cela ne devrait se faire qu'avec des doses employées encore plus réduites, et avec des molécules biodégradables et nettement plus respectueuses du reste de la faune du sol.

Conclusions

En dépit des craintes que l'on pouvait avoir parce que les programmes de sélection de lignées élites de maïs, comme pour d'autres espèces, n'utilisent essentiellement comme source de variation que du matériel élite dont la base génétique est extrêmement étroite, le rythme du progrès génétique sur le maïs, et sur le maïs ensilage en particulier, paraît s'être maintenu, voire accéléré. Les outils des biotechnologies et du marquage génétique vont conforter cette évolution, avec des sélectionneurs qui auront accès aux gènes, au delà de l'évaluation habituelle de l'expression des caractères dans des milieux, grâce à des réseaux d'essais multiloaux. Il nous faut progresser sur la connaissance de la physiologie de la plante maïs, ce qui permettra de déboucher sur des critères de sélection de plus en plus pertinents. La mise en évidence des déterminants moléculaires de fonctions physiologiques essentielles de la croissance, du développement et de la tolérance aux stress au sein des génomes des plantes modèles sera à ce niveau stratégique pour avancer en création variétale du maïs fourrage. Il sera en effet facile de transposer sur le maïs fourrage les acquis obtenus sur le riz, graminée modèle à petit génome, dont un premier séquençage complet vient d'être annoncé (Monsanto, 4 avril 2000). Il nous faut progresser aussi en connaissance dans le domaine des biotechnologies, en particulier pour

ce qui est lié à la transgénèse, avec des promoteurs spécifiques de tissus ou de période de croissance, qui conduiront à l'expression du transgène seulement au moment où il est nécessaire et seulement dans l'organe où il est utile. Dans ces conditions, il est raisonnable d'envisager une pérennité du progrès génétique, en parallèle et en conséquence de la gestion et de la création de ressources génétiques, en étant sans illusion sur le mythe du " bon " parce que " naturel ". Les progrès sur le maïs fourrage des prochaines décennies porteront essentiellement sur la rusticité des plantes et sur l'intégration de la plante maïs, comme d'ailleurs de l'ensemble des plantes cultivées, dans la gestion de l'environnement. Sélectionneurs et éleveurs auront contribué à une production de maïs ensilage de qualité, dans un environnement préservé pour des produits animaux répondant aux attentes des consommateurs. Plus spécifiquement pour le maïs fourrage, des progrès sur la valeur alimentaire des plantes pour les ruminants auront aussi été réalisés (Barrière et Emile, 2000, même ouvrage). Il est clair que d'aujourd'hui à la décennie 2020 ou 2030, des progrès très importants en connaissance auront encore été accomplis sur le maïs fourrage et les déterminants physiologiques, génétiques et moléculaires de l'ensemble des caractères d'intérêt pour les éleveurs. Les variétés futures de maïs fourrage répondront encore plus complètement à leurs attentes, et le maïs fourrage sera encore plus la plante ressource " sans soucis " des éleveurs.

Travail présenté aux Journées d'information de l'A.F.P.F.
"Fourrages annuels et environnement",
les 28 et 29 mars 2000.

Remerciements

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

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Barrière Y. (2000) : "Le maïs fourrage. I- Origine, évolution, ressources génétiques et méthodes de sélection", *Fourrages*, 162, 107-120.
- Derieux M., Darrigand M., Gallais A., Barrière Y., Bloc Y., Montalant Y. (1987) : "Estimation du progrès génétique réalisé chez le maïs grain en France entre 1950 et 1985", *Agronomie*, 7, 1-11.
- Guingo E., Hébert Y., Charcosset A. (1997) : "Genetic analysis of root traits in maize", *Agronomie*, 18, 225-235.
- Fearing P.L., Brown D., Vlachos D., Meghji M., Privalle L. (1997) : "Quantitative analysis of CryIA(b) expression in Bt maize plants, tissues and silage, and stability of expression over successive generations", *Molecular breeding*, 3, 169-176.
- Hébert Y., Barrière Y., Bertholleau J.C. (1992) : "Root lodging resistance in forage maize : genetic variability of root system and aerial part", *Maydica*, 37, 173-183.
- Hébert Y., Argillier O., Barrière Y. (1996) : "Tolérance à la verse en végétation et caractéristiques de valeur alimentaire chez le maïs fourrage", *Colloque maïs ensilage* (AGPM, IE, INRA, ITCF), Nantes, 17-18 septembre 1996, 355-362.
- Lemaire G., Charrier X., Hébert Y. (1996) : "Nitrogen uptake capacities of maize and sorghum crops in different nitrogen and water supply conditions", *Agronomie*, 16 (4), 231-246.
- Lorgeou J., Barrière Y. (1996) : "Le progrès génétique en maïs ensilage", *Colloque maïs ensilage* (AGPM, IE, INRA, ITCF), Nantes, 17-18 septembre 1996, 319-334.
- 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.
- Tollenaar M., Wu J. (1999) : "Yield improvement in temperate maize is attributable to greater stress tolerance", *Crop Sci.*, 39, 1597-1604.

SUMMARY

Forage maize. II - Evaluation and prospects of genetic progress in agricultural characteristics

Although elite maize genotypes have now been bred for 15 years on a narrow genetic basis, there has been a considerable improvement in the cultivars released. Yields have increased by approximately 0.20 t/ha per year, and at the same time resistance to lodging improved tremendously. Progress is expected now in adaptation to water and to nitrogen stresses, in tolerance to low temperatures, and also to pests. Now that biotechnological methods and genetic mapping are currently available, the possibilities of genetic improvement will be enhanced ; breeders will have direct access to physiological mechanisms and to genes, rather than to the usual assessment of the phenotypical expression of the genes in specific environments. It is to be expected that genetic improvement will remain continuous in forage maize, with an increased ability of the plants to overcome biotic and abiotic stresses and thus to become integrated into a sustainable agriculture.