

**Le maïs et l'eau : une situation aujourd'hui paradoxale,
mais des progrès génétiques à attendre d'un idéotype redéfini**

Y. Barrière

La gestion de l'eau et une pratique parfois intensive de l'irrigation du maïs posent de vraies interrogations, d'autant plus que son exigence en eau s'accroît avec les gains de productivité obtenus. Différentes réflexions peuvent fournir des éléments pour la sélection d'un maïs fourrage encore mieux intégré dans l'environnement.

RESUME

Le maïs paraît plus sensible au déficit hydrique que d'autres espèces voisines comme le sorgho. Des progrès génétiques sont possibles au sein de l'espèce maïs i) pour décaler son cycle, avec une floraison et un remplissage du grain en période plus favorable pour l'alimentation en eau, et ii) pour modifier son enracinement en améliorant sa capacité à extraire de l'eau et des minéraux en sol sec. Néanmoins, pour comprendre les mécanismes physiologiques impliqués dans la tolérance au manque d'eau, une démarche large et interspécifique incluant des écotypes traditionnels tropicaux, des téosintes, des *Tripsacum* ou des sorghos sera nécessaire. L'évolution vers l'utilisation d'un maïs fourrage de très haute valeur alimentaire mais dont la productivité sera limitée à la disponibilité en eau est sans doute incontournable. Les progrès à venir sur la tolérance au déficit hydrique du maïs serviront l'ensemble des graminées fourragères.

MOTS CLES

Eau du sol, maïs, production fourragère, résistance à la sécheresse, ressources génétiques, sélection variétale.

KEY-WORDS

Forage production, genetic resources, maize, resistance to drought, soil water, varietal selection.

AUTEUR

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

1. La nécessité de concilier la culture de maïs performants et le respect de l'environnement

Parmi les grands bouleversements du monde rural de ce début de troisième millénaire, il y a en particulier une prise de conscience aiguë de la nécessité d'une évolution indispensable de l'agriculture et de l'élevage vers des pratiques plus respectueuses de l'environnement et des ressources naturelles. Cela est d'abord et logiquement vrai de la part des acteurs directs du monde agricole. Mais c'est également vrai de la part d'une société pourtant de plus en plus urbaine et de plus en plus coupée culturellement de sa campagne et des pratiques culturelles. Les erreurs graves de fabrication de certains aliments des animaux (vache folle) ou des nouveautés technologiques ni encore bien expliquées, ni bien comprises (OGM), fortement médiatisées, ont ainsi fait se cristalliser une attente profonde d'une agriculture durable.

Plante remarquable à bien des égards, le maïs est actuellement une culture contestée par une partie des citoyens, pour différentes raisons qui résultent pour beaucoup d'un manque d'information ou de connaissances, conduisant à des grandes incompréhensions. Toutefois, la gestion de l'eau et une pratique parfois intensive de l'irrigation sur les cultures de maïs posent de vraies interrogations. Les réflexions ou résultats présentés dans ce texte concernent le maïs grain et le maïs fourrage, mais s'appuient plus sur un modèle maïs plante entière que sur un modèle maïs grain.

2. Le maïs, l'évolution des variétés de maïs et les besoins en eau de la culture

*** De gros progrès de productivité effectués par les variétés de maïs depuis 1950...**

Le maïs, avec un système vasculaire et un système enzymatique particuliers, est une plante dont la photosynthèse est dite en "C4", le premier glucide formé comportant quatre atomes de carbone. Comme toutes les plantes en C4, le maïs a une efficacité de la photosynthèse et une efficacité de l'eau bien supérieures à celles des plantes en C3. Ainsi, en conditions non limitantes en eau, nutriments et lumière, un maïs (ou un sorgho) produit 40 kg de Matière Sèche par mm d'eau utilisé par ha, alors qu'un blé ou un ray-grass ne produit que 25 kg MS/mm/ha, et une luzerne (ou une légumineuse) 20 kg MS/mm/ha (Marine, 2000).

