

Le maïs

Jean-Leu Marchand, Julien Berthaud, Benoît Clerget,
Jacques Dintinger, Bernard Reynaud, Jean-Luc Dzido

Le maïs est la céréale dont la zone de culture est la plus vaste. Elle s'étend sur 132 millions d'hectares de la latitude 40° sud, en Argentine et en Afrique du Sud, à la latitude 58° nord, au Canada. Dans les Andes, elle culmine à 4 000 mètres d'altitude.

C'est, après le blé et le riz, la culture la plus importante pour l'alimentation, directe ou indirecte, de l'homme. Sa production mondiale s'élève à environ 500 millions de tonnes par an. Avec plus de 45 % de cette production, les Etats-Unis se placent au premier rang des pays producteurs.

Si on note, sur les dix dernières années, une tendance à la stagnation de la production dans les pays industrialisés, les pays en développement, et en particulier ceux d'Asie, enregistrent une progression rapide de leur production. La Chine représente actuellement 20 % de la production mondiale et des pays comme l'Indonésie et les Philippines connaissent une croissance annuelle de leur production supérieure à 4 %. En Amérique latine (10 à 15 % de la production mondiale) et en Afrique subsaharienne (5 à 7 % de la production mondiale), la tendance est également à la croissance. Sur l'ensemble des pays en développement, l'augmentation de la production est due essentiellement à l'extension des surfaces cultivées, les gains de rendement restant très modestes. Le maïs se diffuse notamment dans des zones ou dans des

rotations nouvelles — en substitution du sorgho dans les savanes d'Afrique de l'Ouest, comme culture d'hivernage dans certaines régions de l'Inde.

Les échanges internationaux de maïs se situent entre 55 et 65 millions de tonnes. Après le retrait du marché de l'Union européenne, devenue quasi autosuffisante, et des pays de l'ex-URSS, confrontés à une pénurie de devises, ce sont désormais les pays asiatiques industrialisés (Japon, Corée, Taiwan) ou en voie de l'être (Malaisie, Indonésie) qui animent la demande par leurs besoins accrus d'aliments pour le bétail. Les Etats-Unis assurent 60 à 75 % des exportations mondiales.

Les utilisations du maïs sont nettement différenciées en fonction du niveau économique des pays. Dans les pays à faible revenu, le maïs est surtout réservé à la consommation humaine directe, sous forme d'épis immatures, de farine ou de semoules. En revanche, il constitue une matière première pour l'alimentation du bétail, l'industrie de la semoule et celle de l'amidon dans les pays développés. Cette dernière est en pleine expansion en Europe et aux Etats-Unis, où elle représente déjà près de 20 % des utilisations domestiques. Ses débouchés sont très diversifiés : produits alimentaires (isoglucose, pectines), chimiques (biocarburants, plastiques), pharmaceutiques, textiles, papetiers.

Le maïs est depuis longtemps l'objet d'une sélection active. Dans les pays tempérés, l'amélioration variétale, qui vise la création d'hybrides, est menée par des établissements publics, comme l'INRA en France, et de très nombreuses sociétés privées. Pioneer, Sandoz Seeds et Limagrain dominent le marché mondial des semences de maïs. Les deux premières interviennent également en milieu tropical, à côté de sociétés le plus souvent nationales comme au Brésil, en Afrique du Sud et dans les pays d'Afrique de l'Est.

A l'échelle internationale, le CIMMYT (Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo), dont la vocation est mondiale, et l'IITA (International Institute of Tropical Agriculture), dont les activités se limitent à l'Afrique de l'Ouest, conduisent d'importants travaux de création variétale, offrant à la fois des variétés à pollinisation libre et des hybrides.

Dans les pays tropicaux, les organismes de recherche agronomique se fixent le plus souvent des objectifs nationaux, ou régionaux dans le cadre de réseaux. Deux organismes français poursuivent des recherches sur les maïs tropicaux : l'ORSTOM et le CIRAD. Le premier travaille sur le transfert de l'apomixie, le second sur les résistances variétales et la qualité du grain.

L'organisation évolutive

Les formes cultivées

Le maïs, *Zea mays*, est une céréale herbacée annuelle, à tallage faible à nul, de la famille des poacées (planche XVII, 1 et 3). Il est vraisemblablement originaire d'Amérique centrale. Comme la plupart des poacées tropicales, il présente

un métabolisme photosynthétique de type C_4 , qui confère à la plante une efficacité supérieure à celle des poacées tempérées dans la conversion de l'énergie lumineuse (GALLAIS, 1984 ; GAY, 1984). C'est une plante de jours courts, dont les variétés tropicales sont souvent photopériodiques. Ce caractère, oligogénique, a pu être éliminé lors de l'adaptation de l'espèce aux latitudes tempérées.

Le maïs est une plante monoïque. Il porte deux types d'inflorescence : les fleurs mâles, groupées sur la panicule terminale ramifiée, et les fleurs femelles, associées sur un ou quelques épis insérés à l'aisselle des feuilles. Bien que le maïs soit autofertile, l'allogamie est prépondérante, et atteint 95 %. Elle résulte de la monoécie et de la protandrie de la plante.

La forte allogamie du maïs entraîne la présence d'un lourd fardeau génétique dans les populations non sélectionnées, à l'origine d'une importante dépression de consanguinité et d'une forte vigueur hybride corrélative. Les hybrides entre lignées homozygotes sont de 200 à 300 % supérieurs à leurs parents (HALLAUER et MIRANDA, 1981).

LA VARIABILITÉ AGROMORPHOLOGIQUE

Le maïs présente une large diversité agromorphologique. Son cycle du semis à la maturité varie de deux à onze mois, le nombre de ses feuilles de 8 à 48, la hauteur de sa tige de 0,6 à 6 mètres. Certaines variétés produisent plus de quatorze talles par plante. L'épi, long de 2,5 à 30 centimètres, peut comporter huit à plus de vingt rangées de grains (planche XVII, 1). La couleur des grains va du blanc au noir, en passant par le jaune, l'orange, le rouge, le vert et le bleu. Les rendements moyens sont de l'ordre de 0,5 tonne par hectare dans les zones défavorables, mais atteignent plus de 12 tonnes par hectare dans les plaines du Middle West américain, le record mondial étant de 25 tonnes par hectare. Malgré cette diversité, toutes les variétés de maïs appartiennent à la même espèce et sont interfertiles.

Le maïs possède une plasticité adaptative remarquable, qui, associée à un potentiel de production supérieur à celui des autres céréales, explique son succès dans les pays développés. Après les Etats-Unis, il a conquis de vastes étendues en Europe, et progresse à présent fortement en Asie, où il contribue de plus en plus à l'alimentation animale.

LA VARIABILITÉ GÉNÉTIQUE

Le maïs est l'espèce végétale dont la génétique est la mieux connue ; il est en effet aisé d'y réaliser des fécondations contrôlées. Il a fait l'objet d'études génétiques approfondies, qui se fondent sur les nombreux outils développés dans ce domaine.

Un millier de locus contrôlant des caractères qualitatifs y ont été analysés, dont 575 sont rigoureusement déterminés et cartographiés. Dans le domaine de la cytogénétique, on a étudié les nœuds chromatidiens, la présence d'un chromosome 10 anormal et celle de chromosomes B surnuméraires. Une cen-

taine de translocations entre les chromosomes A et B ainsi que plus d'un millier de translocations réciproques A-A ont été cartographiées. Les marqueurs moléculaires ont été largement utilisés. On a ainsi identifié plus de 70 marqueurs enzymatiques polymorphes et établi plusieurs cartes génomiques grâce aux RFLP. Avec environ 1 200 sondes pour un génome de 2 200 centimorgans, la carte du maïs est quasiment saturée et révèle un fort polymorphisme. D'autres marqueurs, tels les RAPD, les AFLP et les microsatellites, sont également abondamment employés. Ces études montrent que le maïs est vraisemblablement un allotétraploïde avec $n = 2 \times 5$ (HELENTJARIS, 1995).

LA STRUCTURATION DE LA VARIABILITÉ

Les variétés tropicales sont très nombreuses. Elles sont conservées par le CIMMYT, dont la collection compte environ 15 000 accessions. Leur classification en races a fait l'objet d'une série de travaux depuis le début du siècle. GOODMAN et BIRD (1977), à partir de 12 000 accessions provenant d'Amérique latine, ont identifié, sur des critères essentiellement morphologiques, 250 races regroupées en 14 complexes raciaux. Ils ont établi que les races d'Amérique du Nord et des autres continents étaient toutes issues des maïs d'Amérique latine (figure 1), dont elles se sont différenciées du fait des nouvelles combinaisons et des sélections réalisées. Les races nord-américaines sont bien décrites et sont regroupées en 10 complexes raciaux. Pour les autres continents, ce travail reste à effectuer.

L'exploitation de la variabilité des maïs tropicaux n'a pas été aussi intense que pour les maïs tempérés. D'après GOODMAN et BROWN (1988), les sources variétales les plus intéressantes sont les dentés mexicains, les Tusón, les cornés tropicaux côtiers, les cornés cubains et Cateto, les Chandelle, les jaunes haïtiens, la variété ETO et les Suwan 1 et 2. Les données sur l'aptitude à la combinaison des races tropicales sont très partielles ; jusqu'à présent, les hybrides ETO \times Tuxpeño se sont révélés les meilleurs.

Les espèces sauvages apparentées

Le genre *Zea* renferme des espèces annuelles et pérennes originaires du Mexique et d'Amérique centrale. Il comprend des formes sauvages, les téosintes, et une forme cultivée, le maïs. Le genre *Tripsacum* comprend de nombreuses espèces sauvages dont le centre de diversité se situe au Mexique et au Guatemala. C'est un parent éloigné du maïs.

