



HAL
open science

Le maïs fourrage III Evaluation et perspective de progrès génétique sur les caractères de valeur alimentaire

Yves Y. Barrière

► **To cite this version:**

Yves Y. Barrière. Le maïs fourrage III Evaluation et perspective de progrès génétique sur les caractères de valeur alimentaire. Fourrages, 2000, 163, pp.221-238. hal-02699053

HAL Id: hal-02699053

<https://hal.inrae.fr/hal-02699053v1>

Submitted on 1 Jun 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Le maïs fourrage.

III - Evaluation et perspectives de progrès génétiques sur les caractères de valeur alimentaire

Y. Barrière, J.C. Emile

Si, durant la période 1985-2000, il y a eu un progrès génétique très important des maïs fourrage en productivité en plante entière et en résistance à la verse, il n'en a pas été de même pour la valeur alimentaire : la valeur énergétique moyenne a notamment régressé de 0,05 UFL. Le maïs fourrage de demain, grâce à une sélection spécialisée, présentera une valeur énergétique et une ingestibilité de l'ensilage élevées.

RESUME

En effet, en l'absence de critère de valeur alimentaire à l'inscription jusqu'en 1999, les maïs fourrage récents ont une valeur énergétique moyenne de 0,05 UFL inférieure à celle des variétés plus anciennes, avec une très large variabilité (0,79 - 0,97 UFL/kg) chez les hybrides précoces inscrits. Le critère DINAG de digestibilité des parois va permettre la sélection de variétés de maïs plus digestibles et d'approcher les déterminants biochimiques et moléculaires de la digestibilité comme la teneur en lignine, la qualité de la lignine et les liaisons chimiques entre lignine et glucides pariétaux. Les progrès porteront sur une teneur et une qualité du grain minimisant les interactions digestives, une valeur énergétique se rapprochant de 1 UFL/kg et une ingestibilité élevée de l'ensilage.

MOTS CLES

Digestibilité, évolution, fourrage, ingestibilité, maïs, méthode, progrès génétique, sélection variétale, valeur alimentaire, valeur énergétique.

KEY-WORDS

Digestibility, energy value, evolution, feeding value, forage maize, genetic progress, method, varietal selection, voluntary intake.

AUTEURS

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

Deux demandes sociales fortes émanent actuellement des éleveurs concernant la ration de base consommée par leurs troupeaux bovins, outre la nécessité de répondre aux besoins des animaux. L'une de ces demandes est de voir se réduire la pénibilité des travaux associés à la production et à la distribution des fourrages. L'autre est de se voir assurer un revenu correct. Pour cela, ils doivent pouvoir maximiser la quantité de fourrages à forte valeur énergétique dans la ration, en réduire les coûts de production pour réduire les coûts d'alimentation des animaux et avoir des plantes faciles à produire, à distribuer et, pour une partie de l'année, à conserver. Une conséquence en sera sans doute une importance renforcée de l'herbe pâturée, qui occupe bien la surface libérée et qui est un système peu coûteux quand il est bien conduit. Mais, simultanément, la place du maïs fourrage sera confortée parce que, très souvent, l'alimentation à partir du pâturage n'est une démarche viable qu'en trouvant un complément d'alimentation estivale et hivernale dans le maïs ensilé. Le maïs fourrage est en effet une plante de stock irremplaçable, dont la vocation est d'avoir un bon niveau de productivité et d'être riche en énergie. C'est la seule plante fourragère qui permet, à toute période de l'année, une production laitière régulière, élevée et de qualité. Au sein d'une agriculture moins intensive, avec une distribution réduite de concentrés, l'animal devra s'adapter au cours de l'année à la disponibilité en herbe, avec en particulier des périodes de sous-alimentation au pâturage. La possibilité qu'auront les animaux de maintenir leur niveau de production et de reprendre du poids au cours d'une période d'alimentation à l'ensilage de maïs, avec des hybrides très ingestibles, très digestibles et très énergétiques est ainsi un facteur clé de la viabilité de l'élevage.

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

1. Progrès réalisés et perspectives sur la valeur alimentaire en relation avec la teneur en grain

*** Le grain différencie le maïs des autres plantes fourragères...**

Comparé aux autres plantes fourragères, le maïs se différencie par la présence de grain dans l'ensilage, conduisant à un fourrage mixte contenant à la fois des glucides de réserve et des glucides structuraux. Le grain est à la fois un facteur de valeur énergétique et un facteur de densité énergétique. Le grain est aussi un facteur de régularité de la valeur énergétique de la biomasse récoltée qui n'évolue que peu entre floraison et maturité ensilage. La diminution de la valeur énergétique au cours du cycle de végétation est au contraire une difficulté majeure rencontrée au cours de la croissance des plantes fourragères classiques, même si l'utilisation de cette qualité du maïs est contrainte par la nécessité de le récolter entre 30 et 35% de matière sèche dans la plante entière.

La vitesse et le site de digestion de chacune des deux fractions, amylacée pour le grain, hémicellulosique et cellulosique pour la tige et les feuilles, sont différents. La digestion de la fraction pariétale a lieu principalement dans le rumen. La digestion de la fraction amylacée, très élevée sur l'ensemble du tube digestif, se répartit quant à elle entre rumen, intestin grêle et gros intestin, avec une nature des produits de la digestion, et donc une utilisation métabolique par l'animal, différente suivant le site. La digestion d'une quantité importante d'amidon dans le rumen, qu'il provienne de la fraction grain de l'ensilage de maïs ou des concentrés, entraîne un déplacement de l'équilibre des populations microbiennes. L'activité amylolytique de l'écosystème microbien augmente au détriment de l'activité cellulolytique, entraînant une diminution de la digestion ruminale des parois végétales, et pouvant conduire à des phénomènes d'acidose ou de sub-acidose. Les parts respectives de la digestion ruminale et intestinale de la fraction grain de l'ensilage de maïs peuvent varier de façon importante selon le génotype et le type de grain, à un niveau de maturité donné (Phillipeau et Michalet-Doreau, 1996). Une proportion d'amidon by-pass supérieure à celle des maïs actuels permettrait donc une meilleure valorisation de la partie non-grain et une diminution des risques sanitaires. Pour cela, un critère simple fortement lié à la variabilité de dégradabilité ruminale de l'amidon, devra être disponible pour les sélectionneurs, et utilisable sur des échantillons de plante entière récoltés au stade ensilage.