Au cours de la période 1950-2000, l'évolution des variétés de maïs se caractérise par des progrès exceptionnels faits en productivité (et inconnus sur l'ensemble des autres plantes cultivées), en stabilité de la productivité, en résistance à la verse et aux pourritures de tiges (Barrière et Emile, 2000a). Plus particulièrement, au cours de la période la plus récente, depuis la mise en place d'un label fourrage à l'inscription du maïs en France en 1986, les gains de productivité en plante entière sont voisins de 20% en reprenant les valeurs du réseau CTPS, dont au moins 15%, soit 0,15 t MS/ha/an, peuvent être attribués à un progrès génétique. Les progrès en productivité apparaissent liés i) à une acquisition de mécanismes de tolérance aux stress et de capacité à retrouver plus rapidement un fonctionnement normal après les stress, mais aussi ii) à une augmentation de la surface foliaire, pour partie liée à une floraison plus tardive à précocité de maturation égale, couplée à un allongement de la durée active de photosynthèse des feuilles, et iii) à un port plus érigé des feuilles permettant une meilleure interception du rayonnement lumineux.

*** L'accroissement de productivité suppose un besoin d'eau accru**

Le progrès génétique réalisé sur la productivité induit mécaniquement un besoin en eau accru, sachant qu'il est quasiment certain que l'efficacité intrinsèque de l'eau n'a pas été modifiée entre les variétés anciennes et modernes de maïs. En reprenant des résultats de productivité obtenus lors de la récolte des essais conduits en irrigué pour les mesures de la digestibilité sur moutons en cages à Lusignan, et sur la base d'une efficacité de l'eau de 40 kg MS/mm/ha, il est possible d'illustrer les effets de l'augmentation de rendement en plante entière sur les besoins en eau (tableau 1). Un hybride comme Anjou285, exprimant son potentiel, consomme 160 mm d'eau de plus, soit 53%, qu'un vieil hybride comme Inra258, valeur à rapprocher des besoins moyens en irrigation qui se situent souvent entre 130 à 180 mm (et jusqu'à 300 mm en conditions défavorables de sol à faible réserve en zone chaude). Sachant que le potentiel de production des milieux en conditions non limitantes se situe pour le maïs en plante entière autour de 30 à 35 t MS/ha, et sous l'hypothèse du maintien du rythme actuel du progrès génétique (0,15 à 0,20 t MS/ha/an), les perspectives théoriques de besoins en eau pourraient atteindre 550 mm en 2010, 600 mm en 2020, et 750 mm en 2050, correspondant alors à une productivité de 30 t MS/ha.

Tableau 1 : Progrès génétique pour la productivité en plante entière du maïs, et besoins corrélatifs en eau de la culture.

Table 1: Genetical progress in maize whole-plant yields, and corresponding water requirements of the crop.

Variétés	Année d'inscription	Rendement (t MS/ha)	Besoins en eau (mm)
Inra258	1958	12,0	300
LG11	1970	13,0	320
Dea	1980	15,5	390
Anjou285	1994	18,5	460
Anjou295	1997	20,0	500

*** La disponibilité en eau risque de limiter à terme la production de maïs**

De façon quelque peu caricaturale, il faudrait alors, pour partie au moins, déplacer l'affirmation "le problème du maïs est sa sensibilité à la sécheresse" vers la constatation "le problème du maïs est qu'il essaie de produire trop de matière sèche, à une période où l'alimentation hydrique est nécessairement limitante". La situation est en fait complètement paradoxale. Y compris en période de manque d'eau, ce sont les plantes qui produisent potentiellement le plus de matière sèche, qui vont mécaniquement avoir les besoins en eau les plus élevés. Ceci étant, par gramme de matière sèche produite, et à un niveau de productivité totale égal, le maïs, plante plus efficiente, aura utilisé moins d'eau qu'un ray-grass ou un blé. Le maïs est un très bon transformateur de l'eau, mais c'est un transformateur gourmand juste au moment où la ressource est, ou peut être, rare.

Ceci étant, à l'échelle d'un territoire, il est (ou sera) absolument incontournable de prendre en compte les usages concurrentiels de l'eau (maintien des débits d'étiage des rivières, maintien d'un niveau des nappes souterraines corrélatif aux possibilités de ré-alimentation hivernale, alimentation en eau potable des agglomérations en quantité et qualité ...). Une logique "volumique" par bassin versant va s'imposer, avec des quantités d'eau prélevables qui seront liées aux niveaux des réserves de sortie d'hiver, plutôt qu'aux besoins cumulés d'une culture de maïs au cours de l'été. Le maïs sera contraint de s'adapter à cette nouvelle situation socio-agri-environnementale.

