

L'amélioration de la qualité du maïs ensilage

L'utilisation du maïs comme plante fourragère pour l'alimentation des ruminants s'est développée en France dans les années 60, grâce à l'apparition des premières variétés précoces et tolérantes aux basses températures. Actuellement, plus de 3 500 000 ha de maïs ensilage sont cultivés dans la moitié nord de l'Europe. Le maïs est en effet 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.

Les premiers maïs ensilage ont été réalisés avec des variétés améliorées pour leur productivité en grain, l'idée selon laquelle un bon maïs grain est aussi un bon maïs ensilage ayant longtemps prévalu. Les programmes de recherche actuels qui visent à améliorer les qualités agronomiques et alimentaires de ces plantes sont basés sur l'exploration des ressources génétiques disponibles.

Le maïs ensilage requiert d'autres caractéristiques génétiques que celles des maïs grain, comme la productivité et la précocité en plante entière, et du point de vue de la valeur alimentaire, la digestibilité et l'ingestibilité, laquelle conditionne autant que la digestibilité les apports énergétiques

aux animaux. De plus, en raison de la répartition des troupeaux en Europe, la tolérance aux températures fraîches a une importance beaucoup plus grande pour les maïs à vocation ensilage que pour nombre de maïs grain demi tardifs ou tardifs. De nouvelles ressources génétiques spécifiques doivent donc être identifiées et introduites. Ainsi, des variétés ont été inscrites avec la mention ensilage à partir de 1986 pour la valeur agronomique, et le seront à partir de l'an prochain en ajoutant une mesure de la valeur alimentaire. Toutefois, les ressources génétiques de bonne valeur alimentaire sont encore peu connues ; il semble même qu'il n'y ait pas de ressources clairement identifiées conduisant à une bonne ingestibilité des hybrides.

• Les ressources génétiques disponibles pour l'amélioration du maïs ensilage

En France, les obtenteurs de variétés de maïs, rassemblés au sein de l'association ProMaïs, et l'INRA, ont réuni et évalué une collection de plus de 1 300 origines qu'ils multiplient et conservent. Néanmoins, parmi les 267 écotypes de maïs présents dans les collections d'origine "française", il n'existe pas de population traditionnelle utilisée seulement en affouragement du bétail.

Une autre ressource très importante réside dans les milliers de lignées obtenues depuis presque 100 ans. Si nombre d'anciens écotypes se sont perdus, on peut cependant recourir à l'utilisation de lignées obtenues dans les populations, en éliminant des tares faisant obstacle à l'utilisation agronomique. La lignée F2, fixée en 1956, est restée présente dans la quasi totalité des hybrides précoces cultivés en grain et ensilage jusqu'aux années 1990. Contrairement aux populations, les ressources lignées sont faciles à maintenir par autofécondation, et leur patrimoine génétique reste stable dans le temps.

Les ressources génétiques pour l'amélioration du maïs ensilage peuvent s'élargir aux espèces interfertiles, 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*, cousin du maïs. 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, rétrocroisé avec du maïs.

Avec l'apparition des techniques de biologie moléculaire et de transgénèse, l'ensemble des génomes de toutes les espèces devient potentiellement ressource génétique du maïs. Les recherches sur les génomes et la conservation de la synténie chez différentes espèces, notamment la plante

modèle *Arabidopsis thaliana* et les graminées, vont élargir le champ de la diversité génétique disponible pour l'amélioration du maïs ensilage, et l'efficacité de son utilisation. La connaissance des gènes et de leurs fonctions chez les espèces modèles pourra être transposée au maïs, en particulier pour ce qui concerne la lignification et ses conséquences sur la digestibilité. En parallèle, des approches QTL, qui relient une zone chromosomique précise à un caractère, permettront de définir, puis de transférer plus rapidement et efficacement, ces zones issues de ressources génétiques, et elles seulement, dans des lignées en sélection.

• Stratégie d'utilisation des ressources génétiques pour la création de maïs fourrages élités

Au cours d'une création de lignées pour l'obtention d'hybrides élités, les ressources génétiques ne peuvent pas être utilisées à l'état brut. En effet, le croisement d'une lignée entrant dans un hybride de haut niveau avec une ressource génétique apportant un caractère nouveau conduit systématiquement à des descendance de faible niveau, inutilisables pour la fabrication d'un nouvel hybride élite, même si le caractère recherché est bien présent dans les descendance. Une qualité spécifique mise en évidence dans un écotype doit pouvoir être transférée au matériel élite, sans association de caractères défavorables, ni dépréciation du matériel élite. Le sélectionneur doit donc construire la ressource génétique "utile" : ce sera une famille de descendance

en rétrocroisements sur un ou des parents récurrents, avec sélection, pour restaurer les liaisons favorables entre les gènes. Différents cycles successifs de sélection généalogique récurrente, en croisement entre ces 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 ressources génétiques directement utiles à la sélection. Dans cette optique, les lignées élités constituent naturellement un réservoir de choix pour l'amélioration des lignées élités.