*** ...mais la teneur en grain ne fait pas toute la valeur alimentaire du maïs fourrage**

Des essais ont par ailleurs été réalisés pour préciser la teneur en grain souhaitable d'un ensilage de maïs en éliminant, le jour de l'ensilage, le quart des épis dans des grandes parcelles destinées à l'alimentation de bovins. Ceci a permis d'obtenir des ensilages appauvris en grain de 6 points environ, mais avec des caractéristiques du non-grain identiques, distribués avec une complémentation énergétique et azotée raisonnée sur une base classique, par rapport à l'ensilage normal (Barrière et Emile, 1990 ; Emile et Barrière, 1992). Les résultats avec des vaches laitières et des jeunes bovins en croissance montrent que, avec des ensilages de maïs de digestibilité proches des normes habituelles (0,90 UFL) et complémentés de façon classique, il n'y a pas d'effet sur les performances des animaux de la réduction de teneur en grain de 48,0 à 41,5%. Une conclusion serait qu'une teneur en amidon de 30% (soit 46% de grain environ), voire un peu inférieure, est alors bien suffisante pour assurer les performances zootechniques dans des rations classiques. Cependant, si l'objectif de l'éleveur, dans un système plus désintensifié, est de couvrir l'ensemble des besoins énergétiques de l'animal avec l'ensilage de maïs, on pourrait rechercher des plantes ayant une teneur en grain un peu plus élevée, proche de 50%. Cela ne sera toutefois pertinent que si les maïs ensilage ont, simultanément, de très bonnes ingestibilité et digestibilité de la partie non-grain, la limite à cette démarche " tout maïs " étant l'équilibre azoté à obtenir dans la ration.

2. Variabilité génétique, dérive génétique et perspectives sur la valeur énergétique du maïs fourrage

*** Une variabilité génétique de la valeur alimentaire supérieure à celle des tables**

Les valeurs de référence de digestibilité et de valeur énergétique du maïs ensilage classiquement utilisées par les éleveurs sont données par les tables du " livre rouge " (Jarrige, 1988) ou par le logiciel Inration, et sont comprises entre 0,90 et 0,96 UFL/kg selon les conditions de végétation et de maturité. Avec un souci d'investigation systématique de la variabilité génétique, des mesures de digestibilités et de valeurs énergétiques ont été réalisées chaque année depuis 1969 à la Station INRA de Génétique et d'Amélioration des Plantes Fourragères de Lusignan avec des moutons en cage, outil de référence. A ce titre, des données ajustées des effets années sont actuellement disponibles pour 366 génotypes, qui correspondent à 30 années d'étude et 1 811 mini-silos.

L'étude de cette base de données montre qu'il y a une très large variabilité génétique des valeurs énergétiques qui sont en fait comprises entre 0,79 et 0,97 UFL/kg chez les hybrides précoces inscrits. Pour illustrer cela, il est possible de comparer les 174 hybrides précoces S1, S2, S3 étudiés à deux témoins, Rh200 et Rh291, utilisés lors des essais CTPS maïs fourrage pour les inscriptions 1999, et appartenant à l'un ou l'autre de ces 3 groupes de précocité. Ces hybrides Rh200 et Rh291 sont représentatifs de ce que l'on pourrait considérer comme des seuils de bonne et respectivement faible valeur énergétique. Un peu plus de la moitié des hybrides étudiés se situe entre ces deux témoins, mais un petit tiers des hybrides a une valeur UFL inférieure à celle du témoin faible (tableau 1).

Concernant les hybrides tardifs, dont l'échantillonnage n'est pas exhaustif, la valeur énergétique des 37 hybrides étudiés est comprise entre 0,76 et 0,91 UFL/kg, mais avec 35 hybrides sur 37 dont la valeur énergétique est inférieure ou égale à 0,88 UFL/kg. En se limitant à ceux inscrits après 1990, la moyenne de la valeur énergétique des hybrides étudiés est de 0,83 UFL/kg, avec des valeurs comprises entre 0,76 et 0,87 UFL/kg.

La variabilité génétique de la valeur énergétique du maïs ensilage est confirmée au travers des variations des performances zootechniques de taurillons ou de vaches laitières, même si le maïs n'est pas le seul fourrage de la ration. Parmi d'autres essais (Istasse *et al.* 1990 ; Carpentier *et al.*, 1995), ceux réalisés à Lusignan (Barrière *et al.*, 1995a, 1995b ; Emile *et al.*, 1996) ont montré que, tous les autres facteurs étant par ailleurs égaux, les productions de lait à 4% des vaches laitières peuvent différer de 1 à 3 kg (tableau 2) et les écarts de gain de croît des taurillons peuvent atteindre 100 g par jour, quand les animaux sont alimentés avec des hybrides de faible ou bonne valeur énergétique. Le choix d'un bon hybride est donc bien stratégique pour l'éleveur.

Tableau 1 : Variabilité et dérive de la valeur énergétique chez les variétés précoces (S0, S1, S2) de maïs inscrites entre 1958 et 1997 (Rh291 et Rh200 : deux témoins CTPS maïs fourrage utilisés lors des inscriptions 1999, et appartenant à l'un ou l'autre de ces 3 groupes de précocité).

Table 1 : Variability and drift of the energy value of early-heading (S0, S1, S2) maize cultivars registered between 1958 and 1997 (Rh291 and Rh200 are 2 official controls belonging to one or another of the above-cited groups, used in the registration trials of 1999).

Valeur énergétique	< à celle de Rh291 (0,872 UFL)		comprise entre Rh291 et Rh200		> à celle de Rh200 (0,914 UFL)	
	nombre	%	nombre	%	nombre	%
174 hybrides inscrits entre 1958 et 1997 :						
Très précoces	6	14,6	22	53,7	13	31,7
Précoces	19	23,2	51	62,2	12	14,6
Demi précoces	24	47,1	23	45,1	4	7,8
Ensemble	49	28,2	96	55,2	29	16,7
58 hybrides inscrits avant 1989 :						
Très précoces	0	0,0	6	50,0	6	50,0
Précoces	1	3,7	17	63,0	9	33,3
Demi précoces	6	31,6	11	57,9	2	10,5
Ensemble	7	12,1	34	58,6	17	29,3
116 hybrides inscrits en ou après 1989 :						
Très précoces	6	20,7	16	55,2	7	24,1
Précoces	18	32,7	32	58,2	5	9,1
Demi précoces	18	56,3	12	37,5	2	6,3
Ensemble	42	36,2	60	51,7	14	12,1

Différentes études des interactions génotypes x milieux, et en particulier une étude réalisée avec des mesures sur moutons, montrent que les effets d'interaction pour la digestibilité ou la valeur énergétique sont faibles par rapport aux effets principaux (Argillier *et al.*, 1997). La valeur d'un hybride varie en fonction du milieu, mais la valeur énergétique d'un bon hybride reste toujours supérieure à celle d'un hybride faible quelque soit le milieu. Là encore, le choix variétal est stratégique pour l'éleveur, qui ne dispose évidemment pas de la possibilité de changer de lieu, sachant que l'on ne sait pas non plus prévoir un effet lieu.

Tableau 2 : Effet sur la valeur énergétique (UFL) et sur la digestibilité des parois (digNDF) de l'introduction d'une lignée induisant une bonne valeur alimentaire dans un génome d'hybride inscrit L1 x L2.

Table 2 : Effect of the introduction of a 'good feeding-value' line into a registered L1 x L2 hybrid genome on the energy value (UFL) and the digestibility of cell walls (digNDF).