3. Comportements comparés du maïs et du sorgho en situation de stress hydrique

*** Le sorgho a une production et donc une consommation d'eau plus faible que le maïs**

La comparaison entre maïs et sorgho permet de mettre en évidence des différences de fonctionnement entre des espèces en C4 considérées respectivement comme sensible ou tolérante au déficit hydrique. Si la production de biomasse du maïs en condition irriguée se situe à un niveau de 100, celle du sorgho se situe alors à un niveau voisin de 80. Cette différence s'explique en grande partie par le décalage de croissance foliaire initial entre les deux espèces (date de semis, et différence de zéro de végétation), avec un effet sur l'interception de la lumière mais pas de différence sur l'efficacité de conversion de la lumière. Il y a alors à ce niveau une nouvelle situation paradoxale, puisque la plus faible consommation d'eau du sorgho n'est en fait liée qu'à sa plus faible quantité d'énergie interceptée, qui conduit à une différence proportionnelle de production de biomasse, et donc de consommation d'eau. L'efficacité de l'eau est voisine dans ces conditions de 40 kg MS/mm/ha pour les deux espèces.

*** La nutrition azotée du maïs semble plus limitante en sol sec que celle du sorgho**

En conditions non irriguées, la situation est très différente. Il y a en effet une chute très importante de l'efficacité de l'eau pour le maïs qui passe de 40 à 20 kg MS /mm/ha, mais seulement de 40 à 30-35 kg MS/mm/ha pour le sorgho. L'écart de production de biomasse totale s'amenuise ou s'annule, voire même dans certains cas, s'inverse entre les deux espèces (Lemaire *et al.*, 1996).

Une partie de cette différence de comportement peut être rapportée à la situation paradoxale précédemment décrite. Lorsque l'on compare un sorgho et un maïs dans des conditions "sèches", avec une dynamique de dessèchement du sol dans un même environnement climatique, le sorgho se trouve toujours en condition moins sèche que le maïs à une date donnée, puisqu'il a alors produit moins de biomasse et donc prélevé moins d'eau. Toute augmentation du potentiel de production lié à une plus grande précocité de l'expansion foliaire, avec une date de floraison inchangée, se traduira automatiquement par une augmentation du niveau de stress hydrique si l'alimentation en eau estivale devient limitante. Mais des différences vraies de tolérance au déficit hydrique entre sorgho et maïs sont très probablement à mettre en relation avec des qualités ou des propriétés des deux systèmes racinaires (géométrie, architecture, densité, ramification, régulation des transporteurs...) qui déterminent les capacités de prospection du sol et d'absorption de l'eau et des ions. Par ailleurs, lorsque le profil de sol s'assèche, les deux cultures prélèvent de l'eau dans les horizons les plus profonds, là où les éléments minéraux sont moins présents. Il en découle que même si les besoins en eaux étaient satisfaits, la nutrition en azote et phosphore peut devenir de plus en plus limitée. Ainsi, le premier effet du dessèchement du sol peut ne pas être un stress hydrique, mais bien une limitation de l'absorption des principaux éléments minéraux, qui provoque alors une diminution de l'efficacité de l'eau. A ce niveau, le maïs semble maintenir moins bien que le sorgho sa nutrition azotée dans un sol "sec", conduisant alors à sa plus faible efficacité de l'eau dans cette situation.

4. Les voies d'amélioration génétique du maïs pour la tolérance au déficit hydrique

*** Décaler le cycle du maïs vers le début du printemps ?**

En termes de génétique et d'amélioration des plantes, différentes voies peuvent être envisagées pour améliorer le comportement du maïs en conditions de déficit hydrique limité. Une proposition émise de longue date est de trier des plantes qui présentent en conditions sèches le plus faible décalage possible entre floraison mâle et floraison femelle. Ce critère a été élaboré à la suite d'observations au champ par des sélectionneurs de maïs grain, pour lesquels une réussite maximale des fécondations est indispensable. Toutefois, une protandrie exacerbée est un signe de souffrance très général chez le maïs. Pour des maïs à vocation fourragère, un tel critère de simultanéité de floraison mâle et femelle, qui n'est que très indirect, et en aucune façon explicatif, n'aura donc qu'un intérêt limité pour progresser sur la tolérance au déficit hydrique.