LES TÉOSINTES ET L'ORIGINE DU MAÏS

Les téosintes se rencontrent encore au Mexique et au Guatemala. Leur étude taxonomique la plus récente a été réalisée par ILTIS et DOEBLEY (1980) et par DOEBLEY (1990a, 1990b). Elle distingue, au sein du genre, quatre espèces, dont l'une, *Zea mays*, est elle-même divisée en quatre sous-espèces (figure 2).

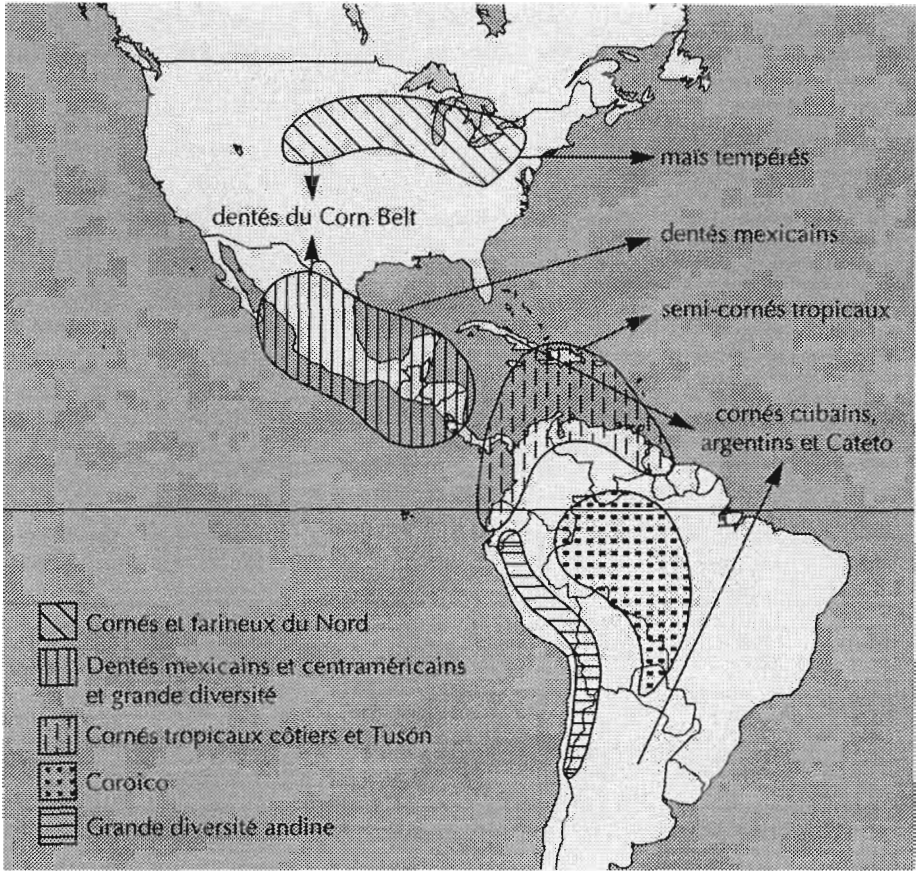


Figure 1. Groupes de races de maïs d'importance économique mondiale, d'après GOODMAN et BROWN (1988).

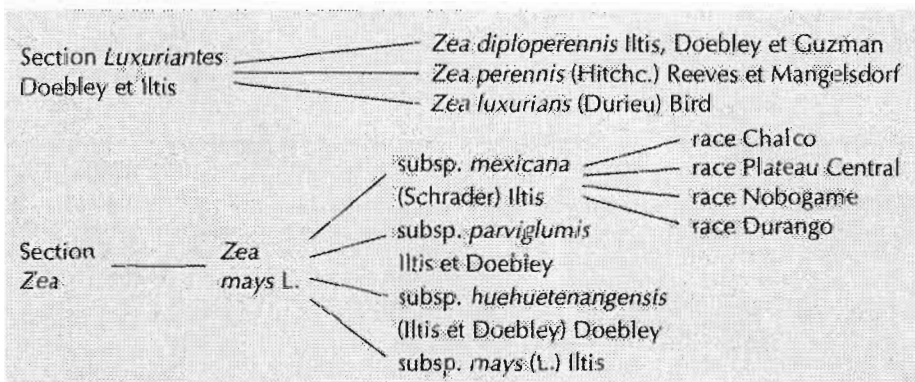


Figure 2. Taxonomie du genre Zea, d'après ILTIS et DOEBLEY (1980) et DOEBLEY (1990a, 1990b).

Parmi celles-ci, la sous-espèce annuelle *Z. mays* subsp. *parviglumis* est considérée comme l'ancêtre le plus probable du maïs, *Z. mays* subsp. *mays* (DOEBLEY *et al.*, 1987 ; DOEBLEY, 1990a). Un certain nombre de données plaide en faveur de cette hypothèse. Cette sous-espèce est, en effet, la plus proche génétiquement du maïs comme le montrent les analyses des isoenzymes et de l'ADN chloroplastique. De plus, elle se rencontre généralement dans des zones éloignées des champs de maïs, ce qui rend les hybridations rares entre ce téosinte et le maïs et discrédite la thèse d'une ressemblance due à des introgressions entre les deux sous-espèces.

Les autres sous-espèces et races de téosintes se rencontrent uniquement à l'intérieur des champs, où elles prolifèrent comme adventices — c'est le cas de la race Chalco — ou à la fois dans des zones cultivées et dans des zones non cultivées — comme la race Plateau Central.

Les hybridations entre le maïs et les téosintes sont fréquentes dans la région de Chalco au Mexique, où il est courant de trouver des hybrides F_1 dans les champs de maïs où pousse le téosinte (WILKES, 1967). Cependant, les études isoenzymatiques réalisées par DOEBLEY *et al.* (1987) prouvent que, dans cette région, les deux plantes sont génétiquement bien individualisées. KATO (1984), à partir de l'observation des nœuds de chromatine, arrive à la même conclusion. Les conséquences de ces hybridations sur les relations génétiques entre le maïs et les téosintes restent à élucider.

La conservation des ressources génétiques que constituent les téosintes est actuellement assurée *ex situ*, au sein de banques de gènes, par l'INIFAP (Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias), au Pérou, et par le CIMMYT, au Mexique. Leur conservation *in situ* serait particulièrement intéressante ; la plupart des sites où poussent les téosintes sont déjà répertoriés (SANCHEZ *et al.*, 1995).

LES *TRIPSACUM*

Le genre *Tripsacum* comprend des espèces diploïdes, qui se reproduisent par voie sexuée, et des espèces polyploïdes, qui se reproduisent par apomixie. Les analyses génétiques montrent qu'il existe des formes ancestrales bien différenciées, en général diploïdes (BARRE, 1995). Les formes polyploïdes sont souvent des hybrides, simples ou complexes, entre ces formes ancestrales. Chaque population de polyploïdes reproduits par apomixie est constituée de plusieurs clones — une vingtaine dans les populations les plus diversifiées. Dans le genre *Tripsacum*, l'apomixie contribue donc au maintien de la diversité génétique.

Les espèces de *Tripsacum* occupent des milieux très divers, généralement perturbés, mais bénéficiant d'un fort éclaircissement. On les trouve à l'état spontané sur le continent américain, de 42° de latitude nord à 24° de latitude sud, à des altitudes variant de 0 à 2 600 mètres. Leur répartition géographique n'est pas liée à leur niveau de ploïdie ; des formes diploïdes et des formes polyploïdes cohabitent fréquemment dans une même région. Bien que très répandus sur le

continent américain, les *Tripsacum* ne sont pas des plantes communes. Leurs populations sont de taille variable, et leurs capacités à coloniser le milieu relativement faibles. Ce sont, de plus, des plantes très sensibles au pâturage, qui risquent de disparaître de certaines régions avec l'introduction de nouvelles techniques d'élevage. Leur conservation *ex situ* a été entreprise, dans le cadre d'un projet du CIMMYT et de l'ORSTOM, au Mexique, où une collection de 150 populations mexicaines a été établie en champ.

Jusqu'à présent, l'utilisation des *Tripsacum* comme ressources génétiques pour l'amélioration du maïs a été extrêmement réduite. Avec la mise en place de cette collection et l'aide des marqueurs moléculaires, il devient possible de repérer systématiquement les caractères intéressants présents au sein de ce genre et d'organiser leur transfert vers le maïs.

La domestication et la dispersion du maïs

Le maïs est cultivé depuis des millénaires en Amérique centrale, comme l'attestent les grains trouvés au Mexique. Il aurait été domestiqué dans la région centrale du Mexique à partir du téosinte local. Au sein des races d'Amérique latine, MANGELSDORF (1974) identifie six formes ancestrales de maïs survivantes (tableau 1). Le processus de domestication se serait donc produit plusieurs fois ou aurait rapidement divergé en différentes descendance, éventuellement sous l'effet de nouveaux croisements avec le téosinte.

A partir de ce centre d'origine, la culture du maïs s'est propagée sur l'ensemble du continent américain, des Andes au Canada, puis à partir du *xvi*^e siècle sur tous les continents, en zone tropicale comme en zone tempérée. Sa présence est signalée au *xvi*^e siècle en Méditerranée, en Asie et dans le golfe de Guinée, et au *xvii*^e siècle dans la région soudanienne africaine. En Europe, la culture du maïs est restée limitée aux régions méridionales jusqu'en 1965 ; elle se développe alors vers le nord, principalement en France, grâce à la création d'hybrides précoces à haut rendement.

Tableau 1. Les six formes ancestrales survivantes à l'origine de toutes les formes de maïs, d'après MANGELSDORF (1974).

