



HAL
open science

Relations source-puits et sélection du maïs pour la résistance à la pourriture des tiges

Yves Y. Barrière, R. Cassini

► **To cite this version:**

Yves Y. Barrière, R. Cassini. Relations source-puits et sélection du maïs pour la résistance à la pourriture des tiges. *Agronomie*, 1981, 1 (8), pp.707-711. hal-02725255

HAL Id: hal-02725255

<https://hal.inrae.fr/hal-02725255>

Submitted on 2 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.

Relations source-puits et sélection du maïs pour la résistance à la pourriture des tiges

Yves BARRIÈRE, Antoine PANOUILLE (*) & Roger CASSINI (**)

avec la collaboration technique de J. B. DUBURCQ & M. DUPIN (*)

I.N.R.A., Laboratoire de Génétique et d'Amélioration des Plantes, Mons-en-Chaussée, F 80200 Péronne

(*) I.N.R.A., Station expérimentale du Maïs, F 40590 Saint-Martin-de-Hinx

(**) I.N.R.A., Station de Pathologie végétale, Route de Saint-Cyr, F 78000 Versailles.

RÉSUMÉ

Maïs,
Fusarium,
Relations source-puits,
Défoliation,
Sénescence,
Sensibilité au froid.

L'étude des proportions relatives des différentes parties de plantes de maïs (feuilles + gaines, tige, épi total (= grains + rafle + spathes) ou grain et reste de l'épi) a été suivie de la floraison à la récolte sur 7 hybrides trois-voies de sensibilité connue à la pourriture des tiges, en deux lieux. Les génotypes résistants semblent avoir une teneur en matière sèche de la tige supérieure, un rapport matière sèche de la tige/matière sèche de la plante entière supérieur et enfin un rapport matière sèche de l'épi total/matière sèche de la plante entière inférieur, dès 30 à 45 jours après la floraison. La pourriture des tiges résulterait donc des inter-relations entre les 3 groupes de facteurs : sensibilité intrinsèque aux agents pathogènes, même à ceux qui ne manifestent qu'une faible agressivité, relations maturité-sénescence-chocs physiologiques, relations source-puits. Tout facteur susceptible d'entraîner un prélèvement supplémentaire dans la tige ou les racines et tout facteur susceptible de hâter la sénescence contribuent à l'apparition et/ou à l'augmentation de la pourriture des tiges. L'importance des relations source-puits dans la pourriture des tiges confirme par ailleurs que la recherche de génotypes résistants doit être réalisée sur des croisements hétérotiques et non sur les lignées.

SUMMARY

Corn,
Fusarium,
Sink-source relationships,
Defoliation,
Senescence,
Chilling injury.

Sink-source relationships and maize breeding for stalk rot resistance

Growth pattern of corn in relation to stalk rot was first studied by WALL & MORTIMORE (1965). Seven three-ways early french hybrids have been grown at two locations (Mons, northern France ; St Martin de Hinx, southern France), with a defoliation treatment in the second one. Respective dry-matter weights of leaves + sheaths, stalk, kernels + husks + cob (= whole ear), or kernels, husks + cob, were recorded six times from mid-silking to maturity. Stalk rot resistant hybrids have more stalk dry-matter, a higher stalk/whole plant ratio, and a smaller whole ear/whole plant ratio (fig. 1, table 1). When the source is reduced by defoliation, stalk rot develops on resistant and susceptible hybrids, but a little earlier on susceptible ones (table 2). Leaf area seems larger for resistant genotypes. Susceptibility to pathogens, sink-source balance and maturity-senescence-stresses relationships explain corn root and stalk rot susceptibility (fig. 2). This concept agrees with DODD one's (1980) of « photosynthesis stress-translocation balance » concept for predisposition to stalk rot. Increased translocations from root and stalk to grain with shading, defoliation or smaller leaf area, early senescence, ear prolificacy or higher kernels number induce or increase root and stalk rot. Senescence can be increased by stresses such as drought, chilling injury or foliar diseases. Roots are rotting first, stalk are invaded after by probably weak and opportunistic pathogens, capable of attack on senescent and sink-source unbalanced plants. Isolated *Fusarium roseum* are probably not the only important fungi, and roots may be invaded by different soil fungi, as it was shown by ROUHANI *et al.*, (1979).

