

AMÉLIORATION DES PLANTES

# Utilisation du gène brown-midrib-3 pour l'amélioration du maïs fourrage. I. — Rétrocroisements et sélection généalogique

Yves BARRIÈRE, André GALLAIS &amp; Henri BERTHET

*I.N.R.A., Station d'Amélioration des plantes fourragères, F 86600 Lusignan*

## RÉSUMÉ

Les travaux de sélection du maïs fourrage brown-midrib réalisés à l'I.N.R.A. de Lusignan depuis une dizaine d'années ont été récapitulés. Ils confirment d'une manière générale la dépression de rendement et de précocité liée à la présence du gène *bm3*, tant en valeur propre qu'en valeur en combinaison. Même si ce résultat doit être relativisé par la valeur du matériel normal utilisé, aucune des lignées reconverties par rétrocroisements ne permet la création d'un hybride *bm3* de valeur agronomique comparable à celle des bons hybrides normaux actuels. Il en est de même pour la plupart des descendances obtenues en sélection généalogique. Seuls des croisements par du matériel normal de très haut niveau semblent conduire, dans certains cas au moins, à des descendances *bm3* acceptables. Toutefois ces travaux ne permettent pas de faire la part de ce qui est effet dépressif propre du gène *bm3*, et effet de dépression lié à la méthode de travail ou au bloc chromosomique transféré avec le gène *bm3*.

**Mots clés additionnels :** *Maïs ensilage, variabilité génétique, digestibilité in vitro.*

## SUMMARY

*Breeding maize for silage use with the gene brown-midrib-3. I. — Backcrosses and pedigree breeding.*

Breeding work done at Lusignan in the last 10 years with brown-midrib (*bm3*) maize bear out the lower yield and earliness of this material, even if these results must be balanced with the forage value of the normal material used. None of the *bm3* backcrossed lines led to a *bm3* hybrid as good as the classic normal silage maize hybrids presently available. The pedigree method led to quite good *bm3* progenies only in a few cases, when elite normal lines were used. Moreover, it was not possible to separate the lowering effects of the gene *bm3* from the depressing effect of the methods used and from the depressing effects of all the genes linked to *bm3*.

**Additional key words :** *Silage maize, genetic variability, in vitro digestibility.*

## I. INTRODUCTION

Le maïs ensilage représente près de la moitié des surfaces cultivées en maïs en France et dans la CEE. Parmi les objectifs de sélection spécifiques de cette utilisation figure de façon prioritaire l'amélioration de la valeur alimentaire du fourrage récolté. S'il existe une variabilité dans le matériel classique pour la digestibilité et l'ingestibilité de la matière organique, un certain nombre de travaux ont mis en évidence l'amélioration nette apportée pour ces caractères par les mutants brown-midrib. Les maïs brown-midrib se distinguent phénotypiquement des maïs normaux par la coloration brune de la nervure médiane de leur feuille. Les 4 gènes

brown-midrib, qui ne sont pas allèles, diminuent la teneur en lignine dans les tiges et les feuilles, le gène *bm3* étant le plus efficace avec une réduction voisine de 45 p. 100, suivi par le gène *bm1* (MULLER *et al.*, 1971). Ces gènes affectent également la composition chimique de la lignine (KUC & NELSON, 1964 ; GEE *et al.*, 1968 ; GRAND *et al.*, 1985). Ces derniers ont de plus montré que, parmi les principales enzymes impliquées dans la synthèse des lignines, seule l'activité catéchol O-méthyl transférase était très réduite chez les plantes *bm3*, mais sans pouvoir conclure que la baisse de cette activité soit le seul facteur responsable de la faible teneur en lignine de ces mutants.

L'efficacité de génotypes *bm3* a fait l'objet de

plusieurs travaux aux Etats-Unis d'abord sur moutons (MULLER *et al.*, 1972) et génisses (COLENBRANDER *et al.*, 1972, 1973 et 1975) avec la mise en évidence d'une meilleure ingestibilité et dans certains cas d'une meilleure efficacité alimentaire. Sur vaches laitières, mais avec des apports de concentrés souvent plus importants que ce qui est habituellement pratiqué dans nos conditions d'élevage, ROOK *et al.* (1977), SOMMERFELDT *et al.* (1979) et BLOCK *et al.* (1981) confirment la meilleure ingestibilité des génotypes bm3, alors que FRENCHICK *et al.* (1976) et KEITH *et al.* (1979) ne l'observent pas. La production laitière des animaux nourris avec des maïs bm3 était plus ou moins clairement augmentée, mais le gain de poids vif était souvent net.