Une autre possibilité serait de modifier le cycle du maïs en lui permettant de mettre en place une stratégie d'évitement, ou d'évitement partiel puisque le maïs restera une céréale de printemps. Une première proposition serait alors de tenter de décaler le cycle du maïs vers la toute fin d'hiver ou le début du printemps, et de situer la floraison des plantes à une période telle que les premières étapes de remplissage du grain puissent se faire sans irrigation, au moins en année "normale". Pour atteindre cet objectif, nos connaissances des facteurs limitant la germination et la croissance du maïs en conditions fraîches, et en conditions d'éclaircissement pour partie limitées, sont actuellement très insuffisantes. A date de semis non modifiée, la stratégie d'évitement est d'utiliser des variétés à floraison précoce, qui sont mécaniquement moins productives et plus économes en eau. Ceci est en opposition avec une des démarches qui a contribué au progrès génétique en productivité du maïs, à savoir précisément le choix de plantes à floraison plus tardive et à plus fort développement végétatif, mais avec un niveau de précocité de récolte inchangé en raison d'un remplissage du grain et d'une maturation plus rapides.

*** Modifier l'enracinement du maïs en améliorant sa capacité à extraire de l'eau et des minéraux en sol plus sec ?**

Les investissements de recherche sur la connaissance du système racinaire du maïs sont, par ailleurs, dramatiquement faibles, ce qui est d'autant plus grave que c'est également vrai sur la totalité des plantes de grande culture. D'une manière générale, et plus particulièrement en intégrant les acquis des comparaisons entre maïs et sorgho, améliorer l'enracinement du maïs en termes de volume et de densité de sol prospecté, et améliorer la capacité des racines du maïs à extraire de l'eau et des minéraux dans des conditions où ces ressources sont plus rares, conduira forcément à une amélioration du comportement du maïs en situation de déficit hydrique modéré, pour autant que le sol soit effectivement suffisamment profond et que des réserves d'eau y existent dans les périodes de besoin de la plante. Mais la sélection a significativement négligé ce critère, avec de plus un réseau d'inscription des variétés favorisant les lieux d'essais "favorables", qui ont sans doute en partie "contre sélectionné" d'éventuels mécanismes de tolérance au déficit hydrique, au moins ceux qui avaient

un coût génétique. Il est donc hautement probable que des progrès importants soient possibles à ce niveau, pour peu que des investissements de recherche significatifs y soient réalisés.

De plus, il y a très probablement des sources de progrès significatifs en tolérance au déficit hydrique au sein de l'espèce maïs. Quelques hybrides ont ainsi connu un succès commercial important autant du fait de leur "rusticité" que du fait de leur niveau de performance absolu. Mais surtout, la base génétique actuellement utilisée en sélection du maïs peut être considérée comme extrêmement étroite par rapport à la diversité existante, ceci contribuant à préserver et à améliorer l'état hétérotique entre les groupes réciproques. Et le test de matériel en condition difficile a été très limité. Il y a donc une nécessité pressante à réaliser un inventaire du matériel génétique maïs plus adapté au déficit hydrique, quels que soient les défauts présentés par ailleurs par ce matériel, ou quelles que soient ses origines génétiques. En particulier, parmi les écotypes tropicaux, il y a des populations traditionnelles utilisées en conditions d'intrants faibles ou très faibles, avec une alimentation hydrique également très limitée. Les comparaisons du fonctionnement entre maïs et origines plus tolérantes au déficit hydrique dans des milieux où l'interaction entre eau et azote serait parfaitement explicitée et maîtrisée sera une première approche pour identifier les fonctions et les régulations génétiques expliquant les différences de comportement entre origines ou espèces sensibles ou plus tolérantes. Une fois les mécanismes génétiques identifiés, à travers des démarches de génomique fonctionnelle et la création de familles de lignées recombinantes, à la fois sur des origines tempérées et exotiques, l'introgression des zones correspondantes pourra être réalisée de façon extrêmement ciblée par sélection assistée par marqueurs.