Corn breeding for stalk rot resistance must deal with 1) active resistance in turgescence tissue, and resistance in senescent or semi-senescent tissue by phenolic compound or root mechanical resistance, 2) non senescent or late senescent plants, 3) stresses increasing senescence resistance, 4) sink-source relationships with a good ear/whole plant ratio, and last, efficient photosynthesis without foliar area restriction. Scores should be obtained only on heterotic hybrids and stalk rot scores must be rot ones and not stalk breakage ones.

I. INTRODUCTION

La verse parasitaire du maïs, maladie de pourriture de tiges et de racines régulièrement observée au cours de la maturation des plantes, a fait l'objet de nombreux travaux privilégiant les approches mycologiques et génétiques. L'importance de la sénescence des plantes et des facteurs

qui peuvent hâter celle-ci sur le développement de la pourriture a toutefois été mise en évidence à différentes reprises (PAPPELIS, 1965 ; WALL & MORTIMORE, 1965 ; BARRIÈRE, 1979). L'étude des relations source-puits chez le maïs montre, par ailleurs, le rôle que joue la tige comme réservoir intermédiaire de photosynthétats, particulièrement pendant les 30 à 45 j qui suivent la floraison femelle,

puis la migration de ceux-ci vers l'épi de façon d'autant plus intense que la source est plus limitante (CAMPBELL, 1964 ; DAYNARD *et al.*, 1969 ; HUME & CAMPBELL, 1972 ; DUNCAN, 1975 ; TOLLENAAR, 1977). Cet aspect peut être rapproché de l'influence exercée par la prolificité en épis, la stérilité, la défoliation ou encore par la réduction du rayonnement, ou par le nombre de grains par plante à génotype équivalent sur l'intensité de la pourriture des tiges (MESSIAEN *et al.*, 1959 ; MOLOT, 1969 ; GATE & MORTIMORE, 1972 ; DODD, 1980 a). Enfin WALL & MORTIMORE (1965) relie la constitution morphologique des plantes et leur sensibilité à la pourriture des tiges en mettant en évidence un poids de matière sèche de la tige supérieur et un rapport des matières sèches de l'épi total/reste de la plante, inférieur chez les génotypes résistants.

Les essais réalisés nous ont permis de suivre l'évolution des poids de matière sèche des différentes parties des plantes sur des génotypes de sensibilité connue à la pourriture des tiges, puis d'ébaucher un schéma global de compréhension de la maladie avec ses différents aspects mycologiques, génétiques et physiologiques.

II. MATÉRIELS ET MÉTHODES

Les hybrides 3-voies précoces à demi-précoces, ayant en commun le géniteur femelle F7 × F2 et ayant comme mâle les lignées sensibles (Cm 7, F218, W401) ou résistantes (F244, W182E, F186, F230) à la pourriture des tiges (et non à la verse pathologique, qui n'est qu'une conséquence facultative, BARRIÈRE, 1979), ont été semés le 9 mai 1979 à Mons (Somme) (7 hybrides, 80 000 plantes/ha) et le 17 mai à St Martin-de-Hinx (Landes) (5 hybrides, 70 000 plantes/ha). Trois répétitions de sous-blocs d'une ligne de chacun des hybrides correspondant à une date d'échantillonnage (et à un traitement défoliation totale à St Martin) ont été implantées. 10 plantes étaient prélevées par hybride et par répétition et chacune des parties de ces plantes (tige, feuilles + gaines, épi total = grains + spathes + rafle, ou grain et reste de l'épi), séchée séparément à 110 °C, pendant 24 h. Six prélèvements ont été effectués régulièrement à partir de la floraison femelle à Mons, et à partir de 30 j après celle-ci à St Martin.