Palomero-Toluqueño, maïs pop mexicain à grain pointu
 Complexe Chapalote-Nal-Tel du Mexique
 Pira Naranja de Colombie, l'ancêtre du maïs corné à albumen orangé
 Confitte Morocho du Pérou, l'ancêtre des maïs à huit rangs
 Chullpi du Pérou, l'ancêtre de tous les maïs sucrés et des formes à grains farineux et à épis globulaires
 Kullu, maïs coloré péruvien, l'ancêtre de toutes les races associant la coloration du péricarpe et de l'aleurone

L'amélioration variétale

Les types variétaux

En zone tropicale, le maïs est cultivé dans des conditions écologiques et socio-économiques très diversifiées. Son utilisation alimentaire traditionnelle exige, de plus, que le produit corresponde aux préparations culinaires et aux goûts des différents consommateurs.

Pour répondre à cette diversité de situations, il est nécessaire de disposer d'une gamme de variétés. Celles-ci doivent être adaptées aux différents niveaux d'intensification pratiqués : culture extensive destinée à l'autoconsommation, culture intensive commerciale, culture semi-intensive. Elles doivent être capables de produire dans des milieux très variables — la stabilité du rendement prime souvent sur la productivité. Elles doivent, enfin, être appréciées des utilisateurs : le type et la couleur du grain, les qualités de mouture et de conservation sont des critères essentiels.

LES ÉCOTYPES

Le maïs, en raison de son mode de reproduction, a été soumis à une sélection massale dès les débuts de sa domestication. Les agriculteurs choisissaient à chaque saison les plus beaux épis pour ensemercer leur champ à la saison suivante. Cette pratique est encore aujourd'hui la plus courante en zone tropicale. Les écotypes en sont issus. Ils sont largement utilisés en agriculture traditionnelle extensive. Ils constituent la meilleure formule pour des rendements inférieurs à 2 tonnes par hectare.

LES HYBRIDES

Au début du xx^e siècle, d'autres méthodes de sélection sont mises au point. La méthode d'autofécondation et d'hybridation voit le jour aux États-Unis : après plusieurs générations d'autofécondations aboutissant à la création de lignées pures, les meilleures de ces lignées sont croisées entre elles pour produire un hybride qui est ensuite diffusé. Les hybrides sont réservés à la culture intensive avec intrants, où ils peuvent le mieux exprimer leurs potentialités. Les pays développés et la Chine cultivent aujourd'hui uniquement des hybrides. Le Brésil et les pays d'Asie du Sud-Est et d'Afrique de l'Est y ont largement recours.

LES VARIÉTÉS AMÉLIORÉES À FÉCONDATION LIBRE

Entre la simple sélection massale et la création directe d'hybrides, la sélection récurrente se développe aux États-Unis à partir des années 60. Complétée par la technique de création de composites mise au point au Kenya, elle permet de rassembler une variabilité génétique importante et de sélectionner progressivement pour améliorer de nombreux caractères tout en conservant une bonne part de cette variabilité. Elle est considérée, dans les pays tempérés, comme un

moyen de créer de meilleures lignées entrant dans les formules hybrides. Dans les pays tropicaux, elle est actuellement largement employée sous l'impulsion du CIMMYT. Elle permet de créer des variétés améliorées à pollinisation libre, alliant des potentialités de rendement élevées (plus de 9 tonnes par hectare), des qualités agronomiques et la résistance aux contraintes biotiques et abiotiques, particulièrement importantes en zone tropicale. Les variétés issues de la sélection récurrente conviennent pour des systèmes à intensification moyenne, du type de ceux qui sont pratiqués en zone cotonnière africaine, où les rendements visés vont de 2 à 5 tonnes par hectare.

Ces trois types variétaux seront encore longtemps utilisés en milieu tropical, même si on observe une progression des variétés améliorées et des hybrides au détriment des écotypes.

Les objectifs de sélection

Les objectifs de la sélection du maïs en zone tropicale sont de trois ordres : créer des potentialités de rendement adéquates, permettre leur expression dans des milieux variés et variables et produire des grains de qualité adaptés à leurs différents usages (tableau 2).

Tableau 2. Principaux objectifs de sélection des maïs tropicaux.

| Objectifs de sélection | Critères |
|---|--|
| Création des potentialités de rendement nécessaires | |
| Expression de ces potentialités | <ul style="list-style-type: none"> Durée du cycle adaptée Taille réduite Résistance à la verse et à la casse Stabilité du rendement et prolificité Résistances ou tolérances <ul style="list-style-type: none"> • aux maladies (champignons, bactéries, virus) • aux insectes des tiges et des épis • au striga • à la sécheresse • à l'acidité et à la toxicité aluminique Meilleure utilisation de l'azote |
| Qualité du grain | <ul style="list-style-type: none"> Meilleur équilibre protéique (gène <i>opaque-2</i>) Adaptation aux demandes des utilisateurs (texture, dureté) Adaptation à des usages particuliers (maïs doux, pop) Résistance aux charançons |

Les méthodes d'amélioration génétique

Le maïs est une plante naturellement allogame. Il y a donc, pour chaque plante, une forte hétérozygotie, et le génome du maïs s'est adapté à cet état. On peut facilement croiser le maïs, mais aussi l'autoféconder, avec cependant une forte dépression de consanguinité qui interdit l'utilisation directe de lignées homozygotes. Ces particularités permettent un large choix de méthodes d'amélioration, qui visent toutes à conserver ou à restaurer l'hétérozygotie. L'amélioration du maïs tropical se fonde sur une variabilité génétique préexistante, naturelle ou induite. Elle utilise trois méthodes, séparément, successivement ou conjointement : la sélection généalogique et l'hybridation, la sélection récurrente et le rétrocroisement. Elle bénéficie, enfin, des apports des biotechnologies, largement développées chez cette espèce.

LA CRÉATION DE VARIABILITÉ

La création de variabilité est un préalable à l'amélioration des écotypes locaux tropicaux. Chacun d'eux recèle en effet une variabilité insuffisante, qui a voué à l'échec toutes les tentatives directes d'amélioration. Trois méthodes ont été utilisées pour accroître cette variabilité.

Le mélange mécanique de semences de différents écotypes a été testé. Il ne suffit pas à créer une nouvelle variabilité, du fait de forts déséquilibres de liaison.

Le croisement interspécifique a été tenté avec les téosintes et *Tripsacum*. Dans le premier cas, le croisement est aisé, mais peu utilisé jusqu'à présent. Dans le second cas, l'hybridation est plus difficile, mais en cours d'exploitation.

Le brassage des variétés a été mis au point au Kenya dans les années 60. Il vise à créer un composite. La technique consiste à semer une ou deux lignes de chaque variété devant entrer dans sa composition — lignes dont les plantes seront castrées — et de les faire alterner avec des lignes de mâles composées du mélange mécanique de toutes les variétés. Seules les lignes de femelles sont récoltées pour le brassage suivant. Après au minimum trois brassages suivis d'une génération de pollinisation libre, on obtient un composite qui n'est pas la simple addition des variétés constitutives. Cette technique permet, en effet, de briser les liaisons génétiques existant dans les variétés de départ, et favorise donc les recombinaisons originales. Elle a été, et est toujours, largement utilisée avec succès, par le CIMMYT, l'IITA, le CIRAD (MARCHAND, 1977) et la plupart des centres nationaux de recherche agronomique, pour créer la variabilité génétique nécessaire à tout travail de sélection, mais aussi pour conserver cette variabilité sous une forme plus maniable.

LES MÉTHODES ACTUELLES D'AMÉLIORATION VARIÉTALE

La sélection récurrente

Les différentes techniques de sélection récurrente — de la plus simple, la sélection massale, à la plus complexe, la sélection récurrente réciproque —

ont toutes les mêmes caractéristiques fondamentales. Ce sont des techniques non généalogiques, car chaque cycle de sélection se termine par le brassage des génotypes retenus. Elles opèrent par cycles successifs de sélection, donc avec une accumulation de gènes favorables. Elles exploitent plutôt, mais pas seulement, les effets génétiques additifs, donc fixables. Elles débouchent sur des pools améliorés, source et moyen de gérer la variabilité génétique en pays tempérés, mais aussi, et surtout, source de variétés à pollinisation libre proposées au développement en pays tropicaux.

Les nombreuses techniques existantes, décrites par MARCHAND (1975) — sélection massale, sur S_1 , demi-frère, plein frère, réciproque —, qui ont chacune leurs avantages et leurs inconvénients, peuvent être employées séparément, successivement ou conjointement.

La sélection récurrente est aujourd'hui très largement appliquée dans les pays tropicaux, en premier lieu par le CIMMYT, qui, depuis plus de vingt ans, en a fait la base de ses sélections. Le CIRAD et la plupart des centres nationaux de recherche agronomique y ont largement recours.

Ses avantages, par rapport à la méthode d'autofécondation et d'hybridation, sont nombreux. Du point de vue génétique, la sélection récurrente permet d'exploiter la variance additive, et n'empêche nullement, ensuite, de travailler les effets d'hétérosis. Elle donne des plus-values stables. Sur le plan pratique, elle est plus simple et demande moins de moyens que la création d'hybrides. De plus, à rendement final égal, elle aboutit plus vite à un matériel vulgari-sable que l'hybridation. Enfin, en termes économiques, la sélection récurrente permet de vulgariser un matériel végétal non hybride, utilisable en générations avancées. Elle permet aussi, et c'est un avantage précieux dans les pays où la recherche agronomique est encore peu développée, d'offrir régulièrement des variétés plus élaborées que celles du cycle précédent, alors qu'avec l'hybridation il faut attendre la fin du programme pour proposer un nouvel hybride.