*** Les perspectives du génie génétique pour améliorer la tolérance du maïs au manque d'eau**

Une autre voie possible est d'utiliser des mécanismes génétiques existant dans des espèces proches du maïs. Les travaux sur la phylogénie des graminées ont établis que ce sont les téosintes qui sont les plantes les plus proches des maïs, avec la même base chromosomique, $n = 10$. Les téosintes sont d'ailleurs botaniquement des *Zea*, les téosintes du groupe *Zea parviglumis* ou *mexicana* étant plus proches du maïs que les téosintes du groupe *Zea luxurians* ou *diploperennis*. Les téosintes sont interfertiles avec le maïs, et leurs descendances sont complètement fertiles. En termes de proximité, et appartenant à la même tribu des *Maydeae*, un genre proche est ensuite celui des *Tripsacum*, sur une base $n = 9$ (Wilson *et al.*, 1999 ; et revue Barrière, 2000). Des hybrides fertiles ont été obtenus en croisement entre maïs et *Tripsacum*. En revanche, les sorghos, comme les cannes à sucre, appartiennent à une autre tribu de la sous-famille des *Panicoideae*, celle des *Andropogonae*, et les données moléculaires disponibles à ce jour ne permettent pas de mettre en évidence une contribution du sorgho dans l'évolution du maïs (Takahashi *et al.*, 1999). A ce jour d'ailleurs, les tentatives de croisement entre maïs et sorgho ont toujours échoué. Pour une amélioration significative de la tolérance du maïs au déficit hydrique à partir de téosintes ou de *Tripsacum*, les mécanismes à introgresser chez le maïs sont probablement polygéniques. Toutefois, les différences majeures de morphologie de la plante et de l'inflorescence entre maïs et téosintes s'avèrent en fait gouvernées par un nombre de *loci* limité, et on ne peut exclure qu'il en soit également de même sur des caractéristiques de développement racinaire entre maïs et téosinte ou *Tripsacum*. Ceci renforcerait à ce niveau l'intérêt d'une démarche d'introgression interspécifique assistée par marqueurs, qui se rapprocherait de ce qui est conduit par exemple dans les descendances de croisements entre fétuque et ray-grass (Marhadour, 2001).

Même si le contexte actuel est très défavorable, il faut envisager quels pourraient être les apports du génie génétique à l'amélioration de la tolérance du maïs au manque d'eau. Imaginer que moduler l'expression d'un gène du maïs, ou transférer par génie génétique un ou deux gènes d'un écotype particulier de téosinte, de sorgho ou de *Tripsacum* dans les maïs élites résoudrait l'ensemble des difficultés rencontrées par le maïs en conditions hydriques limitantes est très probablement déraisonnable. Mais ceci pourrait néanmoins répondre ponctuellement à un dysfonctionnement limité sur une activité enzymatique déficiente (ou insuffisante), à défaut de choisir de la retrouver plutôt par une investigation accrue au sein de la variabilité allélique dans l'espèce maïs. Ainsi, une sur-expression d'une enzyme clé de la voie de biosynthèse de l'acide abscissique, impliqué dans la réponse au stress, conduit à une amélioration significative de la tolérance au manque d'eau chez *Arabidopsis* (Luchi *et al.*, 2001). Si une des conséquences de la sécheresse est de réduire l'approvisionnement en azote du maïs, à plus long terme, il ne peut être exclu de construire des maïs fixateurs d'azote en symbiose avec des *Rhizobium* ou des *Azospirillum*. Les activités de la rhizosphère semblent d'ailleurs différentes sous les cultivars modernes et sous les cultivars traditionnels tropicaux (C. Welcker, com. pers.). Toutefois, chez la luzerne, la fixation symbiotique est elle-même extrêmement sensible au déficit hydrique. Une autre cible

possible de la transgénèse pourrait être d'améliorer l'efficacité de l'eau, à un niveau de productivité donné, caractère pour lequel il ne semble pas exister clairement de variabilité naturelle, y compris au niveau interspécifique, mais qui, en valeur absolue, demeure relativement faible, y compris chez les plantes en C4.

5. Les recherches envisageables pour améliorer le comportement du maïs en situation de déficit hydrique

Face à ces différents faits ou résultats, la (ou une) question est de savoir comment devrait s'organiser la recherche pour faire progresser les connaissances fondamentales permettant d'améliorer la tolérance du maïs au déficit hydrique.