Ces résultats ont été confirmés à l'I.N.R.A. de Lusignan sur moutons, taurillons et vaches laitières (GALLAIS *et al.*, 1981). Sur moutons, la digestibilité de la cellulose est augmentée de 10 à 20 p. 100. Avec des gros ruminants (taurillons et vaches laitières), l'efficacité alimentaire supérieure des génotypes bm3 (+ 0,03 à 0,04 UFL ou UFV par kg de matière sèche) a permis de réduire de 1,0 à 1,3 kg la complémentation énergétique journalière apportée, avec un maintien ou une amélioration des performances zootechniques. La meilleure qualité des génotypes bm3 a conduit à une augmentation des quantités ingérées de 10 à 11 p. 100 dont la moitié environ est liée à la substitution du concentré par le fourrage (MALTERRE *et al.*, 1985; HODEN *et al.*, 1985).

La valeur agronomique de ce premier matériel bm3 précoce est faible. Ces hybrides sont déprimés à la fois en précocité (3 à 5 p. 100) et en productivité (5 à 15 p. 100 selon les hybrides reconvertis), et paraissent plus sensibles à la verse. Mais ces résultats sont en partie à pondérer par la plus faible qualité des semences des hybrides bm3 qui ont été produits dans des conditions moins favorables. La baisse de rendement des génotypes reconvertis sous forme bm3 semble d'autre part plus liée à une moindre productivité en grain, la productivité de la partie non-grain étant relativement peu modifiée (GALLAIS *et al.*, 1980, 1981). De la même façon, dans des départs de sélection à base génétique étroite entre des lignées normales et une source bm3, MILLER & GEALDELMANN (1983) ont mis en évidence un poids des plantules plus faible et une plus faible accumulation de la matière sèche pendant la période végétative chez les S1 bm3 par rapport aux S1 normales. Les descendances de croisements entre S1 bm3 avaient également une productivité atteignant seulement 77 p. 100 en grain et 90 p. 100 pour la partie non-grain de celles des descendances entre S1 normales, certains génotypes ayant toutefois un rendement de la partie non-grain égal à celui des meilleurs génotypes normaux (MILLER *et al.*, 1983).

Parallèlement aux études d'efficacité zootechnique permises par un travail initial de reconversion sous forme bm3 des géniteurs de quelques variétés bien adaptées, des programmes de sélection de matériel bm3 ont été développés. Un certain nombre de lignées classiques ont ainsi été reconverties, de même que des départs en sélection généalogique ont été réalisés dans des hybrides entre des lignées normales et des lignées reconverties. La récapitulation de ce travail de sélection présentée ici devrait permettre de clarifier les possibilités agronomiques d'utilisation de ce matériel bm3. Enfin

l'élargissement de la base génétique du matériel bm3 a débuté avec la création et la sélection récurrente de deux synthétiques réciproques « cornée » et « dentée » (BARRIÈRE *et al.*, 1988).

## II. RECONVERSIONS DE LIGNÉES SOUS FORME bm3

### A. Matériel et méthodes

Vingt-huit lignées cornées ou dentées ont été reconverties sous forme bm3 à partir de 1973 par au moins 4 et souvent 7 rétrocroisements. Leurs aptitudes à la combinaison ont été étudiées en croisements hybride simple ou trois-voies de type « corné-denté » dans des essais réalisés à Lusignan entre 1980 et 1985 (blocs incomplets équilibrés à 2 ou 3 répétitions, parcelles d'une ligne et de 4 m<sup>2</sup>). Ces essais ont été récapitulés ici, avec un nombre très variable d'observations selon les génotypes (entre 2 et 64). Les calculs ont été réalisés avec le programme Anvarm de la bibliothèque Amance (BACHACOU *et al.*, 1981), en prenant en compte un effet année et un effet génotype corné ou denté, sans interaction entre les 2 parents à cause du trop grand déséquilibre du plan d'expérience. La faible valeur des aptitudes spécifiques a par ailleurs été mise en évidence lors de l'étude présentée dans le tableau 3, portant sur un sous-échantillon de lignées bm3.

### B. Résultats et discussion

Les résultats présentés dans le tableau 1 donnent pour chacun des génotypes cornés ou dentés les moyennes ajustées du déséquilibre du plan d'expérience. Les effets années et génotypes portés seuls sur le tableau pour plus de clarté sont significatifs pour les rendements et précocités au seuil de 1 p. 100.