III. RÉSULTATS

Malgré des variances erreur élevées dues aux effets d'échantillonnage sur ce faible nombre de plantes, les effets génotypes sont significatifs au seuil de 1 p. 100 à Mons et à St Martin pour chacun des caractères analysés : poids de matière sèche épi total, tige, plante entière, rapports des poids de matière sèche épi total/plante entière, tige/plante entière. Le classement présenté pour la sensibilité des hybrides à la pourriture des tiges résulte à la fois des notations d'aptitude générale à la combinaison (AGC) pour la résistance de leurs lignées constitutives (BARRIÈRE, 1979) et de leur comportement en culture depuis plusieurs années (tabl. 1, fig. 1).

Les hybrides résistants semblent avoir un poids de matière sèche de la tige supérieur à celui des types sensibles.

Cette différence est établie nettement dès 30 à 45 j après la floraison et se maintient jusqu'à la dernière récolte à St Martin, tandis que des inversions de classement sont observées à Mons en fin de culture. Celles-ci sont probablement dues à un arrêt ou à un ralentissement de la photosynthèse chez ces génotypes sensibles aux basses températures (« chilling injury »), les premières nuits froides ($t_{\min} \leq 4$ °C) ayant eu lieu à Mons à partir du 14 septembre, puis très régulièrement à partir du 16 octobre. Le remplissage des grains qui se poursuit se fait alors essentiellement aux dépens des réserves des tiges. Les rapports des poids de matière sèche tige/plante entière plus élevés ou épi total/plante entière plus faibles différencient également les types résistants des types sensibles. L'hybride résistant (F7 × F2) × F244 a toutefois, à Mons, des résultats le rapprochant des génotypes sensibles, mais il se peut aussi que sa résistance soit un peu surestimée par une certaine tardiveté de maturation. De même la note pourriture de tige de l'hybride (F7 × F2) × F218 est faible à Mons en raison de sa tardiveté et de son immaturité, mais les différents critères le classent effectivement parmi les sensibles. Les corrélations de rangs (tabl. 1) entre les poids de matière sèche de la tige (sauf l'effet des basses températures), les rapports des poids de matière sèche tige/plante entière ou épi total/plante entière et la pourriture des tiges sont élevées et significatives, tandis qu'elles ne le sont pas entre les rendements en matière sèche du grain, de l'épi total ou de la plante entière et la pourriture de tiges.

Les résultats du tableau 2 confirment la sensibilisation à la pourriture des tiges de plantes dont l'accumulation de réserves dans les tiges a été limitée par la défoliation. Cette sensibilisation est indépendante du génotype, toutefois chez les génotypes sensibles, la pourriture intervient plus rapide-

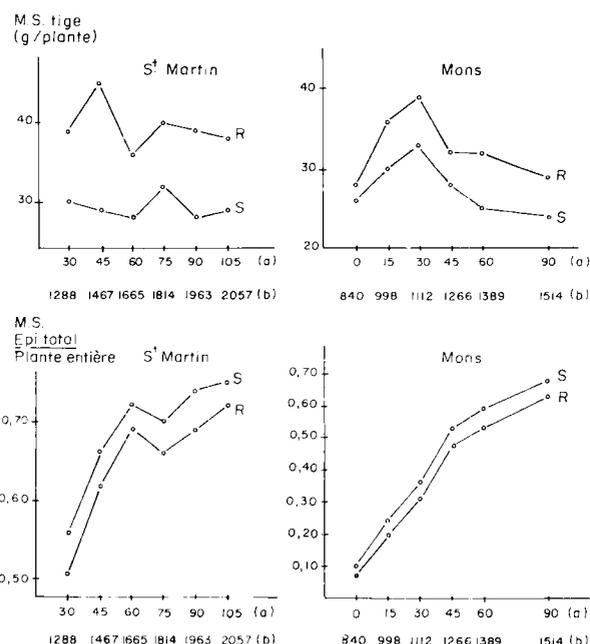


Figure 1
Evolution du poids de M.S. tige et du rapport M.S. épi total/plante entière. Moyennes des génotypes sensibles et des génotypes résistants. Changes in dry-matter of stalk, and whole ear/whole plant ratio. Means of susceptible and means of resistant genotypes. (a) jours après la floraison femelle — days after mid-silking. (b) somme de température correspondante (base 6, à partir du semis) — corresponding harvest heat-units basis 6, after sowing.

