

Variabilité génétique de la teneur en matières azotées du maïs fourrage

Y. Barrière, J.C. Emile, F. Surault

Des ensilages de maïs avec des teneurs en matières azotées totales (MAT) faibles ou très faibles sont maintenant régulièrement observés par les éleveurs. Ainsi, les teneurs en MAT des maïs fourrages récoltés seraient passées de 8-9% à environ 6%. Comprendre les causes de cette situation permet d'envisager les réponses possibles.

RESUME

La baisse des teneurs en MAT des maïs fourrages récoltés a des causes multifactorielles : i) l'augmentation de la productivité des hybrides et, parallèlement, une dilution de l'azote, ii) l'évolution des bases génétiques des hybrides qui pourrait conduire à des teneurs en MAT intrinsèquement plus faibles, iii) la forte réduction par les éleveurs des épandages d'azote sur maïs, qui peut conduire à des situations en limite de carence, en particulier en période de déficit hydrique. Une variabilité génétique semble bien exister pour la teneur en MAT, qui soit pour partie indépendante de la productivité, mais qui est assez faible, de l'ordre de 1 point. L'avenir peut être aussi à un nouvel idéotype de maïs fourrage, un peu moins productif mais plus riche en MAT.

MOTS CLES

Ensilage, évolution, maïs fourrage, production fourragère, sélection variétale, valeur azotée, variabilité génétique.

KEY-WORDS

Evolution, forage maize, forage production, genetic variation, nitrogen value, silage, varietal selection.

AUTEURS

INRA, Génétique et Amélioration des Plantes Fourragères, F-86600 Lusignan, barriere@lusignan.inra.fr

1. Problématique

Des ensilages de maïs avec des teneurs en matières azotées totales (MAT) faibles ou très faibles sont régulièrement observés chez les éleveurs, et cela depuis plus de 5 années. Ainsi, les teneurs en MAT des maïs fourrages récoltés seraient passées dans certains cas de valeurs voisines de 8-9% à des valeurs plus proches de 6%. Plusieurs raisons peuvent expliquer cette situation. La première est l'augmentation de la productivité des hybrides, et la conséquence mécanique en termes de dilution de l'azote. En effet, selon la loi de dilution de l'azote, la teneur en azote d'un maïs est liée à sa productivité selon la relation : $\text{Azote (\%)} = 3,40 \times (W^{-0,37})$ (Plenet et Cruz, 1997), W étant la production de biomasse (en t/ha). Ainsi, selon cette loi, 7 t/ha gagnées en productivité conduisent à une diminution des MAT d'un peu plus de 1,3 point. Cette valeur de 7 t/ha correspond à la différence moyenne de production entre les hybrides de type Inra258, inscrit en 1958, qui a une productivité de 10 à 12 t/ha, et les hybrides actuels qui ont une productivité de 15 à 19 t/ha. La seconde raison est l'évolution des bases génétiques entre les hybrides de type Inra258 ou LG11 et les hybrides actuels. Les géniteurs des hybrides actuels, en particulier en matériel à grains dentés, ne sont plus issus des mêmes ressources génétiques que ceux des hybrides plus anciens. Certaines origines actuellement utilisées pourraient conduire effectivement à des teneurs en MAT intrinsèquement plus faibles. La troisième raison, qu'il ne faut pas sous-estimer, est la forte prise en compte par les éleveurs des pollutions par les nitrates. Il y a une réduction importante des épandages d'azote sur maïs, qui conduit aussi à des situations en limite de carence, en particulier en période de déficit hydrique, et qui interdit pratiquement toute possibilité éventuelle de consommation de luxe.

Outre le fait que les maïs soient maintenant, au moins dans certains cas, de 1 à 2 points plus pauvres en MAT que les maïs anciens, les difficultés actuelles sur l'alimentation protéique des animaux, en particulier par rapport au "risque" OGM des sojas importés, confortent une démarche sur la variabilité génétique de la teneur en MAT du maïs fourrage. Il paraît alors important d'examiner dans une première étape l'étendue de la variabilité pour la teneur en MAT chez les hybrides actuellement disponibles sur le marché et la possibilité d'améliorer le maïs sur ce critère.