	UFL (/kg)	digNDF (%)	Production (t/ha)
L1 x L2	0,902	50,1	15,6
(L1 x W117) x L2	0,942	53,4	15,1
L1bm3 x L2bm3	0,963	56,5	12,9
(L1bm3 x W117bm3) x L2bm3	1,012	60,2	12,8
Témoin Rh200	0,914	50,9	15,6
Témoin Rh291	0,872	41,8	18,5

* Une dérive de la valeur énergétique suite à une sélection fondée sur la valeur en grain

Les hybrides utilisés pour construire les tables du " livre rouge " (Inra258, Funk245, Lg11...) ne sont plus cultivés en France ou en Europe, et cela depuis longtemps déjà. Si l'on considère que ce sont les hybrides précoces S0, S1, S2 inscrits depuis 1989 qui sont effectivement disponibles pour les éleveurs, alors 97% d'entre eux ont une valeur UFL inférieure à celle des hybrides utilisés pour établir les références des tables. La valeur énergétique moyenne de ces hybrides inscrits depuis 1989 est de 0,88 UFL/kg, soit 0,05 UFL/kg inférieure à la valeur aux normes (tableau 1). La fréquence des hybrides inscrits à partir de 1989 (année 1989 comprise) et ayant une valeur énergétique inférieure à celle du témoin Rh291 (faible) a été multipliée par trois par rapport aux hybrides inscrits avant 1989. Réciproquement, celle des hybrides ayant une valeur énergétique supérieure au témoin Rh200 (valeur élevée) a été divisée par trois. Plus généralement, 72% des hybrides inscrits à partir de 1989 ont une valeur énergétique inférieure à celle de la moyenne des deux témoins. Au niveau d'une ration et sur la base de 16 kg de matière sèche de maïs fourrage ingérés, la diminution de la valeur énergétique d'un ensilage de maïs de 0,05 UFL/kg représente environ 1,8 kg de lait aux normes, à compenser par 800 g de concentrés par animal et par jour. Cette situation est une situation moyenne, mais le risque le plus grand se situe en fait au niveau des extrêmes puisque les hybrides précoces les plus faibles sont passés de 0,86 à 0,80 UFL/kg, soit 0,13 UFL/kg au dessous de la norme, ce qui représente un équivalent énergétique dans la ration de 4,7 kg de lait aux normes.

Concernant les maïs tardifs, mais avec des réserves sur l'échantillonnage des variétés étudiées en tant que représentatives de chaque année d'inscription, la tendance semble être aussi à une diminution plus ancienne de la valeur énergétique du matériel. Dans le groupe de variétés étudiées, celles qui ont été inscrites à partir de 1977 ont une valeur moyenne de 0,83 UFL/kg, inférieure de 0,04 UFL/kg à celles des variétés inscrites avant 1977. Néanmoins, d'autres expérimentations sont nécessaires pour préciser la variabilité de la valeur alimentaire des hybrides tardifs utilisés en ensilage.

Le risque de dérive génétique existe tout particulièrement sur les critères que la sélection ne prend pas en compte. Cette dérive peut être de type aléatoire ou bien provenir de liaisons négatives entre critères. La recherche de plantes tolérantes à la verse et surtout résistantes à la casse à maturité du grain peut être contradictoire avec celle de l'amélioration de la digestibilité de la plante entière. L'utilisation de ressources génétiques apparentées à certaines familles dentées demi-tardives, qui ont contribué de façon majeure aux remarquables progrès en productivité, a sûrement contribué négativement à la valeur énergétique des hybrides. L'idée selon laquelle un bon maïs grain est aussi un bon maïs ensilage n'aura persisté que trop longtemps. La mise en place d'un critère de valeur alimentaire à l'inscription était effectivement devenue une nécessité urgente.

* Des possibilités importantes de progrès génétique pour la valeur alimentaire

La valeur énergétique du maïs fourrage est d'abord liée à la digestibilité de sa partie en parois végétales ($r = 0,77$ entre valeur UFL et digestibilité du NDF), puis à la teneur en amidon ($r = 0,60$). Sous l'hypothèse pas trop forte de leur indépendance génétique ($r^2 = 0,02$), la somme de ces deux facteurs expliquerait presque toutes les variations observées pour la valeur UFL ($0,77^2 + 0,60^2 = 0,95$). Le progrès génétique attendu par cycle de sélection peut être estimé à partir de l'héritabilité des caractères, avec $\Delta G = i h^2 \sigma_p$. Sachant que l'héritabilité (h^2) et l'écart type phénotypique (σ_p) de la digestibilité du NDF sont respectivement de 0,61 et 7,03, le gain génétique attendu est de 7,5 et 5,4 points de digestibilité de NDF par cycle, sous l'hypothèse d'une pression de sélection de 10 et 25% respectivement. Mais la liaison négative avec le rendement ($r = -0,50$) rendra ce progrès plus lent, ceci étant toutefois à tempérer par le fait que ces valeurs ont été calculées en l'absence d'introduction de ressources génétiques nouvelles. A titre d'illustration, le tableau 2 explicite l'effet sur la digestibilité des parois et la valeur énergétique, mesurées par les moutons, de l'introduction, en combinaison hybride trois voies, d'une lignée de bonne valeur alimentaire W117 dans un génome d'un hybride simple inscrit.

Compte tenu de ces valeurs d'héritabilités et de liaisons génétiques, avec l'utilisation en sélection de critères de digestibilité des parois comme DINAG ou dNDF (voir plus loin), et avec la prise en compte de la valeur UFL des hybrides à l'inscription, il est raisonnable de penser que les maïs de la décennie 2020 auront au moins retrouvé la valeur énergétique qu'ils avaient dans les années 1960, soit 0,93 UFL et que les meilleurs d'entre eux

se situeront autour ou au dessus de 0,95 UFL/kg. En revanche, il n'est pas évident que les progrès auront été simultanément accomplis au maximum à la fois en valeur énergétique et en productivité.

3. Les outils et les progrès à attendre sur la valeur énergétique du maïs fourrage

* Un critère de digestibilité plante entière pour comparer les hybrides en sélection

La mise en place d'un critère de digestibilité à l'inscription avait un préalable qui était de disposer effectivement d'un critère de sélection pour la digestibilité, utilisable sur de grands effectifs, et utilisable directement sur des échantillons de plante entière. Les travaux réalisés par l'INRA, les Instituts de recherche, Seproma et l'Agpm montrent qu'il y a une bonne liaison entre différentes méthodes de digestibilité *in vitro* et la digestibilité *in vivo* des hybrides. L'utilisation d'une solubilité enzymatique appliquée à des poudres de plantes entières (Aufrère et Michalet-Doreau, 1983 ; Ronsin, 1990) et prédite en NIRS allait permettre aux sélectionneurs d'estimer en routine la digestibilité *in vitro* des lignées ou hybrides en cours de sélection. L'équation de régression M4 (Andrieu, 1995 ; $r^2 = 0,49$) permet, à partir de la valeur de solubilité enzymatique (et de la teneur en azote), d'avoir une estimation de la valeur énergétique UFL des hybrides en sélection, puis à l'inscription. La porte se ferme aux hybrides de trop faible valeur alimentaire.