TABLEAU 1
Rendements des différentes parties des plantes et sensibilité des géotypes à la pourriture des tiges
Dry-matter weights of each part of the plants and susceptibility to stalk-rot

Notations	Pourriture de tiges rang	Note (a)	Floraison femelle	Rendement M.S. g/plante (b)				Rapports M.S. (b)							
				G rec.	E rec.	P rec.	T 45 j	T rec.	G/P rec.	E/P 45 j	E/P rec.	T/P 45 j	T/P rec.		
Hybrides (F7 × F2)	× Cm7	S 1	3,00	2 Août	89,3	121,1	174,2	30,0	26,7	0,51	0,55	0,70	0,21	0,15	
	× F218	S 2	0,55	9 Août	77,8	103,6	153,3	28,5	23,0	0,50	0,53	0,67	0,21	0,15	
	× W401	S 3	2,80	6 Août	72,3	95,5	143,1	26,2	22,7	0,50	0,52	0,67	0,22	0,16	
	Mons	× F244	R 4	0,85	6 Août	73,9	95,1	146,2	30,8	24,3	0,50	0,53	0,65	0,22	0,16
		× W182E	R 5	1,05	9 Août	88,8	119,6	189,3	34,5	34,2	0,47	0,47	0,63	0,25	0,18
		× F186	R 6	0,55	6 Août	74,5	99,6	159,4	31,9	31,0	0,47	0,46	0,62	0,26	0,19
		× F230	R 7	0,45	9 Août	62,7	87,0	142,1	32,3	26,2	0,44	0,45	0,61	0,25	0,18
rs	(c)	×			0,57	0,61	0,29	- 0,75*	- 0,39	0,85*	0,94*	0,99*	- 0,87*	- 0,87*	
(F7 × F2)	× Cm7	S 1	75	22 Juil.	122,0	151,8	198,9	25,1	25,9	0,61	0,68	0,76	0,14	0,13	
	× F218	S 2	55	27 Juil.	130,1	163,8	218,9	31,2	31,2	0,58	0,64	0,74	0,19	0,14	
	× W401	S 3	40	26 Juil.	120,7	152,6	207,7	31,6	30,7	0,60	0,65	0,75	0,19	0,15	
	Martin	× F244	R 4	30	25 Juil.	111,1	139,5	194,2	42,8	33,2	0,57	0,63	0,72	0,21	0,17
		× F230	R 5	15	28 Juil.	129,9	170,5	238,0	46,7	41,4	0,55	0,60	0,72	0,23	0,17
rs	(c)	×			0,20	- 0,30	- 0,30	- 1,00**	- 0,90*	1,00**	1,00**	0,98**	- 0,92*	- 0,92*	

(a) Sensibilité à la pourriture : Notes 0-4 à Mons (BARRIÈRE, 1979) ; Pourcentage de tiges pourries à St Martin (pression manuelle 105 j après floraison).

Susceptibility to stalk-rot : 0-4 scale scores (Mons) ; percent of rotten stalks (St Martin).

(b) M.S. : matière sèche — dry matter.

G : grain — kernel.

E : épi total — whole ear.

P : plante entière — whole plant.

T : tige — stalk.

45 j : récolte 45 j après floraison — harvest 45 days after mid-silking.

rec. : récolte 90 j après floraison à Mons — 105 j à St Martin — harvest 90 days after mid-silking (Mons) — 105 days (St Martin).

(c) Corrélation de Spearman selon les rangs entre le classement sensibilité et les classements selon les différents paramètres.

Spearman rank correlation coefficient between stalk-rot susceptibility and different observed parameters.

* significatif au seuil de 5 % — significant 5 % level.