*** Des travaux de génomique limités au maïs risquent de conduire à une impasse**

Une réponse "facile" actuelle est évidemment d'investir plus ou moins massivement dans la recherche de déterminants moléculaires de la tolérance à la sécheresse grâce aux outils de la génomique fonctionnelle avec, par exemple, la réalisation de banques soustractives, au niveau nucléaire ou protéique, entre des tissus de maïs bien alimentés en eau et des tissus soumis à un stress hydrique. Mais il faudra simultanément maîtriser et/ou connaître les niveaux de nutrition azotée et phosphorée induits par les différences d'état hydrique, afin d'éviter des confusions de causes, qui contribueraient à attribuer à un effet "manque d'eau" ce qui est en réalité un effet "manque d'azote". Dans ces conditions, la connaissance moléculaire des variations d'expression de gènes ou de protéines contribuera à l'élucidation i) des mécanismes physiologiques impliqués et/ou perturbés par la situation de déficit hydrique chez le maïs, de façon primaire et de façon secondaire, ainsi que ii), éventuellement, celle des mécanismes de réaction ou de défenses mis en place dont, par exemple, les mécanismes de régulation stomatique. La génomique fonctionnelle au sein de l'espèce maïs va ainsi apporter des connaissances sur les réponses à la sécheresse chez le maïs, sur l'aptitude de plantes de maïs à recouvrer rapidement un fonctionnement normal après une période de stress. Ceci étant, il ne peut être exclu que ce type de démarche de génomique ne conduise à une impasse au moins partielle en termes de possibilité de progrès génétique sur le maïs vis-à-vis de la tolérance au déficit hydrique. En effet, cette démarche risque fortement de n'être que peu informative sur ce qui contribue à la tolérance intrinsèque à la sécheresse observée chez des plantes comme le sorgho. Le problème de la plante maïs au sujet de la sécheresse est précisément qu'elle ne sait pas gérer complètement cette situation et que la situation est physiologiquement irréductible puisque l'eau est nécessaire à la croissance.

*** La recherche au niveau interspécifique de déterminants génétiques et moléculaires semble plus prometteuse**

La découverte des mécanismes génétiques permettant d'améliorer le comportement du maïs en situation de déficit hydrique ne pourra venir, au moins en partie, que d'une démarche de comparaison interspécifique, en veillant à se situer strictement au même niveau de production et au même niveau d'alimentation en nutriments. Ainsi, les banques soustractives de maïs en conditions sèches et normales devraient être rapprochées de banques similaires faites sur maïs tropicaux, téosintes, sorgho, et *Tripsacum*. Le séquençage du maïs pouvant être considéré comme proche, il faudrait investir en parallèle sur la synténie entre maïs, téosinte, *Tripsacum* et sorgho. Il ne faudrait pas sous-estimer non plus l'apport possible d'études de lignées recombinantes entre des écotypes adaptés ou non au déficit hydrique des plantes modèles riz et *Arabidopsis thaliana*. De même, les comparaisons en condition sèche des ray-grass et des fétuques et de leurs hybrides (*Festulolium*) peuvent apporter des informations sur les stratégies de croissance des parties aériennes et racinaires, même si les mécanismes de tolérance à la sécheresse peuvent être très différents entre plantes annuelles et plantes pérennes, qui sont aptes à refaire un appareil végétatif à partir de bourgeons dormants quand les conditions redeviennent favorables.

6. Vers une redéfinition de l'idéotype maïs fourrage

Même si des progrès en évitement ou en tolérance intrinsèque au déficit hydrique sont possibles chez le maïs, il ne paraît pas raisonnable de ne pas travailler à une redéfinition de l'idéotype, en particulier en maïs fourrage. Ceci est d'autant plus nécessaire que les structures des élevages sont en cours d'évolution vers des surfaces moins limitantes, et que les attentes et les exigences sociétales se renforcent notablement, ce qui en

aucune façon ne diminue pour les éleveurs l'intérêt non (ou très peu) contournable de la plante de stock qu'est le maïs fourrage.

* Les attentes des éleveurs

A ce propos, l'attente des éleveurs vis-à-vis de la plante de maïs est organisée autour des trois priorités liées à la valeur alimentaire que sont la valeur protéique, l'ingestibilité et la digestibilité, simultanément à une plus grande rusticité avec une moindre sensibilité au déficit hydrique. Une question révolutionnaire est alors de savoir si un progrès en productivité doit rester un critère de mise en marché d'une variété nouvelle de maïs fourrage, et si d'ailleurs à terme cette voie n'est pas d'autant plus une impasse qu'elle a tendance à être accompagnée d'une baisse de la valeur alimentaire énergétique et azotée des hybrides.