2. Données disponibles, matériel et méthodes

Des essais de mesures de la valeur alimentaire du maïs avec des moutons en cages sont conduits à Lusignan depuis plus de trente ans sur des hybrides inscrits (ou variétés) et des hybrides expérimentaux. Si l'objectif essentiel de ces mesures est l'estimation des valeurs de digestibilité et de valeur énergétique *in vivo* (CUDMO, CUDNDF et UFL), les rendements des hybrides et leurs teneurs en MAT en plante entière ont aussi régulièrement été mesurés sur ces essais (Barrière et Argillier, 1997 ; Barrière *et al.*, 1997). Pour avoir un plan d'essai statistiquement bien connecté, les données récapitulées ici, et sur lesquelles ont été réalisées les analyses de variance, ont été limitées aux années de semis 1978 à 1999 incluse. Les valeurs moyennes estimées des hybrides sont ajustées des effets années, avec une confusion dans l'effet année du climat et d'éventuelles différences entre les conditions de culture. Les moyennes ont été calculées d'une part sur l'ensemble du fichier (356 hybrides, 1 658 observations) et d'autre part sur les seuls hybrides inscrits (225 hybrides, 1 179 observations). Les variances génétiques ont été calculées selon la méthode Henderson III, et les héritabilités selon $h^2_{sl} = (\sigma^2_g / (\sigma^2_g + (CMg a + CMr)/n))$ avec $n = 4,46$ observations par hybride.

Par ailleurs, en appliquant la loi de dilution de l'azote, il est possible de calculer une teneur en MAT théorique (MAT_w), attendue selon la productivité de l'hybride avec $MAT_w = 6,25 \times 3,40 \times W^{-0,37}$, selon aussi l'équation classique $MAT = \text{azote} \times 6,25$. Une variable d'écart à la valeur théorique ($MAT - MAT_w$) peut alors être calculée.

3. Résultats

A titre d'illustration sont d'abord présentées dans le tableau 1 les valeurs de rendement et de teneur en MAT disponibles dans cette base de données, pour quelques hybrides représentatifs des différentes périodes de la sélection du maïs au cours des 50 dernières années. Pour ces hybrides, la diminution moyenne de teneur en MAT attendue de façon liée au rendement est voisine de 1,3 point, et la diminution effectivement observée entre les hybrides de types Inra258 ou LG11 et les hybrides de type Anjou285 ou Nexxos varie entre 0,7 et 1,5 points de MAT.

Tableau 1 : Rendement et teneurs en MAT (observée et théorique, MATw) de quelques variétés de maïs représentatives des différentes périodes de la sélection au cours des 50 dernières années.

Table 1 : Yields and protein contents (MAT : observed, MATw : theoretical contents) of some maize cultivars representative of the various breeding periods during the past 50 years.

Hybride	Année d'inscription	Rendement (t/ha)	MAT (%)	MATw (%)
Inra 258	1958	12,1	8,2	8,4
LG11	1970	12,6	8,1	8,3
Dea	1980	14,7	7,8	7,9
Dk250	1986	13,5	7,8	8,1
Fanion	1991	15,8	8,1	7,7
Anjou285	1994	19,5	6,8	7,1
Nexxos	2000	19,1	7,5	7,1

Tous les effets estimés lors de l'analyse de variance (année, hybride, interaction hybride x année) sont significatifs au seuil $P < 0,001$. Les interactions hybrides x années sont importantes par rapport aux effets hybrides pour les MAT et les MAT – MATw (tableau 2). De plus, pour ces deux caractères, les effets génétiques ne sont pas très élevés comparés à la résiduelle, conduisant à des héritabilités moyennes, et inférieures à celles du rendement ou de la valeur UFL.

Tableau 2 : Analyse de variance pour les teneurs en MAT et MATw, le rendement et la valeur UFL pour les 356 hybrides inscrits et expérimentaux (CM : carré moyen).

Table 2 : Analyses of variance of the observed protein contents (MAT), the theoretical protein contents (MATw), the yields and the energy values (UFL : Feed unit for lactation) of the 356 registered and experimental hybrid maize cultivars (CM : mean square).

	CM année	CM hybride	CM hyb x an	CM résiduel	σ^2_g	h^2_{sl}
MAT	68,42	1,00	0,55	0,33	0,14	0,61
MAT – MATw	66,15	0,95	0,63	0,38	0,11	0,52
Rendement (t/ha)	362,00	16,43	5,29	1,52	3,11	0,85
UFL	0,117	0,006	0,001	0,001	0,0012	0,84

Tableau 3 : Valeurs moyennes phénotypiques estimées et amplitudes (minimum / maximum) pour les hybrides inscrits et / ou expérimentaux.