Ces avantages la feront préférer dans les régions où la recherche doit rapidement fournir des variétés améliorées et dans les régions où la vulgarisation de semences hybrides est encore délicate. Ce sont des cas fréquents en zone tropicale.

La sélection généalogique et l'hybridation

La création d'hybrides repose sur l'obtention de lignées homozygotes, par autofécondations successives et par sélection entre et à l'intérieur des familles, puis sur le croisement de ces lignées pour revenir à un niveau d'hétérozygotie élevé.

Les techniques utilisées ont été décrites pour la création d'hybrides en pays tempérés (DEMARLY, 1977; SPRAGUE et DUDLEY, 1988). Elles s'appliquent également aux hybrides tropicaux avec cependant quelques différences. La notion de groupe hétérotique est peu utilisée, ces groupes n'étant pas nettement

définis dans le matériel tropical. Contrairement aux pays tempérés, où la règle est actuellement de diffuser des hybrides simples, en milieu tropical, on propose divers types d'hybrides : hybrides classiques doubles ou trois-voies, hybrides entre lignées peu fixées (S_2 ou S_3) ce qui permet une vulgarisation plus rapide, hybrides complexes, résultant du croisement entre une variété adaptée, généralement locale, et une ou plusieurs lignées, souvent introduites (MARCHAND, 1983), et, même, hybrides intervariétaux, moins intéressants depuis que les variétés améliorées existent. L'utilisation d'hybrides en F_2 a parfois été encouragée. Cette pratique est à proscrire, car elle s'accompagne d'une chute de rendement de 20 à 50 %, qui enlève tout intérêt à l'hybride.

L'hybridation et la sélection récurrente exploitent des effets génétiques différents et visent des objectifs distincts. Elles sont aussi efficaces l'une que l'autre dans leurs domaines respectifs. Elles sont, de plus, complémentaires, la sélection récurrente permettant, dans un premier temps, d'obtenir une amélioration stable des variétés travaillées, la sélection généalogique bénéficiant ensuite de ces géniteurs améliorés pour la création de lignées vigoureuses, prêtes à entrer dans un programme de création d'hybrides.

Le rétrocroisement

Le rétrocroisement sert à transférer un caractère particulier dans une variété intéressante qui ne le possède pas. La descendance F_2 entre la variété receveuse et la variété donnant le caractère est soumise à un criblage pour choisir les plantes possédant ce caractère. Celles-ci sont recroisées avec la variété receveuse : c'est le rétrocroisement ou croisement de retour. Après plusieurs rétrocroisements — leur nombre sera d'autant plus élevé que l'on veut se rapprocher de la forme de départ —, on tend vers la variété de départ enrichie du caractère recherché. Cette méthode peut être utilisée pour transférer des caractères monogéniques, oligogéniques ou même polygéniques pourvu qu'ils soient suffisamment héréditaires. Elle a été utilisée avec succès pour transférer des résistances (viroses), des gènes de qualité du grain (*opaque-2*, *sweet*, *pop...*) et des gènes d'intérêt agronomique (nanisme, précocité).

L'APPORT DES BIOTECHNOLOGIES

Le maïs est sans doute une des plantes pour lesquelles les recherches dans le domaine des biotechnologies sont les plus avancées.

Les marqueurs moléculaires

Les marqueurs moléculaires, surtout RFLP, ont permis d'obtenir de nombreux résultats en matière de diversité génétique et de cartographie génomique. Ils ont aussi été employés pour la recherche de gènes dans l'analyse moléculaire de la domestication du maïs ou la mise en ordre des gènes de résistance au virus de la mosaïque nanisante du maïs. Ils ont également été utilisés pour rechercher des QTL : cinq QTL ont été mis en évidence dans la résistance du

maïs à *Puccinia sorghi* et six dans sa thermotolérance. Ils autorisent, enfin, la sélection assistée par marqueurs, qui commence d'être pratiquée. Une équipe de Ciba Geigy et de l'INRA a pu transférer, par trois rétrocroisements seulement, un gène d'une lignée transgénique — gène de *Bacillus thuringiensis* — à une autre lignée (RAGOT *et al.*, 1995).

L'haplodiploïdisation

L'androgenèse *in vitro* n'est pas encore utilisable à grande échelle, du fait d'un faible rendement embryogène et des difficultés du doublement chromosomique. Cependant, des lignées haploïdes doublées ont été obtenues aux Etats-Unis et en France, et des hybrides entre lignées haploïdes doublées sont vulgarisés en Chine. L'aptitude à la culture d'anthères est sous contrôle génétique et facile à améliorer par croisement. Des travaux sont en cours pour localiser les gènes en jeu (MURIGNEUX *et al.*, 1994).

Le transfert de gènes

La culture de cellules et de protoplastes, nécessaire à la production de plantes transformées, est aisée, mais la régénération de plantes fertiles reste délicate. Elle semble plus facile à partir des protoplastes issus de cals de microspores de pollen que de tissus somatiques. Les bases génétiques de ces différentes aptitudes sont en cours d'étude. Le transfert de gènes à partir de protoplastes a longtemps été freiné par les difficultés de régénération. Malgré quelques rares succès, cette technique semble abandonnée et les principaux laboratoires travaillant sur ce thème se sont tournés vers le transfert de gènes par canon à particules sur des embryons immatures qui produisent des cals de type I ou de type II impliquant la lignée A188, plus faciles à régénérer. Les gènes transférés sont surtout des gènes de résistance (herbicides, insectes, virus), mais aussi des gènes de stérilité mâle. Dans ce cadre, les laboratoires Monsanto et Ciba Geigy testent actuellement des lignées ayant reçu un gène de résistance à la pyrale de *B. thuringiensis* (KOZIEL *et al.*, 1993 ; ARMSTRONG *et al.*, 1995). Le transfert par *Agrobacterium* a également été réussi au Japon (ISHIDA *et al.*, 1996). Ces techniques restent encore délicates à manier, mais devraient, dans l'avenir, prendre une place importante dans l'amélioration des maïs tropicaux.

Les progrès génétiques et la diffusion des variétés

Les travaux actuels de sélection

Le maïs est l'objet de très nombreux travaux de sélection dans le monde. Cinq domaines de recherche sont illustrés : la création de variabilité génétique, la

résistance aux agressions biotiques et aux contraintes abiotiques, la création d'hybrides et le transfert de l'apomixie.

LE COMPOSITE Y AFRICAIN

La création d'un composite permet d'élargir la base génétique du matériel végétal. La sélection récurrente offre ensuite la possibilité d'améliorer ce composite. Ces deux techniques sont d'usage courant pour l'amélioration des maïs tropicaux. Elles visent à obtenir une variété composite directement diffusable ou à constituer un réservoir de variabilité dans lequel la sélection peut ensuite puiser pour créer de nouvelles variétés.

Ces techniques ont été mises en œuvre, dès 1973, par l'IRAT (Institut de recherches agronomiques tropicales et des cultures vivrières) et ses partenaires africains pour produire, à partir des écotypes de la zone de savane d'Afrique de l'Ouest, le composite Y. La décision de créer ce composite partait de deux constatations. Tout d'abord, la base génétique étroite des écotypes ouest-africains n'offrait que peu de possibilités d'amélioration — la plupart des tentatives effectuées dans ce sens au cours des années 60 s'étaient soldées par des échecs. Mais chacun de ces écotypes recélait une valeur intrinsèque considérable. Fruit de plus de trois cents générations de culture et de sélection massale par les paysans, chaque écotyle était très précisément adapté au milieu dans lequel il était cultivé. Il devenait nécessaire de sauvegarder cette richesse et de la conserver sous une forme manipulable par le sélectionneur.

Le composite Y a été brassé à l'IDESSA (Institut des savanes) de Bouaké, en Côte d'Ivoire, de 1974 à 1976 (MARCHAND, 1977). Il a ensuite été amélioré au cours d'une opération régionale coordonnée à laquelle participaient le Bénin, le Burkina, la Côte d'Ivoire, le Mali, le Niger et le Sénégal (SAUVAIRE, 1987).

La création du composite

A partir des collections de travail des différents pays, 94 entrées individualisées, dont certains composites, représentant au total 145 écotypes, ont été rassemblées pour être brassées. La contrainte était d'assurer à chaque écotyle une contribution équivalente dans le composite final. Il était donc indispensable que chaque constituant du parent mâle ait une chance égale de féconder chaque ligne de femelles. La condition en était la concordance des floraisons pour des écotypes dont la précocité variait de 40 à 66 jours.

Cette concordance a été obtenue grâce au semis décalé des 94 entrées femelles. Celles-ci ont été réparties en trois groupes de précocité semés avec un décalage de dix jours. On obtient ainsi la floraison simultanée des trois groupes. Le mélange mécanique des entrées, servant de parent mâle, est semé trois fois à l'intérieur de chacun de ces groupes.

A la fin de 1976, trois brassages avaient été réalisés. Afin d'avoir une idée de l'efficacité des brassages, on a calculé les écarts, pour la précocité, entre les

dix variétés les plus précoces et les dix variétés les plus tardives. Cet écart, qui était de 22 jours lors du premier brassage, n'était plus que de 13 jours lors du troisième brassage. Il y a donc une homogénéisation nette, bien qu'encore insuffisante.

Par ailleurs, une étude par électrophorèse du composite Y a conclu à la validité des brassages : toutes les bandes d'isoenzymes caractéristiques des écotypes, et celles-là seulement, se retrouvent dans le composite Y. Ce composite a été inscrit au catalogue sous le numéro IRAT293.