* Un critère de digestibilité des parois pour permettre à la sélection de progresser

Toutefois, une solubilité enzymatique des plantes entières est un outil peu satisfaisant pour le généticien. En effet, au sein d'une plante de maïs, on peut schématiquement distinguer les contenus cellulaires, dont la digestibilité est quasiment complète, et les parois cellulaires, dont la digestibilité est partielle et variable. Ainsi, la digestibilité d'une plante entière de maïs résulte essentiellement de sa teneur en amidon et en glucides solubles (et en matières azotées dont la variation intra-lieu et inter-génotypes est faible), et du niveau de digestibilité des parois, facteurs qui sont gérés par des mécanismes génétiques complètement différents. Il lui faut donc différencier des génotypes qui, à digestibilité égale de la plante entière, ont soit une teneur plus élevée en amidon, soit des tiges de meilleure qualité. Le critère DINAG est ainsi une estimation de la digestibilité de la partie non-amidon non-glucides solubles¹. Il peut aisément être calculé à partir de prédictions NIRS effectuées sur des échantillons de plantes entières, en supposant que l'amidon et les glucides solubles sont complètement digestibles. Il permet de lever cette dualité amidon / parois dans la valeur énergétique du maïs fourrage :

$$\text{DINAG} = \frac{[100 \times (\text{IVDMS}\% - \text{Amidon}\% - \text{Glucides solubles}\%)]}{(100 - \text{Amidon}\% - \text{Glucides solubles}\%)}$$

IVDMS : digestibilité *in vitro* de la matière sèche

Ce critère a de plus des qualités statistiques très intéressantes en sélection. Il est indépendant des teneurs en parois et de la précocité. Il est nettement plus stable sur les différents milieux que la solubilité plante entière, et il est souvent plus précis qu'une digestibilité calculée du NDF (dNDF de Struik, 1983, repris par Dolstra et Medema, 1990, puis Demarquilly, cité dans Andrieu *et al.*, 1999). Il a une héritabilité au moins égale à celle du rendement et supérieure à l'héritabilité de la solubilité plante entière. Ce qui est très important pour le sélectionneur : il y a une bonne liaison entre la valeur propre des lignées et leur valeur en croisement pour ce critère DINAG, ce qui permet un premier tri en lignée du matériel, diminuant considérablement les coûts de la sélection. Cette démarche visant à dissocier les facteurs de teneur en amidon d'une part, et de digestibilité des parois végétales d'autre part, est également complètement indispensable en terme de recherche de QTL

¹ La teneur en matière azotée des plantes peut être prise en compte dans la formule DINAG, qui peut être étendue sans difficulté à :

$$\text{DINAGZ} = \frac{[100 \times (\text{IVDMS}\% - \text{Amidon}\% - \text{Glucides solubles}\% - \text{Matières Azotées}\%)]}{(100 - \text{Amidon}\% - \text{Glucides solubles}\% - \text{Matières Azotées}\%)}$$

(Quantitative Trait Loci, soit zone chromosomique impliquée dans la variation d'un caractère quantitatif), outil aujourd'hui incontournable pour l'amélioration des maïs fourrage de demain.

4. Variabilité génétique de l'ingestibilité du maïs fourrage, et perspectives d'amélioration

* La variabilité génétique de l'ingestibilité des maïs fourrage, un facteur peu connu

Le principal facteur limitant de la production des animaux est la quantité d'énergie ingérée. Pour des raisons évidentes liées à l'encombrement du rumen, un hybride bien ingestible sera aussi obligatoirement un hybride de bonne digestibilité. Il est alors logique d'imaginer un continuum dans les déterminants génétiques de la digestibilité et de l'ingestibilité du maïs fourrage. Ce qui caractériserait un hybride de bonne ingestibilité serait alors, pour un niveau de digestibilité donné et élevé, d'abord une vitesse rapide de dégradation des parois végétales dans le rumen, mais aussi une vitesse élevée d'évacuation du rumen des constituants non digérés. Ce qui importera alors au sélectionneur de maïs fourrage, c'est de pouvoir mettre en évidence ce " plus " des hybrides de maïs plus ingestible au cours de ses programmes de sélection, tous les autres facteurs étant part ailleurs semblables (en particulier teneur en matière sèche, teneur en grain, valeur énergétique, et conditions de culture, de récolte et de conservation identiques).

En l'état actuel des connaissances, une telle variabilité génétique de l'ingestibilité, prouvée par des essais sur animaux, semble assez exceptionnelle. Parmi tous les essais publiés de comparaison d'hybrides avec des bovins en production, des différences d'ingestibilité significatives, voisines de 1,5 kg de matière sèche par animal et par jour, et non liées à des différences de digestibilité ou de valeur énergétique, ont été mises en évidence de façon répétable pour l'hybride Dk265 (tableau 3). Des résultats récents obtenus à Lusignan laissent penser qu'il en est peut-être de même pour l'hybride Rh251. Dans une note présentée au Journées 3R de 1997, Andrieu *et al.* signalent aussi des différences significatives d'ingestibilité entre des hybrides non spécifiés et comprises entre 0,9 et 1,6 kg, mais peut-être en partie liées à la digestibilité des hybrides. Un important écart d'ingestibilité s'observe aussi de façon répétable avec les hybrides à nervures brunes bm3 sachant toutefois que, entre les formes normales et bm3, il y a là encore une différence importante de digestibilité des parois. Les travaux à venir supposent d'abord une recherche systématique de variabilité pour l'ingestibilité, mesurée par des bovins, au sein d'hybrides expérimentaux construits avec des lignées ayant des caractéristiques pariétales favorables, qui seront les supports des recherches de critères de sélection et des recherches des déterminants génétiques et moléculaires des variations observées.

Tableau 3 : Variabilité génétique, mesurée par des vaches laitières, de la valeur énergétique et de l'ingestibilité d'hybrides normaux de maïs fourrage.

Table 3 : Genetic variability, measured on dairy cows, of the energy value and the voluntary intake of normal forage maize hybrids.