De plus, dans une situation où l'économie d'eau est une priorité sociale importante (voire à terme une contrainte absolue pour la culture de maïs), une absence d'investissement vers un maïs ingestible, à forte valeur énergétique et meilleure valeur azotée, augmente gravement le risque de concurrence de l'ensilage de maïs par des ensilages de céréales immatures rustiques comme les triticales. La faible utilisation actuelle des ensilages de céréales à paille immatures est majoritairement liée au fait que i) ces espèces sont, actuellement, nettement moins digestibles et moins ingestibles que le maïs, avec une valeur énergétique nettement plus faible, proche de 0,70 UFL avec aussi ii) une difficulté bien supérieure de maîtrise du stade de récolte. Mais, de par leur statut de plantes semées en automne, les céréales à paille apparaissent nettement moins concurrentes vis-à-vis de l'eau.

* Vers un maïs fourrage de très haute valeur alimentaire, maïs de productivité limitée à la disponibilité en eau ?

L'idéotype à proposer pour le maïs fourrage ressemblerait sans doute à une plante dont la productivité serait limitée à la disponibilité en eau (par exemple 350 mm et 14 t/ha), mais dont la valeur énergétique se rapprocherait de 1,00 UFL, alors que les hybrides actuels se situent plutôt autour de 0,87 UFL. La production d'énergie digestible par unité de surface est d'ailleurs la même avec 14 t/ha de matière sèche d'un hybride à 1,00 UFL ou 16 t/ha d'un hybride à 0,87 UFL, sachant par ailleurs que le premier, qui sera aussi mieux ingéré, conduira en plus à une économie de distribution de concentrés. Les éventuels futurs progrès en productivité devraient être complètement assujettis à leur absence de conséquence en besoin d'irrigation, avec un décalage du cycle de la plante vers des périodes naturellement plus arrosées, et/ou à un système racinaire valorisant mieux les ressources disponibles du milieu. Les autres caractéristiques de cet idéotype de maïs fourrage seraient inchangées par rapport aux propositions antérieures (Barrière *et al.*, 1997 ; Barrière et Emile, 200b). Pour éviter les risques d'acidose chez les animaux, la teneur en amidon ne devra pas dépasser 30%, en privilégiant par ailleurs les amidons *by-pass*. Le haut niveau de valeur énergétique des plantes entières sera alors lié à des parois végétales très digestibles. L'ingestibilité de ces nouveaux hybrides devrait permettre une ingestion supérieure à 17 kg de matière sèche d'ensilage de maïs par animal et par jour, et la teneur en MAT devrait tendre vers 9 ou 10%, ce qui, en raison des lois de dilution de l'azote (Plénet et Cruz, 1997) sera d'autant plus facile à atteindre que la productivité sera limitée. Du point de vue de la valeur agronomique, cet hybride rustique vis-à-vis de déficits hydriques pas trop intenses devra aussi être rustique vis-à-vis des autres facteurs de stress liés à l'environnement, aux parasites et aux prédateurs.

Conclusion : les progrès à venir sur la tolérance au déficit hydrique du maïs serviront l'ensemble des graminées fourragères

Si la tolérance au déficit hydrique est en enjeu majeur pour le maïs, c'est aussi un enjeu pour l'ensemble des espèces cultivées, dont les plantes fourragères qui sont très majoritairement, comme le maïs, des graminées. A ce niveau, et au vu de l'ensemble des travaux conduits dans le monde sur l'espèce maïs, il ne faut pas sous-estimer l'intérêt très général à investir sur le maïs en recherche sur la tolérance au déficit hydrique, ou la croissance et le fonctionnement racinaire. Au vu des avancées en génomique qui sont en perspectives, on peut très raisonnablement imaginer que le maïs sera probablement une plante modèle au même titre que les plantes modèles riz ou *Arabidopsis* pour les graminées des zones tempérées.