L'amélioration du composite

L'amélioration d'IRAT293 pour ses caractéristiques générales s'est déroulée sur une base régionale (Burkina, Côte d'Ivoire, Mali, Sénégal) par une sélection récurrente douce pendant quatre cycles, d'abord par sélection S_0 (500 familles testées sur quatre sites, 150 familles retenues dont les talons sont recombinés et nouveau choix de 500 épis après deux brassages), puis par sélection demi-frère modifiée (500 familles testées sur quatre sites, 100 familles retenues et rebrassées avec choix de 5 épis sur 40 plantes par famille, les 500 épis retenus constituant les familles du cycle suivant). L'évaluation multilocale de la forme d'origine et des quatre cycles de sélection a été réalisée, en 1988, au Bénin, au Burkina, en Côte d'Ivoire, au Mali, au Sénégal et au Togo.

Les résultats de cette évaluation montrent clairement que l'amélioration du composite Y a été efficace pour les caractéristiques agronomiques (précocité, taille, résistance à la verse et à la casse), mais inopérante pour le comportement face au parasitisme — les pressions parasitaires généralement faibles dans la zone n'ont vraisemblablement pas permis d'identifier les familles les plus tolérantes — et les composantes du rendement, ce critère n'était pas pris en compte au cours des cycles de sélection.

Depuis cette évaluation, IRAT293 a été mis à la disposition des chercheurs. Son amélioration se poursuit actuellement avec le transfert de la résistance à la striure du maïs, en cours à la Réunion, et l'étude de sa variabilité interne.

LA RÉSISTANCE AUX VIROSES À STRIES À LA RÉUNION

Les viroses à stries sont parmi les principales maladies du maïs à la Réunion (planche XVII, 4). Elles sont au nombre de trois : la striure due au *maize streak virus* (MSV), dont l'incidence est la plus forte, le stripe dû au *maize stripe virus* (MStpV) et la mosaïque causée par le *maize mosaic virus* (MMV). Les deux dernières, bien que moins préjudiciables, présentent cependant des niveaux d'infestation parmi les plus élevés observés dans le monde. Ces virus sévissent dans plusieurs autres régions tropicales : le MSV en Afrique, le MMV et le MStpV en Amérique latine et dans la zone caraïbe (MARCHAND *et al.*, 1994). Leur présence endémique et le risque d'épidémies brutales dans certaines zones rendent nécessaires la sélection et la diffusion de variétés résistantes.

L'existence de résistances à ces maladies dans les écotypes de maïs de la Réunion est à l'origine d'un important programme de sélection. Celui-ci a nécessité la mise au point d'un crible efficace — maîtrise de l'élevage de masse des insectes vecteurs et des techniques d'infestation artificielle (REYNAUD, 1988), notation symptomatologique fiable (RODIER, 1995) — et l'étude de la génétique des systèmes de résistance (BREWBAKER et AQUILIZAN, 1965; SAUGER, 1988; RODIER, 1995).

Les travaux de transfert de la résistance au MSV dans des cultivars ouest-africains sensibles ont commencé les premiers. Le composite réunionnais IRAT297, amélioré pour la résistance au MSV par trois cycles de sélection récurrente dont deux sous inoculation artificielle (HAINZELIN et MARCHAND, 1986), a servi de donneur de résistance. Le transfert de cette résistance dans les variétés sensibles fait appel à la méthode classique des rétrocroisements successifs avec, à chaque étape, le criblage des descendances F_1 et F_2 sous infestation artificielle (MARCHAND *et al.*, 1994). Après deux rétrocroisements, deux ou trois générations d'autofécondation permettent de récupérer les caractères de la variété sensible tout en concentrant la résistance au MSV. Les lignées résistantes ainsi obtenues sont ensuite brassées afin de retrouver la variété de départ et sa variabilité génétique.

Ce schéma de transfert est très efficace puisque les premières variétés issues de ce programme montrent un niveau de résistance au MSV quasi total et jusqu'à présent toujours supérieur à celui des variétés sélectionnées par d'autres organismes (figure 3), en conditions d'infestation artificielle comme en grandes parcelles de culture (DINTINGER *et al.*, 1994; MARCHAND *et al.*, 1994).

La durabilité d'une telle résistance, si elle ne peut être considérée comme acquise dans l'état actuel des connaissances, semble cependant probable. Un certain nombre d'éléments plaident en sa faveur. Tout d'abord, son niveau élevé, qui n'a jamais été démenti jusqu'à présent, et ce quels que soient le génotype receveur utilisé et l'isolat viral présent. Ensuite, sa nature, que les études sur la répartition du virus dans la plante laissent supposer particulièrement efficace, puisqu'il s'agirait d'une résistance cellulaire à la multiplication du virus (PETERSCHMITT, 1988; PETERSCHMITT *et al.*, 1992; BIGARRE, 1994). Enfin, l'étude de son déterminisme génétique a montré qu'elle était fortement héritable et se comportait comme un caractère quantitatif à dominance partielle positive impliquant trois facteurs génétiques au minimum. Ce système de résistance complète n'exclurait pas la présence de facteurs mineurs polygéniques pouvant conférer un certain niveau de résistance partielle (RODIER, 1995; RODIER *et al.*, 1995).

Si, actuellement, seules des variétés à pollinisation libre sont engagées dans ce programme de sélection, on envisage à moyen terme de créer des hybrides résistants. En effet, le processus de transfert de la résistance au MSV implique, dans sa phase d'autofécondations, la création d'un certain nombre de lignées résistantes, dont certaines le sont totalement (CLERGET *et al.*, 1996). Ce type de

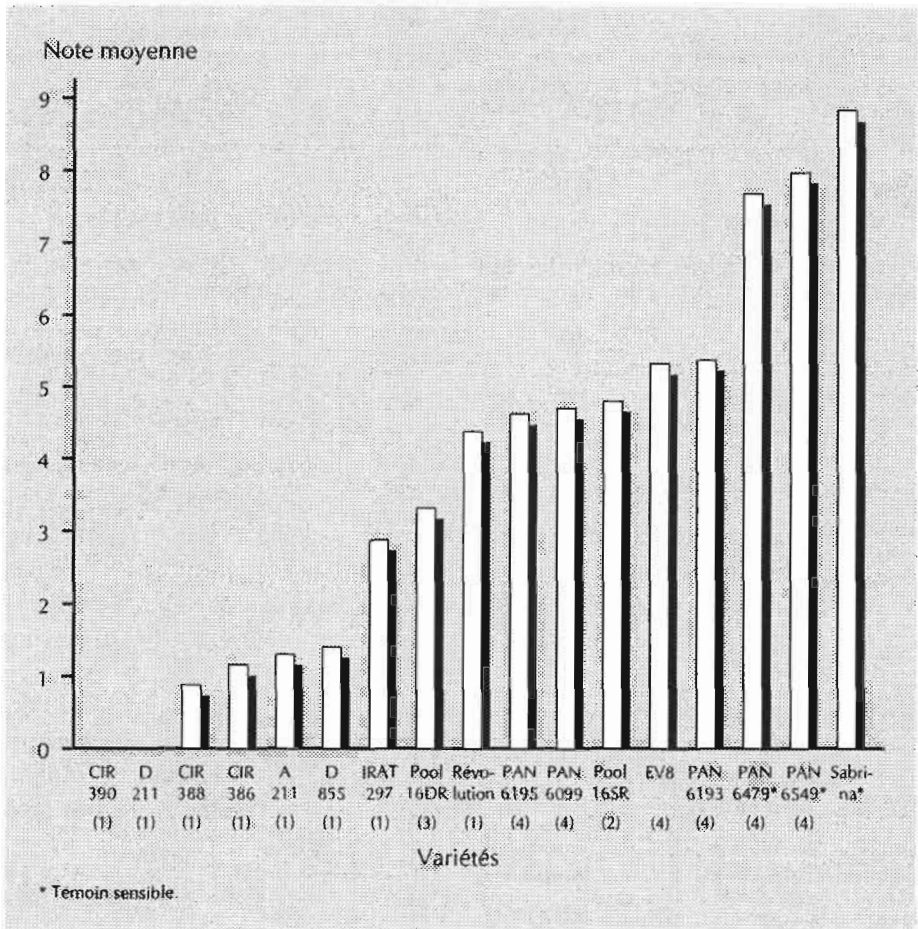


Figure 3. Test de variétés résistantes au MSV du CIRAD de la Réunion (1) et comparaison avec des variétés résistantes obtenues au Nigeria (2), au Togo (3) et en Afrique du Sud (4). La note moyenne visuelle est établie d'après une échelle symptomatologique de 0 à 9, qui prend en compte la surface foliaire chlorosée 60 jours après infestation.

matériel, ainsi que des lignées d'élite dans lesquelles la résistance au MSV est en cours de transfert, pourrait constituer le point de départ d'une formule hybride très résistante et bien adaptée aux conditions de culture de la Réunion.

Ce programme s'oriente également vers la création de variétés « multirésistantes ». Celle-ci s'appuie sur l'étude du contrôle génétique des résistances aux deux autres viroses, MMV et MStpV, et sur le marquage des gènes responsables, qui est achevé sur le MSV et le MMV. Ces travaux ouvrent la voie à une sélection assistée par marqueurs qui devrait permettre de transférer simultanément les gènes de résistance à ces trois viroses.

A plus long terme, l'association de ces résistances aux virus à des résistances aux insectes vecteurs pourrait offrir une garantie supplémentaire. Des travaux sur la résistance liée au comportement alimentaire de l'insecte sont en cours pour le vecteur du MMV (BUDUCA, 1995; BUDUCA *et al.*, 1995) et celui du MSV (POMES, 1994; LETT, 1995).