Hybride	Essai 1 (97 jours)			Essai 2 (105 jours)		
	Rh162	Brutus	Dk265	Rh162	Rh208	Dk265
Teneur en grain (%)	46,3	46,7	46,2	49,3	51,7	54,3
Teneur en MS (%)	37,1	37,1	36,8	32,9	31,7	33,4
Ingéré maïs (kg)	15,9	16,2	17,6	16,7	16,3	17,9
Concentrés (kg)	4,1	4,1	4,1	4,5	4,5	4,5
Lait (kg)	27,1	27,6	28,1	27,5	28,5	29,0
Lait à 4% (kg)	28,6	29,6	29,5	27,5	29,1	30,6
Gain de poids (g/jour)	229	302	565	263	190	250
Valorisation UFL du maïs	15,6	16,7	17,4	16,0	16,3	17,5

* De la nécessité de trouver un critère d'évaluation de la digestibilité

En ce qui concerne la recherche d'un critère utilisable en sélection sur de grands effectifs, différentes démarches sont envisageables. La plus logique est de faire des mesures de cinétiques de dégradation *in situ*, qui permettent d'avoir accès, pour chaque hybride testé, à la vitesse de dégradation et à la dégradabilité maximale (mais non à la vitesse d'évacuation des particules non digérées dans le rumen). Différents critères peuvent alors être construits, qui s'appuient sur des mesures en nombre plus limité que celles permettant d'établir des cinétiques complètes (Barrière *et al.*, 1998). Les résultats disponibles sont actuellement insuffisants pour les valider et l'utilisation d'animaux fistulés reste très contraignante. La seconde démarche en terme de recherche de critère est de tenter de savoir si une mesure de la dégradabilité *in vitro* (DINAG, dNDF) ne serait pas suffisante pour qualifier le potentiel d'ingestibilité d'un hybride. Ceci n'est sans doute pas à exclure, sous réserve d'avoir une mesure précise et très discriminante de la digestibilité de la fraction pariétale, et cela à des temps précoces et tardifs. A cette mesure pourrait être ajoutée une caractérisation de la résistance mécanique des tissus végétaux à la réduction en fine particules.

En pratique, un hybride très bien ingéré peut apparaître aussi moins bien valorisé par les vaches laitières, à complémentation égale, l'excédent d'énergie disponible étant en partie seulement utilisé sous forme d'une reprise de poids supérieure (tableau 3). De tels hybrides n'expriment en fait leur potentiel que dans le cas où la complémentation énergétique est réduite d'une valeur proche de celle correspondant au supplément d'ensilage ingéré, comme cela avait été précédemment observé avec les hybrides à nervures brunes bm3 (Hoden *et al.*, 1985). Les hybrides plus ingestibles permettent de produire " gratuitement " 2 à 3 kg de lait par animal et par jour par rapport à un hybride moyen actuel, avec une réduction de la distribution de concentrés égale au supplément de maïs ingéré. A digestibilité et teneur en matière sèche égales, les hybrides des décennies à venir seront sans doute mieux ingérés de 1 à 2 kg de matière sèche par animal et par jour, comparés aux hybrides classiques actuels, se situant ainsi au moins au niveau d'ingestion de Dk265 ou des hybrides bm3.

5. Des hybrides de maïs fourrage à nervures brunes bm3 chez les éleveurs ?

Le gène bm3, repérable dans le phénotype par la coloration brune des nervures des plantes qu'il induit, confère aux maïs une amélioration très importante de leur digestibilité et ingestibilité. L'utilisation en culture de génotypes bm3 a été jusqu'à ce jour limitée par les défauts agronomiques de ce matériel, en particulier avec une diminution de la productivité, de la précocité et de la tenue de tige en végétation et à maturité ensilage. Cependant, l'effort de sélection de lignées bm3 a été tout à fait mineur par rapport à ce qui a été fait sur le matériel normal. Face aux progrès sur la digestibilité et l'ingestibilité apporté par ce gène, on peut se demander si, à terme, des hybrides bm3 seront présents, ou non, sur le marché. Pour ce qui est des hybrides précoces, la perte de qualités agronomiques liée à l'état homozygote bm3/bm3, et les progrès potentiels sur le matériel normal ne rendent pas forcément très probable la mise sur le marché de variétés à nervures brunes. Toutefois, l'utilisation d'un géniteur bm3 en croisement avec une lignée normale est peut-être une voie à explorer. Cela permettrait de faire des croisements entre une lignée cornée de bonne valeur alimentaire et une lignée dentée de bonne valeur agronomique, reconvertie sous forme bm3. L'hybride de structure génétique N/bm3 aurait un phénotype normal, mais n'exprimerait comme activité enzymatique COMT (activité acide Caféique O-Méthyl Transférase) dans la voie de biosynthèse des lignines que celle apportée par l'allèle de la lignée cornée. Les travaux de Vignols *et al.* (1995) ont en effet montré que la mutation bm3 était une délétion de l'exon 2 du gène de structure de la COMT. Plus généralement, des hybrides chez lesquels des activités enzymatiques auraient été éteintes chez le parent responsable d'une lignification très forte pourraient, hypothétiquement, conserver une bonne digestibilité et ingestibilité, sans diminution notable de la valeur agronomique. Cette solution permettrait aussi d'avoir des dentés purs en zone de culture d'hybrides demi-précoces. Par rapport au gène bm3, la situation est sans doute un peu différente pour les hybrides tardifs, qui sont en moyenne de plus faible valeur alimentaire que les précoces. Il semble en effet qu'il y ait actuellement un petit intérêt, en particulier aux USA, pour l'utilisation en ensilage d'hybrides bm3 en zone de culture de matériel tardif. En effet, la dépréciation de rendement sur des hybrides ayant une production proche de 25 t MS/ha peut être d'autant plus acceptable que la forme bm3 apporte des qualités de digestibilité et d'ingestibilité qui peuvent être réellement limitantes sur nombre d'hybrides de ce type.

6. Bases biochimiques et histologiques de la valeur alimentaire du maïs fourrage

Les parois végétales sont constituées essentiellement d'une structure fibrillaire cellulosique, noyée dans une matrice de composés phénoliques et d'hémicelluloses. La teneur en lignine est le principal facteur limitant de la dégradabilité de ces parois mais d'autres facteurs influencent leur digestibilité, dont la composition biochimique de cette lignine et la fréquence des ponts réalisés par l'acide férulique entre la lignine et les hémicelluloses. La variabilité de la proportion d'arabinose et de xylose dans les arabinoxylanes peut aussi modifier la dégradabilité ruminale.

Le tableau 4 présente la comparaison de 7 lignées normales dont les digestibilités des parois de tiges (portion en dessous de l'épi supérieur) sont différentes (Méchin *et al.*, 1999). La lignée Lh224, qui est la plus lignifiée, est aussi celle qui a la plus faible digestibilité de parois. Mais les lignées W117, F2 et F251, qui présentent une différence de digestibilité de parois de 10 à 12 points, ont pourtant les mêmes teneurs en lignine. En revanche, la lignine des lignées F2, et surtout W117, est plus liée aux hémicelluloses par des ponts d'acide férulique (acide férulique étherifié) que celle de la lignée F251. Les lignées F251 et F4, qui ont la même digestibilité de parois, ont en revanche des teneurs en lignine nettement différentes. La lignine de la lignée F4 est aussi plus liée aux hémicelluloses que celle de la lignée F251. La thio-acidolyse met également en évidence pour les trois lignées W117, F2 et F251 des compositions monomériques différentes (teneur et rapport entre syringyl et guaiacyl). Toutes les combinaisons de ces facteurs, et d'autres très probablement, contribuent à la mise en place du résultat final qu'est la digestibilité de la paroi végétale du maïs fourrage. Les lignées bm3, qui se caractérisent ainsi par une digestibilité des parois nettement plus élevée que les isogéniques normaux, ont une teneur en lignine plus faible, et des modifications très importantes de la composition de la lignine. La découverte récente de lignées telles F4 ayant une digestibilité et une teneur en lignine proches de celles des lignées bm3 ouvre des perspectives très encourageantes en sélection de matériel normal maïs fourrage de haute valeur alimentaire. Elle conforte aussi la nécessité de s'appuyer sur des ressources génétiques autres que celles utilisées pour la sélection des maïs grain (Barrière, 2000).