** significatif au seuil de 1 % — significant 1 % level.

TABLEAU 2

Evolutions des poids de matière sèche tige et épi-total, du pourcentage de tiges pourries après défoliation totale, à St Martin
Change in stalk and whole ear dry-matter weight, and in stalk rotten plants after total defoliation, St Martin

Date effeuillage en jours après floraison	Pourcentage de plantes à tiges pourries Notations...jours après floraison						Poids M. Sèche p. 100 des témoins 105 j après floraison	
	75	90	105	tige	épi total			
30	R	R	R	R	R	62,7	R	
	S	S	S	S	S	70,7	S	
45	R	R	R	R	R	68,2	R	
	S	S	S	S	S	72,9	S	
60	R	R	R	R	R	102,0	R	
	S	S	S	S	S	99,5	S	

R = hybrides résistants. S = hybrides sensibles.

ment. Enfin les mesures faites à Mons tendent à confirmer, après GATES & MORTIMORE (1972), que les génotypes résistants ont une surface foliaire supérieure, le biais dû aux différences de précocité expliquant probablement la faible corrélation de rang observée entre surface foliaire et sensibilité, $r = -0,57$.

IV. DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Ces premiers résultats, obtenus sur un faible échantillon de génotypes précoces, devront être confirmés sur des hybrides plus nombreux, avec une base génétique élargie, en particulier pour les corrélations de rang obtenues à partir de 7 ou 5 couples seulement. Toutefois ils convergent tout à fait avec ceux de WALL & MORTIMORE (1965) obtenus sur du matériel plus tardif. La pourriture des tiges résulterait donc des inter-relations entre les 3 groupes de facteurs : sensibilité intrinsèque aux pathogènes, relations maturité-sénescence-chocs, relations source-puits (fig. 2). Ces observations rejoignent celles de MESSIAEN *et al.* (1959) et confirment l'hypothèse de DODD (1980 a, b) du rôle des relations « stress photosynthétique — balance des translocations » dans la sensibilité à la pourriture. Tout facteur susceptible d'entraîner un prélèvement supplémentaire dans la tige (diminution des photosynthétats par ombrage, moindre surface foliaire ou défoliation, sénescence précoce, ou augmentation de la taille du puits par prolificité en épis ou nombre de grains supérieur) contribue à l'apparition et/ou à l'augmentation de la pourriture. L'importance de la relation source-puits dans la sensibilité explique sans doute la faible corrélation entre les notes de résistance des lignées, et leurs Aptitudes Générales à la Combinaison (AGC) pour la résistance. Le rapport épi-total/plante entière plus élevé ou tige/plante entière plus faible des génotypes sensibles semble une condition nécessaire mais non suffisante de la pourriture, puisque l'immaturité entraîne la résistance. L'apparition d'au moins un certain niveau de maturité et/ou de sénescence est sous le contrôle de facteurs internes mais peut également être accélérée par des facteurs externes comme la sécheresse, les basses températures (chilling injury) ou les attaques parasitaires. La liaison classique entre la teneur en sucres ou la non-sénescence de la base des

tiges et la sensibilité à la verse parasitaire (MESSIAEN *et al.*, 1959 ; PAPPELIS, 1965 ; MOLOT, 1969) se trouve ainsi confirmée. Les mesures faites sur des lignées (et non sur des hybrides hétérotiques) et les notations de verse parasitaire (et non de pourriture de tiges) expliquent probablement les mauvais résultats obtenus en sélection avec cette méthode.