LA TOLÉRANCE AUX SOLS ACIDES

On estime à près de 20 millions d'hectares les surfaces cultivées en maïs sur sols acides (UEXKULL et MUTTERT, 1995). Les contraintes de ces sols sont multiples : toxicité de certaines formes ioniques libres de l'aluminium et du manganèse, déficiences minérales constitutives ou induites... Or les variétés actuelles de maïs sont relativement peu adaptées à ce type de sol, bien que l'espèce possède une variabilité certaine pour la tolérance aux sols acides. Plusieurs organismes de recherche ont mené à bien des programmes de création variétale sur ce thème, principalement en Amérique du Sud, où les sols acides couvrent 43 % des terres arables.

Jusqu'à très récemment, il était admis que le principal facteur limitant la croissance des végétaux sur les sols acides était la présence d'ions aluminium libres dans la solution du sol. Les tests de sélection portaient donc sur la tolérance à l'aluminium.

Les études sur la composition et les équilibres ioniques dans la solution du sol ainsi que l'observation des cultivars améliorés pour la tolérance à l'aluminium ont remis en cause cet axiome. La toxicité aluminique ne constitue, en effet, que l'un des facteurs limitants. Ainsi, la carence en phosphore est le principal facteur limitant dans les *cerrados* brésiliens, de même que la toxicité manganique dans des régions volcaniques, à la Guadeloupe ou au Cameroun.

La physiologie (TOTH *et al.*, 1984; MARSCHNER, 1991; HUE *et al.*, 1993) et l'hérédité (RHUE *et al.*, 1978; GEVERS, 1984; MIRANDA *et al.*, 1984; PANDEY *et al.*, 1994) de la tolérance aux sols acides sont encore mal connues pour le maïs. La sélection pour cette tolérance repose, en conséquence, sur des méthodes empiriques : la sélection au champ sur sols acides et la sélection *in vitro* sur solution nutritive contenant l'élément identifié comme limitant.

Les travaux les plus importants sur la sélection au champ ont été réalisés au Brésil (MAGNAVACA et BAHIA-FILHO, 1994) et en Colombie (GRANADOS *et al.*, 1993). La sélection s'effectue en station sur des sols naturellement acides. Chaque cultivar est semé à la fois sur une parcelle acide et sur une parcelle fertile. Les cultivars qui présentent le plus faible écart de croissance entre les deux parcelles sont considérés comme les plus tolérants aux sols acides. Les essais conduits sur une large gamme de variétés ont abouti à la constitution de populations regroupant les cultivars les plus tolérants. Ces populations ont été ensuite améliorées par sélection récurrente, demi-frère puis plein frère. C'est ainsi qu'ont été créés l'hybride BR201, au Brésil, et la variété ICA Sikuaní V110, en Colombie. Le premier représente aujourd'hui 14 % du marché des semences

au Brésil, et la seconde, en cours de développement, a une productivité égale à 150 % de celle du témoin local en conditions de sol acide.

La sélection avec test précoce en solution nutritive s'est surtout appuyée sur la mesure de la croissance, racinaire en général, de plantules en milieu nutritif contenant ou non l'ion aluminium. Cependant, si l'on observe bien une variabilité pour la tolérance à l'aluminium chez le maïs, la transposition des résultats obtenus *in vitro* au champ a souvent été décevante. Grâce à une meilleure connaissance de la composition des solutions du sol, la méthode a été affinée : les concentrations ioniques des solutions, jusqu'alors bien trop élevées, ont été ajustées précisément à celles trouvées dans les sols. Avec la maîtrise des techniques de culture *in vitro*, les mesures, elles-mêmes, ont changé d'objet : on teste actuellement, en présence d'aluminium, la croissance de tubes polliniques et la résistance de protoplastes. Enfin, on s'oriente vers l'utilisation d'autres éléments, comme le phosphore, dont on évalue la capacité d'absorption, en très faibles concentrations, par les cultivars.

Malgré l'empirisme des méthodes utilisées, les premiers résultats de la sélection pour la tolérance aux sols acides sont concluants. Les recherches menées dans les domaines de la chimie du sol, de la physiologie racinaire et de la génétique laissent espérer un nouveau saut quantitatif dans l'utilisation des sols acides, pour lequel la sélection jouera un rôle important (SANCHEZ, 1994).

LA CRÉATION D'HYBRIDES

La création d'hybrides de maïs destinés à une agriculture intensive est réalisée par le CIRAD en collaboration avec Rhône-Poulenc Agrochimie depuis 1985, dans le cadre d'un projet implanté au Brésil. Plusieurs schémas de sélection sont utilisés.

La sélection d'hybrides classiques

La sélection d'hybrides classiques — simples, doubles, trois-voies — a été menée à partir de lignées introduites et de lignées issues de populations améliorées, locales ou adaptées. Elle a permis d'obtenir un certain nombre de variétés performantes pour le Brésil, mais aussi pour l'ensemble de la zone tropicale. Après plusieurs campagnes d'essais au Brésil et en Afrique avec d'excellents résultats, un premier hybride, IR30, a été commercialisé au Brésil. Deux autres hybrides, RA100 et RA200, ont été lancés récemment, toujours au Brésil. D'autres hybrides sont en phase de précommercialisation ou à des stades avancés d'expérimentation.

La sélection d'hybrides complexes

L'hybride complexe est un hybride de première génération entre une population adaptée au milieu, d'origine locale ou non, et une lignée ou un ensemble de lignées. Ce schéma permet de disposer rapidement d'hybrides assez perfor-

mants et faciles à multiplier, qui sont théoriquement plus rustiques que les hybrides classiques et montrent une bonne stabilité.

Cette formule a fait l'objet de recherches déjà anciennes au Sénégal, en Côte d'Ivoire, au Burkina et à la Réunion. Plusieurs hybrides ont été vulgarisés : BDS et JDS, IRAT81, IRAT83 et IRAT143. Trois campagnes d'essais multilo-caux au Brésil ont confirmé la valeur de formules comme IR1315 qui ont une productivité équivalente à celle des meilleurs hybrides classiques sur certains sites.

Le croisement de maïs tropicaux et de maïs tempérés

L'extraction de familles à partir de croisements entre hybrides simples locaux tropicaux et lignées tempérées doit permettre d'obtenir des lignées qui possèdent une bonne aptitude à la combinaison et d'améliorer les qualités agronomiques des hybrides locaux tout en conservant leurs caractéristiques d'adaptation. Le choix de lignées tempérées qui se combinent bien entre elles, comme B73 et Mo17, permet également d'augmenter l'effet hétérotique.

Quelques lignées satisfaisantes ont ainsi été sélectionnées, mais leurs combinaisons avec des hybrides locaux se sont révélées mal adaptées. Elles présentaient notamment une sensibilité à la pourriture des épis. Il aurait sans doute été préférable de partir de formes aux trois quarts tropicales.

L'amélioration des lignées par rétrocroisements

On utilise le rétrocroisement pour améliorer une lignée d'élite présentant un défaut majeur. Cette méthode a été employée pour augmenter la résistance à *Fusarium moniliforme* d'une lignée sensible grâce à plusieurs lignées donneuses de résistance. La sélection des plantes résistantes a été réalisée par inoculation artificielle du champignon. On a ainsi obtenu plusieurs familles sœurs nettement plus résistantes que la lignée de départ.

La sélection récurrente réciproque

La sélection récurrente réciproque est un schéma de sélection à long terme qui vise à fournir régulièrement des hybrides de plus en plus performants. On peut utiliser des familles incomplètement fixées (S_4 ou S_5) pour produire plus rapidement des hybrides « non conventionnels », mais de bonne qualité puisqu'on part d'un matériel déjà bien amélioré.

La méthode est classique, mais la composition des deux pools complémentaires est un peu particulière. Ils sont constitués, en effet, pour moitié de matériel local, pour un quart de lignées tropicales et pour un autre quart de lignées tempérées.

Les top-cross réalisés sur les toutes premières extractions (S_1) ont été testés en 1993-1994. Leurs résultats sont prometteurs.

LE TRANSFERT DE L'APOMIXIE

En zone tropicale, les variétés apomictiques de maïs seraient particulièrement intéressantes car elles permettraient au paysan d'ensemencer son champ avec une partie de sa récolte. Elles éviteraient l'achat de semences, dont la distribution est souvent déficiente et le coût trop élevé pour le paysan.

L'apomixie est en effet un mode de reproduction végétative par graine, qui offre la possibilité de fixer les variétés. La pollinisation reste cependant nécessaire pour féconder les noyaux polaires et produire l'albumen, d'où sont issues les graines apomictiques. Ce mode de reproduction est connu chez certaines espèces du genre *Tripsacum*, parent éloigné du maïs, qui peut s'hybrider avec lui (SAVIDAN et BERTHAUD, 1994).

L'apomixie est facultative dans le genre *Tripsacum*, qui présente des taux de sexualité résiduelle variables selon les génotypes. Cette sexualité résiduelle, si elle doit être éliminée pour obtenir des variétés apomictiques commerciales, peut être considérée comme un avantage qui permet aux variétés d'évoluer par la création au champ de nouvelles combinaisons génétiques, susceptibles à leur tour d'être fixées par l'apomixie. Un tel fonctionnement de l'apomixie permettrait sa diffusion dans des variétés traditionnelles sans détruire leur capacité d'évolution.

Le déterminisme génétique de ce mécanisme a été élucidé chez plusieurs poacées tropicales, comme *Panicum*, *Brachiaria* et *Cenchrus*. Il fait intervenir un gène dominant, ce qui facilitera le transfert de ce caractère par rétrocroisements successifs. Cette méthode classique de transfert d'un caractère devrait aboutir, par étapes, à une plante possédant le génome complet du maïs enrichi du gène de l'apomixie de *Tripsacum*. Cependant, de nombreux problèmes subsistent. Il semble en particulier que l'apomixie s'exprime mal au niveau diploïde, ce qui conduirait à utiliser des maïs tétraploïdes.