L'utilisation de la diversité présente dans les lignées élités à grain denté demi-tardives débute. Des progrès notables sont à attendre d'un remodelage et d'une diversification des groupes d'aptitude à la combinaison utilisés pour les maïs ensilage précoces, en particulier en les introgressant de matériel denté demi-tardif ou tardif.

• Exploiter les ressources génétiques pour l'amélioration du maïs fourrage

À leurs objectifs de sélection "agronomiques" (productivité, précocité, résistance à la verse et aux parasites, valeur alimentaire), les obtenteurs de maïs fourrage doivent maintenant ajouter des objectifs liés aux demandes socio-économiques actuelles des éleveurs (réduction des coûts en intrants, meilleur prélèvement ou valorisation de l'eau et de l'azote

disponibles, amélioration des conditions de travail, compatibilité avec des primes en diminution) et de l'ensemble de la population (préservation de l'environnement, production de lait et de viande de qualité, contribution à l'occupation de l'ensemble de l'espace rural). Il faut alors définir quelles ressources génétiques permettront d'atteindre cet objectif de stabilité de la productivité à un niveau élevé dans des génotypes de maïs rustiques à forte valeur alimentaire.

L'amélioration de la productivité

Les très importants progrès réalisés au cours des 12 années de fonctionnement du réseau CTPS ensilage (1986-1998) illustrent la pertinence d'une approche de sélection essentiellement fondée sur des croisements de lignées élités en sélection généalogique récurrente. Estimé ainsi à partir des meilleures variétés inscrites avec la mention ensilage, le potentiel de production de biomasse des hybrides a augmenté durant cette période de 0,19 t/ha/an, pour être ainsi proche de 19 t/ha, avec une teneur en matière sèche voisine de 30 %. Une nouvelle amélioration de la productivité est envisageable, puisque sa valeur actuelle est nettement inférieure à la limite théorique de l'espèce, liée aux possibilités d'interception et de conversion de l'énergie lumineuse.

La tolérance aux stress

D'un point de vue physiologique, le progrès génétique réalisé au cours des dernières décennies a, en fait, permis d'accumuler des

systèmes génétiques de résistance aux stress qui permettent aux plantes de mieux se développer ou de se maintenir en conditions défavorables. Des chercheurs canadiens ont montré que les variétés récentes sont plus rustiques que les variétés plus anciennes, avec une supériorité d'autant plus nette que les conditions de milieu sont plus difficiles. Les ressources génétiques pour la rusticité sont donc à rechercher autant dans le matériel le plus moderne que dans des écotypes locaux, et cela à condition de définir des cribles qui permettent de les trier. Le marquage des caractères sera sans doute un outil indispensable, dont la limite sera l'importance des relations d'épistasie (effets d'interaction entre gènes non homologues).

La résistance au stress hydrique

La tolérance au stress hydrique fait partie des critères implicites de sélection du maïs ensilage, comme facteur du rendement et de sa régularité. La prise en compte plus explicite de cette tolérance est possible par une approche de la variabilité génétique de la morphologie et de la croissance du système racinaire. Le sorgho, qui est plus apte à prélever l'eau et l'azote du sol, a aussi un système racinaire plus développé que celui du maïs, mais son potentiel de production de biomasse aérienne est sans doute inférieur, et surtout sa sensibilité au froid exclut complètement sa culture dans la moitié nord de l'Europe. Sur ce dernier point, il en est probablement de même de beaucoup de téosintes. La variabilité de l'absorption de l'azote, enjeu important de la maîtrise des pollutions, se rattache sans doute autant à la variabilité de la croissance racinaire et à

l'aptitude à trouver l'eau, qu'à une variabilité intrinsèque des capacités d'absorption de la plante. Des ressources génétiques pour des caractéristiques racinaires existent chez les maïs précoces, et significativement chez les maïs tardifs, et la sélection est efficace, mais les conséquences en terme de rusticité et de caractéristiques physiologiques sont encore très peu connues.

La tolérance aux basses températures

Le principal facteur limitant la production de maïs précoces cultivés dans la moitié nord de l'Europe est leur capacité insuffisante à croître à des températures fraîches, ce qui conduit à la fois à des semis de milieu de printemps, et à une croissance lente des plantes en début de végétation ; la surface foliaire est alors insuffisante et décalée par rapport à la répartition du rayonnement au cours de la saison. La tolérance aux basses températures concerne aussi l'aptitude des plantes à retrouver rapidement des capacités photosynthétiques après un stress froid. Des semis plus précoces permettraient également une floraison plus précoce, à une période de moindre risque de stress hydrique, et fiabiliseraient les prélèvements d'azote par la culture en stabilisant la productivité.