Les chercheurs, les prescripteurs et les utilisateurs de maïs ont enfin à accompagner l'organisation et l'aménagement des territoires. Sur la majorité des zones d'élevage, et sans doute sur la majorité des zones cultivées en maïs grain, la ressource en eau annuelle est excédentaire par rapport aux besoins de la culture du maïs. Les difficultés rencontrées sont pour partie liées au fait que, vis-à-vis de la ressource "eau", nous en

sommes toujours à un stade primitif de cueillette. Il faut une politique d'aménagement des territoires et une politique agricole qui mette en place la gestion de la ressource "eau", avec entre autres dispositions la création de retenues. Autant que la génétique et l'amélioration des plantes vis-à-vis des espèces cultivées, une politique de l'eau est indispensable au futur des activités agricoles, et donc à celui du maïs.

Accepté pour publication, le 27 novembre 2001.

Remerciements

Les réflexions présentées dans ce texte, qui n'engagent que leur auteur, lui ont été initialement demandées par les professionnels de la filière maïs. Elles se sont appuyées sur des échanges avec des collègues de l'INRA, en particulier Gilles Lemaire (Ecophysiologie des plantes fourragères, Lusignan) et Claude Welcker (Génétique et Amélioration des plantes, Guadeloupe).

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Barrière Y. (2000) : "Le maïs fourrage. I) Origine, évolution, ressources génétiques et méthodes de sélection", *Fourrages*, 162, 107-119.

Barrière Y., Argillier O., Michalet-Doreau B., Hébert Y., Guingo E., Giauffret C., Emile J.C. (1997) : "Relevant traits, genetic variation and breeding strategies in early silage maize", *Agronomie*, 17, 395-411.

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*, 163, 209-220.

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*, 163, 221-238.

Iuchi S., Kobayashi M., Taji T., Naramoto M., Seki M., Kato T., Tabata S., Kakubari Y., Yamaguchi-Shinozaki K., Shinozaki K. (2001) : "Regulation of drought tolerance by gene manipulation of 9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase, a key enzyme in abscisic acid biosynthesis in Arabidopsis", *The Plant Journal*, 27, 325-333.

Lemaire G., Charrier X., Hébert Y. (1996) : "Nitrogen uptake capacities of maize and sorghum crops in different nitrogen and water supply conditions", *Agronomie*, 16, 231-246.

Marhadour S. (2001) : *Introgression de la fétuque dans le ray-grass au niveau tétraploïde, approche morphogénétique et apports du marquage moléculaire*, thèse soutenue le 4 mai 2001, ENSA Rennes, 126 p.

Marine A. (2000) : Séminaire européen "Maïs et Recherche en Europe", 7 juillet 2000, Bruxelles.

Plénet D., P. Cruz (1997) : "Diagnosis of the nitrogen status in crops", Chapter 5, *Maize and Sorghum*, G. Lemaire Ed., Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg. 93-106.

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

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.

SUMMARY

Maize and water : a paradox today, but genetical progress can be achieved if a new ideotype is defined

Water resources management, and sometimes immoderate use of irrigation on maize crops are questions of particular relevance nowadays. But different results or thoughts could contribute to the elaboration of a maize ideotype, more friendly integrated into agricultural environments. Genetic

improvement of grain maize and forage maize was exceptional between 1950 and 2000. But because water use efficiency was not similarly improved, any yield improvement makes a proportional request in water supply. However, maize is more susceptible to water deficiency than other *Panicoideae* such as sorghum. A part of the higher apparently better tolerance of sorghum to water restriction is linked to its lower dry matter production. But, due to its different root system, sorghum is more able to keep a sufficient nitrogen supply when water is restricted. Maize improvement for water deficiency tolerance may be possible i) through an earlier period of cropping, with an earlier silking date and a grain filling during days with lower risks of water restriction, and ii) through an improvement of the root system towards better capabilities in water and nutrients acquisition. A complete knowledge of physiological and molecular determinants of tolerance to dry conditions would however demand large or interspecific comparisons of elite maize with tropical ecotypes, teosinte, sorghum or *Tripsacum*. Nevertheless, the building of a revolutionary forage maize ideotype, with a very high feeding value and a dry matter yield voluntarily restricted to the availability of water in the environment, is probably absolutely inescapable. A continued increase of water use allowing a continued increase of maize biomass production is certainly an ecological impasse. It is also worth noticing that every new knowledge in maize tolerance to water restriction would be of interest for all grasses, and maize could be a model plant in the same way as rice. An extensive water policy should also be of interest for all agricultural and industrial uses.