La multiplication et la diffusion des variétés

Lorsqu'une variété a été créée par le sélectionneur, son intérêt vérifié par des tests en milieu réel et la décision de la proposer aux paysans prise, il convient de la rendre disponible, donc de produire les semences.

Cette production semencière, dont les modalités varient en fonction de la formule variétale (variété à pollinisation libre ou hybride), utilise certaines techniques et respecte certaines règles (HAINZELIN, 1988).

LES CONTRAINTES DE LA PRODUCTION SEMENCIÈRE

Le maïs est une plante allogame dont le pollen peut être transporté par le vent sur d'assez grandes distances. Pour conserver la pureté variétale, il est donc impératif d'éviter tout apport de pollen étranger, en ayant recours soit à la fécondation manuelle soit à l'isolement. La fécondation manuelle, du fait du

travail nécessaire, est réservée au maintien de la variété ou des lignées et à la production du matériel de départ. L'isolement dans l'espace — absence de maïs à moins de 300 mètres — ou dans le temps — pour deux variétés à pollinisation libre de même précocité, un décalage des semis d'un mois est généralement suffisant — est utilisé en production semencière.

La castration du parent femelle est indispensable pour la production d'hybrides. L'utilisation de la stérilité mâle cytoplasmique n'est guère recommandée, depuis l'épidémie d'helminthosporiose survenue aux Etats-Unis sur des lignées portant le cytoplasme mâle stérile Texas. La castration chimique n'est pas encore réellement au point. On procédera donc par castration manuelle ou, pour des superficies importantes, mécanique.

LES ÉTAPES TECHNIQUES DE LA MULTIPLICATION

La multiplication des semences se déroule en trois étapes : la production du matériel de départ, la production des semences de base, la production des semences commerciales.

La production du matériel de départ relève d'organismes de recherche et se trouve sous leur entière responsabilité. Elle est en général réalisée en même temps que le maintien de la variété, ou de ses parents dans le cas d'un hybride, par le sélectionneur, soit par simple semis de la variété, en isolement ou avec pollinisation manuelle, soit, et c'est de beaucoup préférable, selon un schéma demi-frères pour une variété à fécondation libre : 500 épis demi-frères de la génération précédente, qui serviront de lignes femelles, sont semés en épi-ligne, en alternance avec un mélange de semences de ces 500 épis, qui servira de parent mâle et sera épuré. Avant la récolte, les lignes de femelles non conformes au standard de la variété sont éliminées et, dans les lignes conformes, on choisit 1 à 3 épis. Une partie des grains de ces épis est conservée pour la génération suivante ; le reste, éventuellement complété par d'autres épis en fonction de la quantité de semences nécessaire, constitue le matériel de départ. Le même schéma est appliqué au maintien de lignées, mais, bien évidemment, avec auto-fécondation, et non pollinisation par les lignes mâles (CIMMYT, 1986).

La production des semences de base est réalisée à partir du matériel de départ. Elle comprend parfois une ou plusieurs générations de prébase, si les quantités de semences de base à produire sont importantes. Elle est en général sous la responsabilité d'un organisme semencier et bénéficie de l'assistance du sélectionneur pour le maintien de la pureté variétale. Les semences de base sont produites en parcelle isolée. Les plantes hors type ou malades doivent être éliminées avant la floraison ; une seconde élimination peut intervenir à la récolte. C'est à ce stade que sont produits les hybrides simples parents des hybrides doubles ou trois-voies.

La production de semences commerciales est la dernière multiplication avant la culture par le paysan. Elle est également réalisée en parcelle isolée et soi-

gneusement épurée. C'est l'étape de fabrication des semences hybrides F_1 destinées à la vente. Les techniques de production de ces semences hybrides ont été largement décrites (JUGENHEIMER, 1979).

LES QUANTITÉS ET LES SUPERFICIES

Pour déterminer les quantités de semences à produire aux différentes étapes, on part des besoins finaux, soit 20 kilos par hectare pour des densités de l'ordre de 50 000 plantes par hectare. Ainsi, pour ensemençer 200 000 hectares avec une variété à pollinisation libre, il faudra 4 000 tonnes de semences commerciales. Celles-ci seront produites sur 1 500 hectares (rendement attendu de 3 tonnes par hectare), qui nécessiteront 30 tonnes de semences de base. Ces semences de base (rendement attendu de 2 tonnes par hectare pour tenir compte d'une épuration plus sévère) demanderont 15 hectares (mais plutôt 20 à 30, pour disposer d'un stock de sécurité), soit 300 kilos de semences de départ. Compte tenu de la sévérité accrue de l'épuration et des semences nécessaires pour la génération suivante, le sélectionneur sèmera donc environ 0,5 hectare. Ce chiffre doit être majoré pour la fabrication d'hybrides, en fonction du ratio parent femelle/parent mâle et du rendement, en général nettement plus faible, des lignées.

Pour 200 000 hectares à semer, il n'est pas besoin d'une génération de prébase. De plus, entre la production du matériel de départ et la mise à disposition des semences commerciales, il n'y a que deux générations, soit deux ans. La production des semences d'une variété à pollinisation libre est donc très rapide.

LES NORMES DE QUALITÉ

Lorsqu'un service de certification des semences existe, il doit établir et faire respecter un certain nombre de normes concernant la production (isolement, épuration...) et la qualité des semences (humidité, pureté spécifique et variétale, pouvoir germinatif). Ces normes, très rigoureuses dans les pays développés, peuvent dans certains cas être appliquées avec moins de rigueur dans les pays tropicaux (VANDEVENNE, 1984).

LA DIFFUSION DES VARIÉTÉS

L'amélioration du maïs tropical a débuté dans de nombreux pays vers le milieu du siècle et a connu un réel essor, avec la collaboration des institutions de recherche à vocation internationale, depuis une trentaine d'années. Les nombreuses variétés sélectionnées dans ce cadre sont-elles réellement utilisées par les agriculteurs ?

Une vaste enquête, menée en 1990 par le CIMMYT (1992), sur l'impact de la recherche auprès des principaux pays producteurs de maïs en zone tropicale, a permis d'apprécier globalement les surfaces cultivées avec les variétés sélectionnées (tableau 3). D'après cette enquête, 50 % des surfaces cultivées en

maïs dans cette zone le sont avec des variétés améliorées ou des hybrides. Ce résultat est remarquable compte tenu des obstacles qui freinent la diffusion de ce type de variété dans les pays en développement.

Tableau 3. Surfaces cultivées avec des variétés améliorées ou des hybrides dans les zones tropicale et subtropicale, en 1990 (CIMMYT, 1992).

| Région | Surface totale de maïs (millions d'hectares) | Surface cultivée avec des variétés sélectionnées | |
|------------------------------------|--|--|------------------------|
| | | millions d'hectares | % de la surface totale |
| Afrique subsaharienne | 14,4 | 6,8 | 47 |
| Amérique latine | 23,8 | 10,9 | 46 |
| Asie du Sud-Est | 19,0 | 10,8 | 57 |
| Asie de l'Ouest et Afrique du Nord | 1,2 | 0,7 | 57 |
| Ensemble des régions | 58,4 | 29,2 | 50 |

Références bibliographiques

ARMSTRONG C.L., PARKER G.B., PERSHING J.C., 1995. Field evaluation of European corn borer control in progeny of 173 transgenic corn events expressing an insecticidal protein from *Bacillus thuringiensis*. *Crop Science*, 35 : 550-557.

BARRE M., 1995. Diversité génétique du genre *Tripsacum* et évolution des complexes agamiques. Thèse de doctorat, INA, Paris, France, 164 p.

BIGARRE L., 1994. Localisation *in situ* du *maize streak virus* (MSV) dans un hybride sensible et une lignée résistante. Mémoire de DEA, INA, Paris-Grignon, France, 21 p.

BREWBAKER J.L., AQUILIZAN F., 1965. Genetics of resistance in maize to a mosaic stripe virus transmitted by *Peregrinus maidis*. *Crop Science*, 5 : 412-415.

BUDUCA C., 1995. Etude du comportement alimentaire de *Peregrinus maidis* (Ashmead, 1980) (Homoptera) en relation avec la résistance du maïs à la mosaïque. Thèse de doctorat, université Montpellier II, Montpellier, France, 92 p.

BUDUCA C., REYNAUD B., LAN-SAN-LUCK D., MOLINARO F., 1995. Electrical penetration graphs from *Peregrinus maidis* on a susceptible maize hybrid. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 79 : 131-139.