La répartition spatiale des tissus lignifiés dans l'écorce ou la moelle contribue probablement aussi à la variabilité de digestibilité des structures pariétales. Les coupes histologiques faites par Rocher (1999) montrent par exemple des épaisseurs de sclérenchyme cortical très proche entre les lignées Lh224 et F251 (0,047 et 0,041 mm) alors que ces lignées sont très différentes en teneur en lignine et en digestibilité, mais les faisceaux vasculaires de Lh224 sont aussi beaucoup plus lignifiés. La lignée F4 semble présenter une densité de la lignification particulièrement faible, en particulier par rapport à F251 qui a pourtant le même niveau de digestibilité des parois.

Tableau 4 : Digestibilité des parois (digNDF) et composition des parois d'une collection de lignées normales de maïs.

Table 4 : Cell wall digestibility (digNDF) and cell wall composition of a collection of normal maize lines.

	Digestibilité du NDF	Lignine KLASON (% NDF)	Acide paracoumarique estérifié*	Acide férulique étherifié*	Syringyl* + Guaiacyl*	Syringyl / Guaiacyl
Lignées normales						
Lh224	24,0	19,9	19,9	2,3	1223	1,07
F7025**	30,6	17,9	21,8	1,9	932	1,63
W117	26,8	17,2	27,8	1,6	836	1,72
F2	28,6	17,5	19,4	2,3	844	1,56
F251	38,1	17,4	21,2	1,6	817	1,05
F7012	30,6	16,5	19,3	1,6	781	1,23
F4	36,8	14,7	19,5	2,2	971	1,79
Lignées bm3						
F2bm3	39,7	13,4	9,3	2,1	860	0,32
F7026bm3	40,8	13,3	10,1	1,6	697	0,29

* acides paracoumarique et férulique en mg/g de NDF ; somme des résidus syringyl et guaiacyl en μ mole/g de lignine KLASON)

** F7025 est la version quasi isogénique normale de F7026bm3.

7. Bases génétiques et moléculaires de la valeur alimentaire, et utilisation des QTL

* Les approches moléculaires, méthodologies incontournables

La sélection pour la valeur énergétique sera d'autant plus efficace que des QTL expliquant une part significative de la variation auront été identifiés et que leur introgression dans des lignées élitaires pour les autres caractères pourra être réalisée en sélection assistée par marqueurs. Les études présentant des recherches de QTL liés à la valeur alimentaire du maïs sont très peu nombreuses. Une première étude a été réalisée par Lübberstedt *et al.* (1997) dans des descendances en croisement de lignées F3 recombinantes par 2 testeurs. Un seul QTL de digestibilité de plante entière commun aux 2 testeurs et expliquant au moins 10% de variation est alors mis en évidence sur le chromosome 3. Ce résultat illustre bien que les facteurs génétiques conditionnant la teneur en grain et ceux qui conditionnent la digestibilité des parois, qui construisent la digestibilité de la plante entière, ne peuvent pas être efficacement recherchés derrière la valeur moyenne qu'est la résultante digestibilité de la plante entière. Dans la famille de lignées recombinantes INRA issue du croisement entre les lignées I0 et F2, des QTL expliquant 7 et 15% de la variabilité de digestibilité des parois des lignées en valeur propre (et 19 et 10% de la valeur en croisement par le testeur F252) ont été mis en évidence respectivement sur les chromosomes 4 et 7 (Méchin, 1999). Pour ces 2 QTL, il ne semble pas y avoir à ce jour de gènes candidats identifiés dans ces régions chromosomiques. Mais des QTL de digestibilité de parois ou de teneur en lignine dans la paroi, à effet plus ou moins important, ont été mis en évidence à proximité immédiate de chacun des 4 loci *brown-midrib*.

Concernant l'ingestibilité, une hypothèse raisonnable est sans doute de considérer que les QTL d'ingestibilité correspondent à un sous-ensemble de QTL de digestibilité, avec des allèles de gènes de structure ou de régulation très particuliers, et / ou à un regroupement important ou particulier d'un ensemble de ces QTL avec des effets additifs ou des effets épistatiques, plutôt qu'à des QTL qui seraient très spécifiques de l'ingestibilité. Ceci étant, leur mise en évidence suppose bien d'avoir préalablement identifiés les géniteurs qui les possèdent, puis de vérifier leur efficacité sur animaux, après leur introgression dans des géniteurs plus classiques. D'une manière plus générale, la compréhension du phénomène " meilleure ingestibilité " sera plus facile, plus sûre et moins coûteuse à mettre en œuvre à partir d'une recherche de ses déterminants moléculaires, plutôt qu'à partir de mesures sur animaux fistulés.

* Perspectives offertes par le génie génétique...

L'utilisation de stratégies de modification génétique devrait aussi être particulièrement efficace à ce niveau. En effet, nombre des gènes régulant la lignification semblent avoir chacun un effet fort, comme le montrent les effets des mutations *brown-midrib* ou les premières transformations faites sur des plantes modèles. Ainsi, des tabacs transformés ayant respectivement des activités enzymatiques COMT ou CAD (activité Cinnamyl Alcool Déshydrogénase) réduites ont tous deux des digestibilités de parois augmentées (Bernard-Vailhé, 1995). Les modulations par génie génétique seront d'autant plus pertinentes, et mieux acceptées, que les régulations introduites seront spécifiques de tissus où elles sont effectivement utiles, et que les transgènes utilisés proviendront du maïs.

Les acquis sur les espèces modèles, et d'autres espèces d'intérêt agronomique, devraient être particulièrement riches de conséquences concernant la connaissance de la mise en place des parois et de la lignification, et donc la compréhension des bases moléculaires de la digestibilité du maïs fourrage. Nombre d'enzymes de la voie de biosynthèse des lignines sont déjà clonées et/ou séquencées et/ou cartographiées sur *Arabidopsis*, le riz, l'eucalyptus, le peuplier, etc., et certaines le sont aussi sur le maïs (voir Collazo *et al.*, 1992 ; Halpin *et al.*, 1998 ; Pichon *et al.*, 1998 ; Civardi *et al.*, 1998). Des recherches de gènes candidats peuvent donc être entreprises, en incluant aussi des gènes codant pour des protéines ayant une fonction de facteur de transcription, qui pourront aussi être identifiés à travers des recherches systématiques d'EST dans des tissus en cours de lignification (EST : Expressed Sequence Tag, ou séquence partielle d'un ADN exprimé).