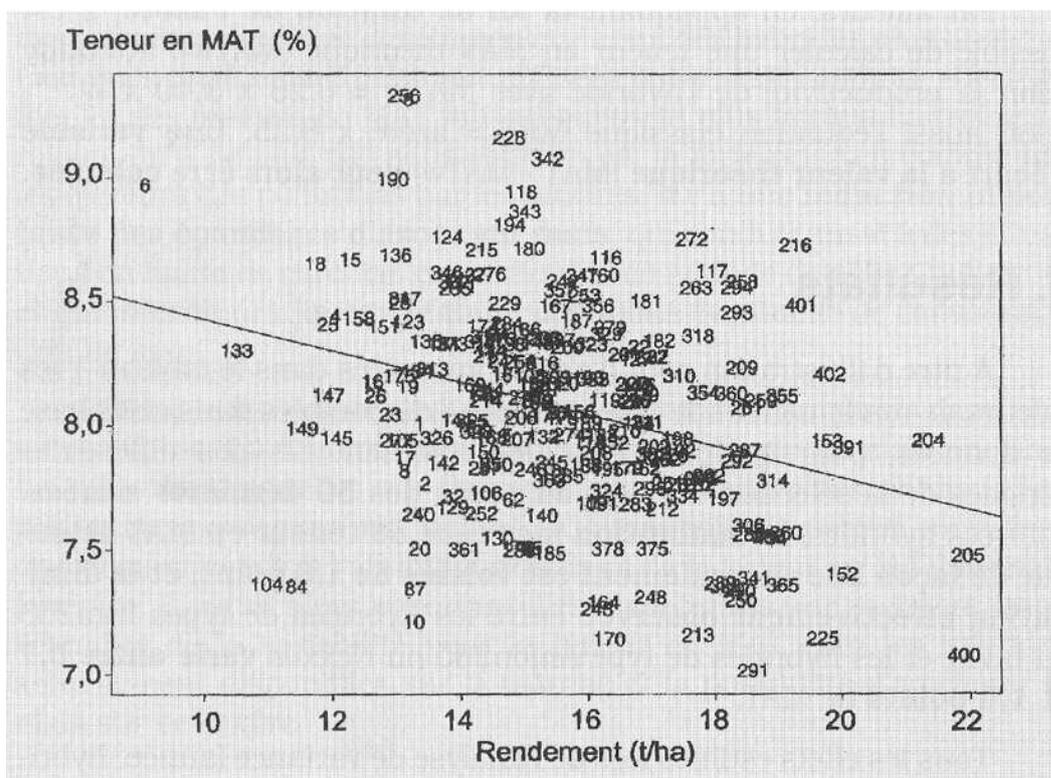
Table 3 : Estimated mean phenotypic values and amplitudes (minimum/maximum) of the registered and/or experimental hybrids.

	356 hybrides inscrits ou expérimentaux		225 hybrides inscrits	
	moyenne	amplitude (mini / maxi)	moyenne	mini / maxi
MAT (%)	8,09	6,08 / 9,43	8,07	7,01 / 9,33
MAT – MATw	0,27	-1,45 / 1,65	0,32	-1,45 / 1,65
Rendement (t/ha)	15,31	8,08 / 22,21	15,68	9,04 / 21,98
UFL	0,876	0,729 / 0,999	0,871	0,729 / 0,955

Les valeurs moyennes, minimales et maximales pour les teneurs en MAT et les écarts MAT – MATw sont données dans le tableau 3, ainsi que pour le rendement et la valeur énergétique UFL. Pour le matériel élite (hybrides inscrits), il existe une variabilité de 2 points pour la teneur en MAT, clairement illustrée aussi par le graphique de la figure 1. Cette variabilité a tendance à se réduire quand le niveau de productivité augmente. La variabilité est au contraire de 1 point supérieure quand on inclut le matériel expérimental, qui peut avoir des défauts importants en productivité. En revanche, il n'y pas de différence d'amplitude MAT – MATw entre hybrides inscrits et expérimentaux.

Figure 1 : Relation entre le rendement et la teneur en MAT de 225 maïs hybrides inscrits.

Figure 1 : Relationship between yield and observed protein content (MAT) of 225 hybrid maize cultivars.