- CIMMYT, 1986. Création, maintien et multiplication de variétés de maïs à fécondation libre. Mexico, Mexique, CIMMYT, 11 p.
- CIMMYT, 1992. 1991-1992 CIMMYT world maize facts and trends: maize research and impact in developing countries. Mexico, Mexique, CIMMYT, 57 p.
- CLERGET B., DINTINGER J., REYNAUD B., 1996. Registration of maize inbred CIRAD390 parental line. *Crop Science*, 36 : 826.
- DEMARLY Y., 1977. Génétique et amélioration des plantes. Paris, France, Masson, 285 p.
- DINTINGER J., RODIER A., REYNAUD B., CLERGET B., MARCHAND J.L., 1994. Breeding maize for MSV resistance in Reunion island. *In* : XIth South African maize breeding symposium (sous presse).
- DOEBLEY J.F., 1990a. Molecular systematics of *Zea* (Gramineae). *Maydica*, 35 : 143-150.
- DOEBLEY J.F., 1990b. Molecular evidence and evolution of maize. *Economic Botany*, 44 (suppl.) : 6-27.
- DOEBLEY J.F., GOODMAN M.M., STUBER C.W., 1987. Patterns of variation between maize and Mexican annual teosinte. *Economic Botany*, 41 : 234-246.
- GALLAIS A., 1984. Physiologie du maïs. Paris, France, INRA, 574 p.
- GAY J.P., 1984. Fabuleux maïs. Pau, France, AGPM, 295 p.
- GEVERS H.O., 1984. Probable genetic basis of Al tolerance in maize. *In* : VIth South African maize breeding symposium, p. 84-86.
- GOODMAN M.M., BIRD R.M., 1977. The races of maize. 4. Tentative grouping of 219 Latin American races. *Economic Botany*, 31 : 204-221.
- GOODMAN M.M., BROWN W.L., 1988. Races of corn. *In* : Corn and corn improvement (3rd ed.), G.F. Sprague et J.W. Dudley éd., Madison, Etats-Unis, American Society of Agronomy, p. 39-79.
- GRANADOS G., PANDEY S., CEBALLOS H., 1993. Response to selection for tolerance to acid soils in a tropical maize population. *Crop Science*, 33 : 936-940.
- HAINZELIN E., 1988. Manuel du producteur de semences de maïs en milieu tropical. Montpellier, France, CIRAD-IRAT, 136 p.
- HAINZELIN E., MARCHAND J.L., 1986. Registration of IRAT297 maize germplasm. *Crop Science*, 26 : 1090-1091.
- HALLAUER A.R., MIRANDA J.B., 1981. Quantitative genetics in maize breeding. Ames, Etats-Unis, Iowa State University Press, 468 p.
- HELENTJARIS T., 1995. Duplication within the maize genome: evolutionary origin and implications for gene expression. *In* : Plant genome 3.
- HUE N.V., CRADDOCK G.R., ADAMS F., 1993. Effect of organic acids on aluminium toxicity in subsoils. *Soil Science Society of America Journal*, 50 : 28-34.
- ILTIS H.H., DOEBLEY J.F., 1980. Taxonomy of *Zea* (Gramineae). 2. Subspecific categories in the *Zea mays* complex and a generic synopsis. *American Journal of Botany*, 67 : 994-1004.

ISHIDA Y., SAITO H., OHTA S., HIEI Y., KOMARI T., KUMASHIRO T., 1996. High efficiency transformation of maize (*Zea mays* L.) mediated by *Agrobacterium tumefaciens*. *Nature Biotechnology*, 14 : 745-750.

JUGENHEIMER R.W., 1979. La sélection de maïs hybrides et la production de semences. Rome, Italie, FAO, 630 p.

KATO T.A., 1984. Chromosome morphology and the origin of maize and its races. *Evolutionary Biology*, 17 : 219-253.

KOZIEL M.G., BELAND G.L., BOWMAN C., 1993. Field performances of elite transgenic maize plants expressing an insecticidal protein derived from *Bacillus thuringiensis*. *Bio/Technology*, 11 : 194-200.

LETT J.M., 1995. Caractérisation du comportement alimentaire de *Cicadulina mbila* (Naudé, 1924) (*Hemiptera* : *Cicadellidae*) sur maïs (*Zea mays* subsp. *mays*) par électropénétrographie, corrélée à la localisation cellulaire des stylets. Mémoire de licence, université d'Avignon, Avignon, France, 27 p.

MAGNAVACA R., BAHIA-FILHO A.F.C., 1994. Success in maize acid soil tolerance. *In* : Workshop on adaptation of plants to soil stresses. Lincoln, Etats-Unis, Intersoil, p. 209-220.

MANGELSDORF P.C., 1974. Corn, its origin, evolution and improvement. Cambridge, Etats-Unis, Berkley Press of Harvard University, 262 p.

MARCHAND J.L., 1975. La sélection récurrente, objectifs et méthodes. *L'Agronomie tropicale*, 30 : 217-230.

MARCHAND J.L., 1977. Note sur la création d'un composite de maïs africain. *L'Agronomie tropicale*, 32 : 158-162.

MARCHAND J.L., 1983. Création d'hybrides complexes de maïs en Côte d'Ivoire. *L'Agronomie tropicale*, 38 : 123-131.

MARCHAND J.L., PETERSCHMITT M., REYNAUD B., 1994. Les viroses de la striure, du stripe et de la mosaïque sur le maïs en région tropicale. *Agriculture et développement*, n° 4 : 1-16.

MARSCHNER H., 1991. Mechanisms of adaptation of plants to acid soils. *In* : *11th International symposium on plant-soil interactions at low pH*, R.J. Wright *et al.* éd., Dordrecht, Pays-Bas, Kluwer Academic Publishers, p. 683-702.

MIRANDA L.T., FURLANI P.R., MIRANDA L.E.C., SAWAZAKI E., 1984. Genetics of environmental resistance and supergenes: latente aluminium tolerance. *Maize Genetics Cooperation Newsletter*, n° 58 : 47-48.

MURIGNEUX A., BENTOLILA S., HARDY T., BAUD S., GUITTON C., JULLIEN H., BEN-TAHAR S., FREYSSINET G., BECKERT M., 1994. Genotypic variation of quantitative trait loci controlling *in vitro* androgenesis in maize. *Genome*, 37 : 970-976.

PANDEY S., CEBALLOS H., MAGNAVACA R., BAHIA-FILHO A.F.C., DUQUE-VARGAS J., VINASCO L.E., 1994. Genetics of tolerance to soil acidity in tropical maize. *Crop Science*, 34 : 1511-1514.

PETERSCHMITT M., 1988. Identification sérologique et dynamique du *maize streak virus* dans le maïs et dans le vecteur *Cicadulina mbila*. Thèse de doctorat, université Paris XI, Orsay, France, 179 p.

PETERSCHMITT M., QUIOT J.B., REYNAUD B., BAUDIN P., 1992. Detection of maize streak virus antigens overtime in different parts of maize plants of a sensitive and so-called tolerant cultivar by ELISA. *Annals of Applied Biology*, 121 : 641-653.

POMES J., 1994. Rôle du niveau d'infestation par *Cicadulina mbila* (Naudé) et des méthodes d'évaluation des symptômes pour la sélection de la résistance au *maize streak virus*. Mémoire de fin d'études, ISTOM, Cergy-Pontoise, France, 89 p.

RAGOT M., BIASIOLLI M., BELBUT M.F., 1995. Marker-assisted backcrossing: a practical example. *In* : Techniques et utilisations des marqueurs moléculaires, A. Berville e M. Tersac éd., Paris, France, INRA, Les Colloques de l'INRA n° 72, p. 45-56.

REYNAUD B., 1988. Transmission des virus de la striure, du stripe et de la mosaïque du maïs par les vecteurs *Cicadulina mbila* (Naudé, 1924) et *Peregrinus maidis* (Ashmead, 1980) (*Homoptera*) : approches biologique, génétique et épidémiologique de la relation vecteur-virus-plante. Thèse de doctorat, université Montpellier II, Montpellier, France, 173 p.

RODIER A., 1995. Déterminisme génétique de la résistance du maïs (*Zea mays* L.) au *maize streak virus* (MSV). Thèse de doctorat, ENSA, Rennes, France, 172 p.

RODIER A., ASSIE J., MARCHAND J.L., HERVE Y., 1995. Breeding maize lines for complete and partial resistance to maize streak virus (MSV). *Euphytica*, 81 : 57-70.

RHUE R.D., GROGAN C.O., STOCKMEYER E.W., EVERETT H.L., 1978. Genetic control of aluminium tolerance in corn. *Crop Science*, 18 : 1063-1067.

SANCHEZ J.J., KATO T.A., AGUILAR M., HERNANDEZ J.M., LOPEZ A., 1995. Distribución y caracterización del teosinte. *In* : Systematic and ecogeographic studies on crop gene-pools. Mexico, Mexique, INIFAP (sous presse).

SANCHEZ P.A., 1994. Tropical soil fertility research: towards the second paradigm. *In* : XVth World Congress of Soil Science, p. 65-88.

SAUGER P., 1988. Le stripe du maïs (*Zea mays*) : génétique de la transmission par *Peregrinus maidis* (Ashmead, 1980) (*Homoptera* : *Delphacidae*) et de la résistance de la plante. Mémoire de DAA, ENSA, Rennes, France, 25 p.

SAUVAIRE D., 1987. L'opération régionale coordonnée 1975-1987. *In* : Réunion des sélectionneurs maïs de l'IRAT. Montpellier, France, CIRAD-IRAT, p. 293-305.

SAVIDAN Y., BERTHAUD J., 1994. Maize × *Tripsacum* hybridization and the potential of apomixis transfer for maize improvement. *In* : Biotechnology in agriculture and forestry: maize, Y.P.S. Bajaj éd., Berlin, Allemagne, Springer-Verlag, p. 69-83.

SPRAGUE G.F., DUDLEY J.W., 1988. Corn and corn improvement (3rd ed.). Madison, Etats-Unis, American Society of Agronomy, 986 p.

TOTH R., PAGE T., CASTLEBERRY R., 1984. Differences in mycorrhizal colonization of maize selections for high and low ear leaf phosphorus. *Crop Science*, 24 : 994-996.

UEXKULL H.R., MUTTERT E., 1995. Global extent, development and economic impact of acid soils. *Plant and Soil*, 171 : 1-15.

VANDEVENNE R., 1984. Production et contrôle des semences de maïs en zone tropicale. Nogent-sur-Marne, France, IRAT, Mémoires et travaux de l'IRAT n° 5, 545 p.

WILKES H.G., 1967. Teosinte, the closest relative of maize. Cambridge, Etats-Unis, Harvard University Press, 160 p.