Le rôle des champignons pathogènes dans la pourriture des tiges peut être discuté, en excluant le cas particulier de *Colletotrichum graminicola* (Ces.) G. W. Wils., parasite vrai du feuillage et des tiges chez certains génotypes sensibles. La pourriture des racines semble toujours précéder la pourriture des tiges, le mésocotyle étant attaqué un mois après la floraison environ. DODD (1980 a, b) considère d'ailleurs que c'est une carence nutritionnelle au niveau des

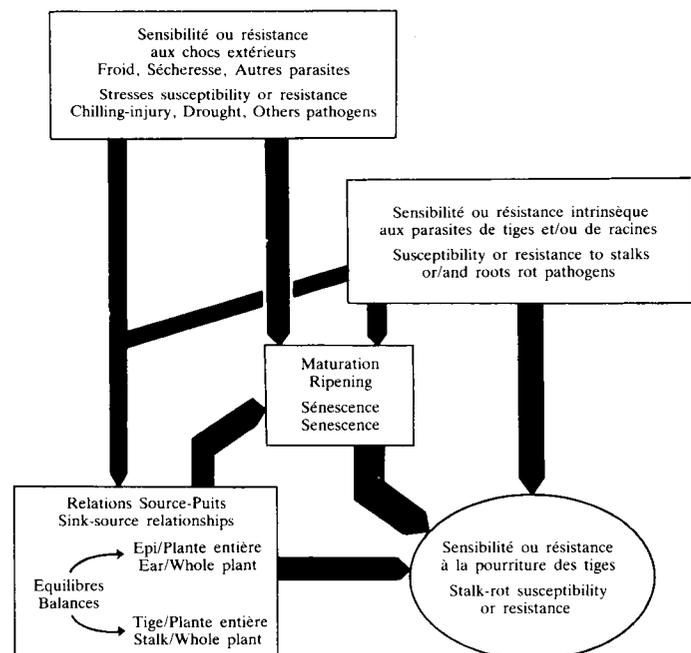


Figure 2

Schématisation des relations entre les différents facteurs contribuant à la pourriture des tiges.

Diagram of main factors for stalk-rot susceptibility relationships.

racines qui permet leur attaque par des pathogènes faibles, entraînant le flétrissement de la plante puis l'invasion de la tige. Le rôle de champignons parasites ne doit cependant pas être sous-estimé, en particulier dans les cas de flétrissement très brutaux (« plombage ») observés sur certains matériels, même si leur attaque ne se produit que dans des conditions de déséquilibre source-puits et de maturité suffisantes. Les *Fusarium roseum* (Link) Sn et H. classiquement isolés des tiges n'en sont sans doute pas les responsables ou les seuls responsables ; il ne faudrait pas négliger le rôle de la microflore complexe susceptible d'attaquer les racines (ROUHANI *et al.*, 1979). Dans le cas des pourritures classiques observées en fin de végétation, ces champignons et les *F. roseum* sont sans doute des parasites faibles et opportunistes, dégradant des chaumes en cours de sénescence et contribuant à intensifier celle-ci. Ce doit en particulier être le cas dans le Nord de la France, où les *F. roseum culmorum* (Schwabe) Sn. et H. sont des hôtes très communs des sols et où le froid pourrait être le principal responsable de la sénescence sur des maïs récoltés à une humidité de grain comprise entre 42 et 38 p. 100. Les différences de teneur en acides-phénols mises en évidence par MOLOT (1969) pourraient expliquer des différences de résistance à l'envahissement par les pathogènes, pour des niveaux de déséquilibre source-puits et des niveaux de sénescence égaux.

La sélection de génotypes de maïs résistants à la pourriture des tiges devrait donc prendre en compte ces différents aspects. Après une phase de défense active, la résistance ou la moindre sensibilité des tiges ou des racines en début de sénescence à l'envahissement par des pathogènes faibles sera probablement en grande partie due à des mécanismes passifs, comme un contexte biochimique défavorable, ou

bien des tissus périphériques racinaires mécaniquement résistants à la pénétration. La sénescence physiologique des tiges, des feuilles et des racines devra être la plus tardive possible, mais compatible avec une bonne précocité de maturation, avec en particulier le choix de génotypes résistants aux facteurs externes susceptibles de provoquer ou d'accélérer cette sénescence. Les équilibres épis totaux ou tiges/plante entière devront être convenables à la fois pour la résistance et la productivité. Ces deux derniers critères supposent une photosynthèse suffisante et suffisamment prolongée, avec une surface foliaire non limitante, pour éviter les déséquilibres source-puits et donc les carences nutritionnelles aux niveaux des racines et des tiges en fin de remplissage du grain. Ces notations et mesures ne peuvent être valablement obtenues que sur des matériels hybrides hétérotiques et précoces pour la notation de pourriture de tiges. Un critère de résistance mécanique des tiges à la verse, tel que celui proposé par ZUBER & GROGAN (1961) pourra être ajouté pour assurer une bonne tenue des plantes dans des conditions difficiles.