La corrélation négative entre la teneur en MAT et le rendement atteint - 0,5 au niveau génétique, mais n'est apparemment pas trop contraignante au point de ne pas permettre de progrès en sélection (tableau 4). La corrélation entre le rendement et l'écart MAT – MATw est positive, et atteint presque 0,4 au niveau génétique. Ceci signifie que la productivité des hybrides de maïs varie dans le même sens que l'écart entre les MAT effectives et les MATw ajustées (plus un maïs est riche en MAT au-delà de ses besoins théoriques, plus il est productif), ce qui est plutôt favorable à la recherche d'hybrides aptes à faire une consommation de luxe. La liaison entre teneur en MAT et MAT – MATw est importante, en particulier au niveau phénotypique, ce qui indiquerait plutôt des écarts faibles à la loi de dilution, et limiterait au contraire les possibilités de progrès en sélection pour la teneur en MAT indépendamment d'une diminution de productivité.

Les progrès réalisés sur le maïs en rendement grain ou plante entière depuis 50 ans sont très importants. Le gain génétique en productivité plante entière a ainsi été estimé à 0,17 t/ha/an entre 1986 et 2000 (Barrière *et al.*, 2003), auquel pourrait être théoriquement rattaché une perte de teneur en MAT de 0,033 point/an sur la même période. La décroissance éventuelle de la teneur en MAT au cours du temps n'est pas si évidente (figure 2) même si la pente de la droite de régression est négative, et même s'il y a sans doute une augmentation de la fréquence des hybrides à plus faibles teneurs en MAT depuis 1989-1990.

Tableau 4 : Corrélations phénotypiques et génétiques de 225 maïs hybrides inscrits.**Table 4 : Phenotypic and genetic correlations among 225 hybrid maize cultivars.**

	Corrélations phénotypiques		Corrélations génétiques	
	MAT – MATw	Rendement	MAT – MATw	Rendement
MAT (%)	0,85	- 0,31	0,56	- 0,55
MAT – MATw	-	0,23	-	0,37
UFL	- 0,28	- 0,09	- 0,15-	- 0,61

La gamme de variation pour la teneur en MAT reste faible. L'essentiel des hybrides inscrits a une teneur en MAT comprise entre 7,5 et 8,5%, et les hybrides dont la teneur en MAT est inférieure à 7,5% semblent plus nombreux que ceux dont la teneur est supérieure à 8,5% (figure 3). Ceci étant, la pente de la régression de la différence entre la valeur de MAT observée et l'écart entre cette valeur et la valeur calculée sous l'hypothèse de la loi de dilution (MAT – MATw) est positive. Ceci signifie que, pour un niveau de rendement donné, les hybrides modernes ont donc tendance à avoir une teneur en MAT supérieure à celle des hybrides plus anciens. Il y a probablement une meilleure valorisation de l'azote par les maïs modernes comparativement aux maïs anciens.