Si les sources de variabilité pour la tolérance aux basses températures ont d'abord été trouvées dans les maïs à grain corné d'origine européenne (lignées F7 et F2 de la population Lacaune, Pyrénées), l'amélioration de la tolérance au froid des maïs ensilage précoces de la moitié nord de l'Europe devra faire appel à d'autres ressources génétiques. Ainsi, certains

écotypes tropicaux d'altitude, originaires, entre autres, des hauts plateaux andins (2-3 000 m), ont en conditions froides une levée plus rapide, un système foliaire mieux et plus rapidement développé et une production de matière sèche en fin de cycle plus importante. En revanche, ces ressources ont des défauts majeurs : sensibilité à la photopériode, protandrie (floraison mâle intervenant avant la floraison femelle), sensibilité aux maladies comme le charbon, verse en végétation, et un niveau de productivité à améliorer. Là encore, la construction de ressources génétiques tolérantes au froid est nécessaire, avec le rétrocroisement assisté par marqueurs des QTL ou des allèles les plus favorables dans différentes lignées élites, et sans doute sélection et intercroisement pour restaurer les relations épistatiques.

L'amélioration de la valeur alimentaire

Le maïs n'ayant été longtemps sélectionné que sur son aptitude à la production de grains, il y a en fait autour de la valeur énergétique du maïs ensilage de référence (0,90 UFL/kg en conditions normales de végétation), une grande variabilité liée à l'hybride. Selon les génotypes, les valeurs énergétiques sont ainsi comprises entre 0,79 et 0,95 UFL/kg et entre deux hybrides de maïs ensilés l'écart de production de lait peut atteindre 3 kg/vache/jour. De plus, en comparant dans un même lieu la valeur énergétique moyenne des hybrides utilisés pour construire les tables d'alimentation des ruminants (0,926 UFL), à celle des hybrides inscrits depuis 1989 (0,878 UFL), la diminution de valeur moyenne entre les hybrides des générations

1970 et 1990 peut donc être estimée à 0,048 UFL/kg, ce qui représente environ 1,7 kg de lait aux normes pour des vaches laitières recevant une alimentation classique à base d'ensilage de maïs. Ceci est la conséquence d'une absence de tri pour la valeur alimentaire, et d'une pression de sélection intense pour la résistance à la casse des tiges à maturité ou surmaturité du grain. Hormis un petit nombre de lignées, les ressources génétiques de bonne digestibilité ne sont pas bien connues. La bonne liaison entre la valeur propre du matériel pour la digestibilité de la fraction "parois" et sa valeur en combinaison hybride permet un premier tri peu coûteux sur de grands effectifs, soit sur des collections de lignées, soit sur d'anciennes populations de pays. La compréhension au niveau physiologique de ce qui fait la digestibilité d'une paroi végétale de maïs est indispensable aux progrès futurs, en particulier parce que les ressources de bonne valeur alimentaire s'avèrent sou-

vent sensibles à la verse et, de plus, de faible productivité. Là encore, les progrès dans la connaissance de la génétique de la lignification et de la mise en place des parois végétales permettront de définir les gènes à rechercher et à rétrocroiser. Les ressources génétiques de bonne ingestibilité sont pratiquement inconnues, ce caractère n'ayant été mis en évidence que sur un nombre très limité d'hybrides, avec des essais sur vaches laitières en production. Des critères *in vitro* prédictifs de l'ingestibilité sont à l'étude, préalable indispensable à toute recherche des ressources génétiques sur de grands effectifs.

En dépit des craintes que l'on pouvait avoir du fait 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 devraient conforter cette évolution en permettant de répondre au plus près aux objectifs de sélection du maïs, associant une bonne valeur alimentaire et une meilleure valorisation des intrants.

POUR EN SAVOIR PLUS :

GALLAIS A., BANNEROT H., éd., 1992, Amélioration des espèces végétales cultivées. Objectifs et critères de sélection, INRA Editions

BARRE Y., ANGELLOU O., EMILE J.C., MICHALET-DOREAU B., CHAMPION M., HÉBERT G., GUINGO E., GIAUFFRET C., 1997, "Idéotype maïs ensilage et nutrition des ruminants", Fourrages, 171-189

INRA Poitou-Charentes : Laboratoire de Génétique et d'amélioration des plantes fourragères, Lusignan

Contact : Cécile Tournu - Responsable Communication
Tél : 05 49 55 60 00 - Fax : 05 49 55 60 03