Pour contribuer à la recherche des facteurs moléculaires de la variation de la digestibilité ou de l'ingestibilité, une étude de la variabilité allélique de certaines enzymes stratégiques est possible, tant au niveau du gène de structure que du promoteur, sans se limiter à une étude du matériel élite classique, mais en ouvrant largement à des ressources génétiques structurées, en particulier celles oubliées ou éliminées par la sélection " grain ". Outre la connaissance et la compréhension des phénomènes, ceci permettra de mettre

en évidence les allèles les plus favorables, puis de les introgresser dans les lignées élites en cours de sélection. Les maïs des décennies à venir seront en effet autant construits allèle par allèle que sélectionnés après des mesures globales consécutives à des essais au champ.

8. Estimation de la valeur alimentaire pour et chez l'éleveur : les précautions méthodologiques sont indispensables

Pour l'éleveur, l'estimation de la valeur alimentaire se pose à deux niveaux. Le premier est celui du choix variétal avant le semis. Il faut ici affirmer fortement que seuls des résultats de mesures faites dans des réseaux d'essais structurés ont un sens. L'éleveur dispose donc des informations des obtenteurs, de celles obtenues lors de l'inscription des variétés, et de celles disponibles après les essais du réseau d'essai post-inscription conduit par l'AGPM. Il peut aussi disposer d'informations obtenues par sa coopérative ou son négociant qui mettent en place des essais structurés comparatifs. En revanche, la comparaison de valeurs issues de collectes d'échantillons chez des éleveurs dans une région donnée sont globalement à proscrire, parce que tous les hybrides ne sont pas cultivés dans les mêmes milieux. Le classement obtenu n'est alors pas un classement des hybrides, mais le résultat d'une confusion rédhibitoire entre des hybrides et des milieux. Valoriser de telles données issues du terrain serait néanmoins intéressant, et paraît à terme envisageable avec la disponibilité à moindre coût d'appareils de saisie automatique de données météorologiques. Pour cela, il ne faudrait faire les comparaisons que par groupes pédoclimatiques semblables (mêmes sol, fumure, pluviométrie et irrigation en quantité et en répartition, somme de températures, etc.) et à condition qu'il y ait un nombre suffisant d'observations pour chacun des hybrides dans chacun de ces groupes pédoclimatiques homogènes (au moins égal à 30). Les comparaisons ou les rapprochement intergroupes ne sont alors envisageables que s'il y a plusieurs hybrides communs aux différents groupes, en exprimant les valeurs des autres hybrides en pourcentage de la moyenne de ces témoins.

Le second besoin d'estimation de la valeur alimentaire pour l'éleveur se situe à la récolte. Des prédictions faites actuellement sur des échantillons pris dans les remorques ou les silos répondent à ce besoin pour la digestibilité et des travaux sont en cours pour l'ingestibilité. Mais une bonne représentativité des échantillons est difficile à atteindre en dessous de 10 ou 15 prises par parcelle ou par silo (qui peuvent être ensuite soigneusement mélangés, avec seulement 3 répétitions analytiques). Une solution envisageable dans un futur plus ou moins proche chez l'éleveur serait alors, pour la valeur énergétique, d'utiliser une valeur de référence en UFL pour chaque variété, valeur qui serait ajustée par des facteurs de correction liés au milieu pédoclimatique qui corrigeraient les effets du milieu et du silo sur cette valeur de référence, en relation là-aussi avec une acquisition de données pédoclimatiques relativement fine sur l'exploitation.

Conclusions

Il est ainsi raisonnable de penser que l'élevage des années 2020-2030 reposera sur la complémentarité et l'association entre le pâturage sur des surfaces agrandies et l'affouragement avec un maïs ensilage d'excellentes qualités. Ce maïs fourrage de demain, avec une génétique spécialisée " maïs fourrage " sera une plante rustique, productive, facile à conduire, bien intégrée dans l'environnement (Barrière et Emile, 2000, même ouvrage), avec une teneur et une qualité du grain minimisant les interactions digestives, avec une valeur énergétique se rapprochant de 1 UFL/kg et une ingestibilité élevée de l'ensilage. La très bonne valeur alimentaire de ces maïs fourrage sera d'autant plus importante que leur utilisation se situera dans une conduite de l'alimentation des animaux plus restrictive sur la distribution de concentrés. Dans une agriculture désintensifiée, l'animal devra s'adapter au cours de l'année à la disponibilité en herbe et en fourrages, avec en particulier des périodes de sous-alimentation. La possibilité qu'auront les animaux d'assurer leur production de lait et de reprendre du poids au cours d'une période d'alimentation à l'ensilage de maïs, avec des hybrides très ingestibles, très digestibles, et très énergétiques est aussi un atout essentiel du maïs fourrage de haute valeur alimentaire. Pour arriver à cet objectif, le sélectionneur devra sans doute "retourner" à des ressources génétiques un peu délaissées, parce que la priorité de la sélection aura été trop longtemps la seule production de grain. La compréhension des bases histologiques, physiologiques et biochimiques de ce qui fait la valeur alimentaire, en s'appuyant aussi sur des bases génétiques élargies, offrira des possibilités considérables de progrès, tant par l'utilisation de méthodes de sélection et de construction de

génotypes assistées par marqueurs, que par l'utilisation de systèmes de modulation de la lignification par transgénèse, si cette voie, sécurisée, est acceptée par les consommateurs.

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

Remerciements

Nous remercions M. Rives, C. Dillmann et G. Lemaire pour leur relecture critique de ce texte. Nous remercions également les membres de ProMaïs qui ont permis par leur soutien et leur collaboration la réalisation de nombre des travaux présentés dans ce texte.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Andrieu J. (1995) : "Prévision de la digestibilité et de la valeur énergétique du maïs fourrage à l'état frais", *INRA Prod. Anim.*, 8 (4), 273-274.

Andrieu J., Rouel J., Perry C., Bony J. (1997) : "Influence de l'hybride sur l'ingestibilité chez la vache laitière des ensilages de maïs plantes entières", *Journées 3R, Renc. Rech. Ruminants*, 4, 98.

Andrieu J., Barrière Y., Demarquilly C. (1999) : "Digestibilité et valeur énergétique des ensilages de maïs, le point sur les méthodes de prévision au laboratoire", *INRA Prod. Anim.*, 12, 391-396.

Argillier O., Barrière Y., Traineau R., Emile J.C., Hébert Y. (1997) : "Genotype x Environment interactions for digestibility traits in silage maize, estimated from in vivo measurements with standard sheep", *Plant Breeding.*, 116, 423-427.