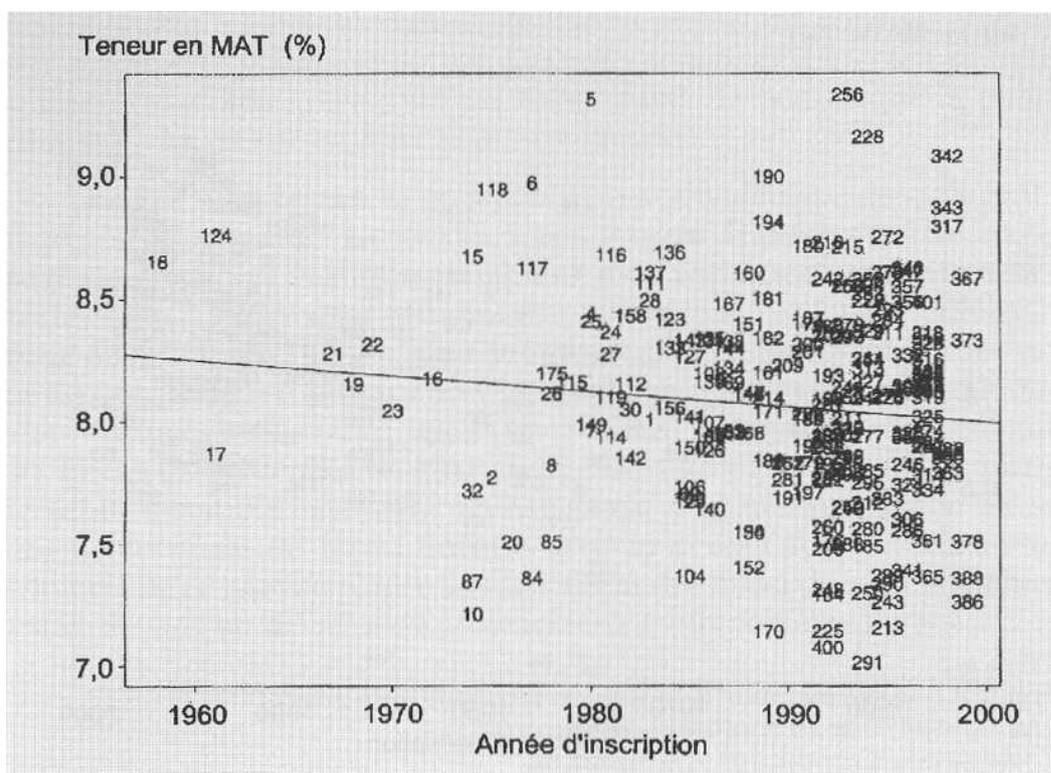
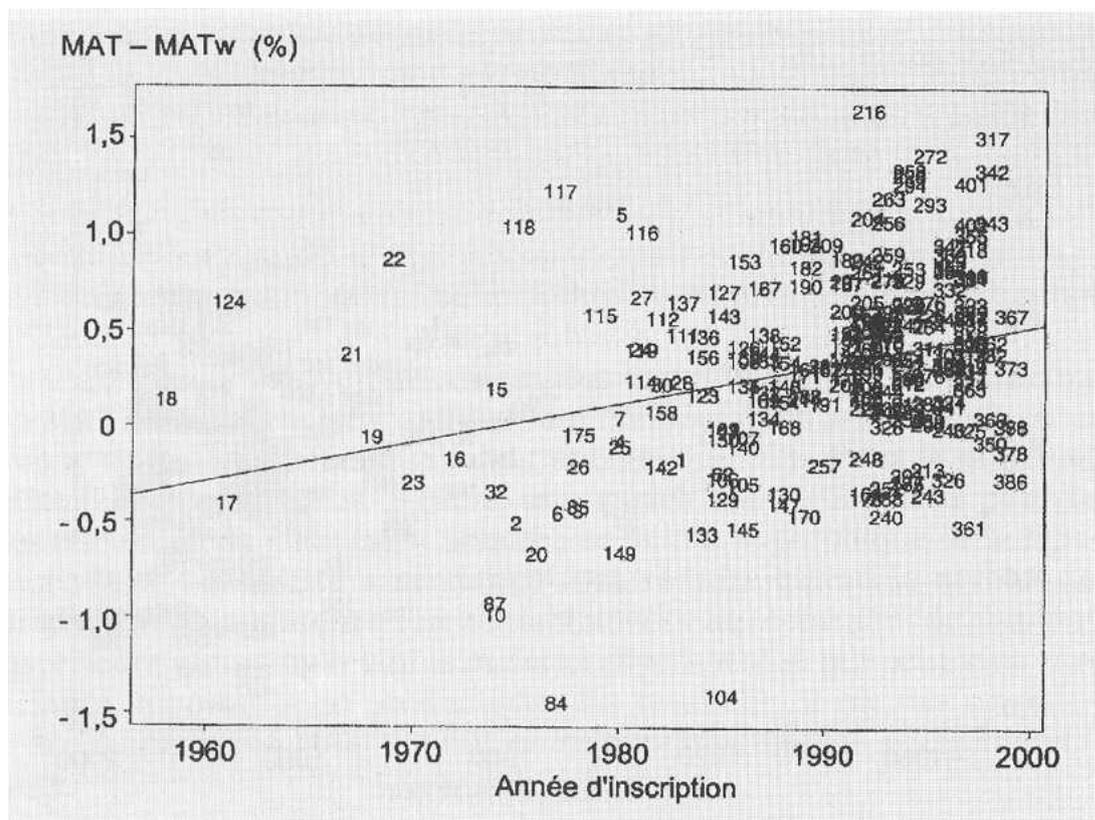
Figure 2 : Relation entre l'année d'inscription et la teneur en MAT de 225 maïs hybrides inscrits.**Figure 2 : Relationship between year of registration and observed protein content (MAT) of 225 hybrid maize cultivars.**

Figure 3 : Relation entre l'année d'inscription et l'écart MAT–MATw de 225 maïs hybrides inscrits.

Figure 3 : Relationship between year of registration and the difference (MAT–MATw) between observed and theoretical protein content of 225 hybrid maize cultivars.