Les travaux ultérieurs devront s'attacher à confirmer l'importance des relations source-puits dans la pourriture des tiges et des racines du maïs et la dissociation de chacun des facteurs co-responsables de la pourriture des tiges devrait faciliter la mise en évidence des géniteurs utilisables pour la sélection d'hybrides précoces, productifs et résistants.

Reçu le 5 septembre 1980.

Accepté le 16 mai 1981.

REMERCIEMENTS

Ce travail a bénéficié à Mons du stage BTS de Sylvain LEMOINE (Lycée Agricole d'Arras) que nous remercions.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Barrière Y., 1979. Sélection du maïs pour la résistance à la pourriture de tiges. Etude de génotypes précoces. *Ann. Amélior. Plant.*, **29** (3), 289-304.
- Campbell C. M., 1964. Influence of seed formations of corn on accumulation of vegetative dry-matter and stalk-strength. *Crop Sci.*, **4**, 31-34.
- Daynard T. B., Tanner J. W., Hume D. J., 1969. Contribution of stalk soluble carbohydrates to grain yield in Corn (*Zea mays* L.) *Crop Sci.*, **11**, 45-48.
- Dodd J. L., 1980 a. Grain sink size and predisposition of *Zea mays* to stalk-rot. *Phytopathology*, **70** (6), 534-535.
- Dodd J. L., 1980 b. The role of plant stresses in development of corn stalk rots. *Plant Dis.*, **64** (6), 533-537.
- Duncan W. G., 1975. Maize, in *Crop physiology ; some case histories*, ed. L. T. EVANS, Cambridge University Press, pp. 23-50.
- Gate L. F., Mortimore C. G., 1972. Effects of removal of groups of leaves on stalk-rot and yield in corn. *Can. J. Plant Sci.*, **52**, 929-935.
- Hume D. J., Campbell D. K., 1972. Accumulation and translocation of soluble solids in corn stalks. *Can. J. Plant Sci.*, **52**, 363-368.
- Messiaen C. M., Lafon R., Molot P., 1959. Nécroses de racines, pourriture de tiges et verse parasitaire du maïs. *Ann. Epiphyt.*, **4**, 441-474.
- Molot P. M., 1969. Recherches sur la résistance du maïs à l'helminthosporiose et aux fusarioses. I : Rôle de la composition chimique de la plante. *Ann. Phytopathol.*, **1** (1), 55-74. II : Facteurs de résistance. *Ann. Phytopathol.*, **1** (3), 353-356. III : Mode d'action des composés phénoliques. *Ann. Phytopathol.*, **1** (3), 367-383.
- Pappelis A. J., 1965. Relationships of seasonal changes in pith condition ratings and density to *Gibberella* stalk-rot of Corn. *Phytopathology*, **55**, 623-626.
- Rouhani H., Davet P., Poinso B., Beyries A., Messiaen C. M., 1979. Inventaire et évaluation du pouvoir pathogène des composants de la microflore fongique sur racines de maïs en France. *Ann. Phytopathol.*, **11** (1), 69-93.
- Tollenaar M., 1977. Sink - source relationships during reproductive development in maize ; a review. *Maydica*, **22**, 49-75.
- Wall R. E., Mortimore C. G., 1965. The growth pattern of Corn in relation to resistance to root and stalk-rot. *Can. J. Bot.*, **43**, 1277-1283.
- Zuber M. S., Grogan C. O., 1961. A new technique for measuring stalk strength in corn. *Crop Sci.*, **1**, 378-380.