Aufrère J., Michalet-Doreau B. (1983) : "In vitro digestibility and prediction of digestibility of some by-products", *EEC Seminar*, 26-29 September, Mlle Gontrode, Belgique.

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

Barrière Y., Emile J.C. (1990) : "Effet des teneurs en grain et de la variabilité génétique sur la valeur énergétique du maïs ensilage mesurée par des vaches laitières", *Agronomie*, 10, 201-221.

Barrière Y., Emile J.C., Traineau R., Hébert Y. (1995a) : "Genetic variation in the feeding efficiency of maize genotypes evaluated from experiments with dairy cows", *Plant Breeding*, 114, 144-148.

Barrière Y., Emile J.C., Hébert Y. (1995b) : "Genetic variation in the feeding efficiency of maize genotypes evaluated from experiments with fattening bulls", *Agronomie*, 15, 539-546.

Barrière Y., Tovar-Gomez M.R. Emile, J.C., Sauvart D. (1998) : "Genetic variation in rate and extent of the in situ cell wall degradation of maize stalks at silage harvest time", *Agronomie*, 18, 581-589

Bernard-Vailhé M.A. (1995) : *Influence de la qualité des lignines et acides phénols sur la dégradation des parois végétales dans le rumen - Etude de plantes transgéniques et normales*, thèse Université Blaise Pascal, Clermont-Ferrand, 226 p.

Carpentier B., Haurez P., Brauschwig P., Haurez P., Joulie M. (1995) : "Valorisation par les jeunes bovins et les vaches laitières d'ensilages de maïs choisis pour leur digestibilité différente", *Rencontre Recherche Ruminants*, Institut de l'Elevage Ed., 2, 113-118.

Civardi L., Rigau J., Puigdomenech P. (1998) : "Nucleotide sequences of two cDNAs coding for Caffeoyle-CoenzymeA O-Methyltransferase and study of their expression in Zea mays", *Plant Physiol.*, 120 (4), 1206.

Collazo P., Montoliu M., Puigdomenech P., Rigau J. (1992) : "Structure and expression of the lignin O-Methyltransferase gene from Zea mays", *Plant Mol. Biol.*, 20, 857-867.

Dolstra O., Medema J.H. (1990) : "An effective screening method for genetic improvement of cell-wall digestibility in forage maize", *Proc. 15th Congr. maize and sorghum section of Eucarpia*, Baden, Austria, June 4-8, 258-270.

Emile J.C., Barrière Y. (1992) : "Effets de la teneur en grain de l'ensilage de maïs sur les performances zootechniques des vaches laitières", *INRA Prod. Anim.*, 5, 113-120.

Emile J.C., Barrière Y., Mauries M. (1996) : "Effects of maize and alfalfa genotypes on dairy cow performances", *Ann. Zootech.*, 45, 17-27.

Halpin C., Holt K., Chojecki J., Oliver D., Chabbert B., Monties B., Edwards K., Barakate A., Foxon G.A. (1998) : "Brown-midrib maize (bm1), a mutation affecting tje cinnamyl alcohol deshydrogenase gene", *Plant Journal*, 14 (5), 545-553.

Hoden A., Barrière Y., Gallais A., Huguet L., Journet M., Mourguet A. (1985) : "Le maïs brown-midrib plante entière. III Utilisation sous forme d'ensilage par des vaches laitières", *Bull. Tech. CRZV Theix*, INRA, 60, 43-58.

Istasse L., Gielen M., Dufrasne L., Clinquart A., Van Eenaeme C., Bienfait J.M. (1990) : "Ensilage de maïs plante entière, comparaison de 4 variétés. 2. Performances zootechniques", *Landbouwtijdschrift - Revue de l'Agriculture*, 43, 996-1005.

Jarrige R. (1988) : *Alimentation des bovins, ovins et caprins*, Ouvrage collectif dirigé par INRA Ed., 305-314.

Lübberstedt T., Melchinger A.E., Klein D., Degenhardt H., Paul C. (1997) : "QTL mapping in testcrosses of European flint lines of maize. II. Comparison of different testers for forage quality traits", *Crop Sci.*, 37, 1913-1922.

Méchin V. (1999) : *Etude des facteurs biochimiques et génétiques explicatifs de la variabilité pour la valeur alimentaire du maïs fourrage*, thèse INA PG, 205 p.

Méchin V., Argiller O., Ménanteau V., Barrière Y., Mila I., Pollet, B., Lapierre C. (1999) : "Relationship of cell wall composition to in vitro cell wall digestibility of maize inbred line stems", *J. Sci. Food Agric.*, sous presse.

Phillipeau C., Michalet-Doreau B. (1996) : "Influence of genotype and starch maturity of maize on ruminal starch degradation", *Anim. Feed Sci. Technol.* (accepted).

Pichon M., Courbou I., Beckert M., Boudet A., Grima-Pettenati J. (1998) : "Cloning and characterization of two maize cDNAs encoding cinnamoyl-CoA reductase (CCR) and differential expression of the corresponding gene", *Plant Mol. Biol.*, 38 (4), 671-676.

Rocher F. (1999) : *Variabilité histologique au sein d'une collection de tiges de lignées de maïs*, mémoire de maîtrise INRA Lusignan et Université de Poitiers.

Ronsin T. (1990) : "Use of NIRS prediction of digestibility in a breeding program for silage maize", *Proc. 15th Congr. of maize and sorghum section of Eucarpia*, June 4-8, Baden, Austria, 277-288.

Struik P.C. (1983) : *Physiology of forage maize (Zea mays L.) in relation to its productivity*, doctoral thesis, Wageningen, 97 p.

Vignols F., Rigau J., Torres M.A., Capellades M., Puigdomènech P. (1995) : "The brown midrib 3 (bm3) mutation in maize occurs in the gene encoding caffeic acid O-methyltransferase", *Plant Cell.*, 7, 407-416.

SUMMARY

Forage maize. III – Evaluation and prospects of genetic progress in feeding value characteristics

In the past 15 years, considerable progress has been achieved in the yield of forage maize and in its resistance to lodging, but this is not the case for the feeding value of the hybrids, as this factor was not taken into account in the registration of new cultivars. The net energy content of modern hybrids is about 0.05 UFL (F.U. for milk) per kg below that of the older hybrids, with values ranging from 0.79 to 0.97 UFL/kg, while the standard value for maize is considered to be approximately 0.93 UFL/kg. There is now a new test, DINAG, based on the enzymatic solubility of the whole plant excluding starch and soluble carbohydrates, which is expected to give the possibility of breeding more digestible plants. The study of cell wall lignification and that of the relationships between the DINAG value and lignification traits will supply physiological explanations to the variations in the digestibility of maize. The first results showed that lines with similar lignin contents may have very different cell wall digestibilities. The molecular approach will be of great interest. Some major QTL's of lignification and DINAG value were identified, and some of them were mapped in the close vicinity of brown midrib loci. In the near future, forage maize cultivars will be plants with a high digestibility and voluntary intake, and with agricultural features adapting them to a sustainable farming system.