4. Discussion et conclusions préliminaires

Des QTL (*Quantitative Trait Locus*) de teneur en MAT et de (MAT - MATw) ont été mis en évidence, en particulier dans la famille recombinante F288 x F271 (Barrière *et al.*, 2001 ; Roussel *et al.*, 2002). Quatre QTL de MAT expliquent ainsi 41% de la variabilité observée pour ce caractère. Une seule colocalisation avec un QTL de rendement a été observée, montrant les possibilités de variation indépendamment de la loi de dilution de l'azote. Toutefois, l'héritabilité de ce caractère de teneur en MAT, tant dans cette famille que dans d'autres origines génétiques, était nettement plus faible que pour l'ensemble des autres caractères observés, dont le rendement ou la digestibilité. Par ailleurs, il a aussi été observé une colocalisation entre un QTL de teneur en MAT et un QTL de croissance racinaire, confirmant l'importance de l'effet de la capacité physique de prélèvement de l'azote sur la teneur finale en matières protéiques.

Ceci étant, une variabilité génétique semble bien exister pour la teneur en MAT, qui soit pour partie indépendante de la productivité. Avec une intensité de sélection de 5%, le progrès attendu au premier cycle se situerait autour de 1 point de MAT ou de MAT - MATw, avec un risque corrélatif fort de perte en productivité. Ce progrès semble à moyen terme le maximum de ce qui puisse être attendu. Toutefois, l'importance des interactions hybride x environnement pour ce caractère, et l'existence de déterminants génétique de la teneur en MAT, indépendants des voies du métabolisme de l'azote proprement dit, imposera un réseau d'essai multilocal important pour progresser sur ce caractère. A moyen terme, l'intérêt du maïs restera bien sa forte valeur énergétique, même s'il est raisonnable de penser que la diminution de sa teneur en MAT peut être enrayée.

A plus long terme, la question d'un autre idéotype de maïs fourrage pourra se poser. A côté des types actuels, il pourrait être envisagé de créer des variétés en ciblant plus fortement sur les caractéristiques

de la valeur alimentaire (digestibilité et teneur en MAT), tout en acceptant de ne plus progresser, voire plutôt de perdre un peu en productivité. Ce nouvel idéotype pourrait avoir une productivité voisine de 15 t/ha, avoir une valeur énergétique approchant 1 UFL/kg et une teneur en MAT au moins égale à 8%. Ce type de plante serait aussi plus économe en eau puisque la consommation d'eau augmente aussi de façon linéaire avec la production de biomasse. L'intérêt de ce type de plante de maïs dépendra aussi du coût des tourteaux de soja ou de celui de protéagineux métropolitains.

Travail présenté aux Journées d'information de l'A.F.P.F.

"Fourrages, protéines et environnement : de nouveaux équilibres à construire",
les 27 et 28 mars 2003.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Barrière Y., Argillier O. (1997) : "In vivo silage feeding value of early maize hybrids released in France between 1958 and 1994", *Euphytica*, 99, 175-182.

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., Gibelin C., Argillier O., Méchin V. (2001) : "Genetic analysis in recombinant inbred lines of early dent forage maize. I – QTL mapping for yield, earliness, starch and crude protein content from per se value and top cross experiments", *Maydica*, 46, 253-266.

Barrière Y., Guillet C., Goffner D., Pichon M. (2003) : "Genetic variation and breeding strategies for improved cell wall digestibility in annual forage crops. A review", *Anim. Research*, in press.

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

Roussel V., Gibelin C., Fontaine A.S., Barrière Y. (2002) : "Genetic analysis in recombinant inbred lines of early dent forage maize. II – QTL mapping for cell wall constituents and cell wall digestibility from per se value and top cross experiments", *Maydica*, 47, 9-20.

SUMMARY

Genetic variation in the protein content of forage maize

A number of convergent observations show that in recent years there has been a tendency for the protein contents of forage maize crops to decrease from about 8 - 9% to values near 6%. The reasons for this are manifold : 1) the increase in dry matter yield of hybrid cultivars leading to a concomitant dilution of protein ; 2) the shift in the genetic bases of the hybrids, leading in certain cases to lower protein contents ; 3) the strong reduction by farmers of their nitrogen fertilizer dressings on the maize crops, possibly creating situations verging on deficiency, especially in the case of water shortage. It seems however that there exists a genetic variation for protein content that is partly independent of dry matter productivity, but it is rather small, amounting to about 1 percentage point. In the future, there could be a new forage maize ideotype, somewhat less productive, but richer in protein, with an energy value approaching 1 UFL (Feed unit for lactation).