Le niveau moyen de productivité de ce matériel bm3 semble assez faible, en particulier quand on le compare aux hybrides normaux témoins, avec un rendement moyen de 2,5 t environ inférieur à Dea, hybride moderne, ou à F16\*F19 hybride expérimental récent de lignées anciennes à productivité en plante entière élevée, dont la maturation des tiges est rapide. Toutefois la comparaison au témoin de la même génération LG11 montre un rendement moyen du même ordre, avec une précocité inférieure de 2 points de matière sèche. Parmi ces lignées, les plus intéressantes dans le matériel corné sont sans doute F1254bm3, F1615bm3 (demi-précoces) et F2bm3 (précoce), ainsi que F19bm3, W401bm3 et F113bm3 parmi le matériel denté. Le testeur corné F2bm3\*F16bm3 semble meilleur que F7bm3\*F2bm3, plus classique, alors que 7 des 13 testeurs dentés sont très proches.

La valeur en combinaison de ces génotypes sous forme bm3 est à rapprocher de leur valeur sous forme normale. Ces lignées reconverties correspondent à des parents de variétés de maïs grain inscrites jusqu'en 1970 et représentatifs de la base génétique élite disponible à cette époque. Parmi ceux-ci, un nombre très faible s'avère actuellement, sous forme normale, avoir un réel intérêt en sélection maïs fourrage. Seuls F2, F113, F19

TABLEAU 1

Valeur en combinaison des lignées reconverties sous forme bm3  
(essais 1980 à 1985 - Lusignan).

Combining ability of inbred lines backcrossed for bm3 gene  
(trials between 1980 and 1985 - Lusignan).

Génotypes bm3 cornés			
	obs	rdt	%ms
F1444bm3	44	10,67	32,53
F16bm3	28	10,57	33,61
F2bm3	26	11,09	34,04
F19bm3	23	11,75	28,66
F7bm3	21	9,39	34,85
Ep1bm3	20	9,77	31,31
F120bm3	20	10,44	31,01
F1615bm3	20	11,19	30,04
F1254bm3	17	11,26	33,67
F11bm3	16	11,85	27,82
F49bm3	11	11,01	29,06
F192bm3	10	10,22	36,14
FP4bm3	9	10,04	30,97
F1412bm3	9	10,42	29,35
F1396bm3	8	9,76	30,34
F52bm3	7	10,72	30,76
F1570bm3	7	10,78	31,36
F2bm3*F16bm3	64	10,19	33,56
F7bm3*F2bm3	63	9,70	32,84
F2bm3*F1615bm3	27	10,38	31,04
F2bm3*F1254bm3	18	10,03	33,74
F16bm3*F1254bm3	18	9,99	33,25
F16bm3*F1444bm3	3	10,54	33,64
F2bm3*F192bm3	2	10,33	31,73
F génotypes		3,83**	11,80**
Génotypes bm3 dentés			
	obs	rdt	%ms
W401bm3	68	10,42	33,91
F113bm3	53	10,77	33,85
W182Ebm3	33	10,59	29,57
W64Abm3	25	9,65	26,43
F115bm3	24	10,46	30,52
F186bm3	22	9,71	31,85
A619bm3	19	10,51	28,71
W117bm3	15	10,35	32,59
F19bm3	13	12,02	30,40
F107bm3	9	9,46	31,60
F187bm3	9	10,04	34,11
W33bm3	7	9,48	34,20
F16bm3	3	8,70	30,20
W401bm3*F186bm3	92	10,41	33,22
W401bm3*F113bm3	27	10,68	33,43
F113bm3*W117bm3	18	10,83	33,28
F113bm3*F187bm3	9	9,71	33,72
W401bm3*F187bm3	9	9,60	34,10
W117bm3*F115bm3	9	10,76	30,99
F19bm3*F186bm3	8	10,74	30,82
W401bm3*F115bm3	6	10,88	32,69
F113bm3*F107bm3	4	8,23	30,83
W401bm3*W33bm3	3	11,74	34,66
F107bm3*F186bm3	2	9,69	33,05
W401bm3*F107bm3	2	9,44	34,11
W401bm3*W182Ebm3	2	10,38	34,01
F génotypes		2,53**	13,67**
Témoins normaux			
	obs	rdt	%ms
Lg11	15	10,58	34,17
F16*F19	16	13,18	33,70
Brulouis	18	11,85	37,92
Dea	27	12,77	33,28

obs = nombre d'observations  
number of observations

rdt = rendement plante entière en t/ha  
whole crop yield (t/ha)

% ms = teneur en matière sèche plante entière  
dry matter content of the whole crop

et à un moindre titre W117 et F16, semblent permettre la création d'hybrides normaux du niveau des meilleurs génotypes actuels ; et ce sont aussi ces lignées qui se classent parmi les meilleures lignées reconverties. La base génétique « normale » utilisée pour ce travail de reconversion est donc sans doute en partie responsable de la faible valeur des lignées bm3 pour la productivité et la précocité en plante entière.

L'intérêt et le but premier de ce travail de reconversion est d'avoir permis les comparaisons sur animaux de variétés normales largement cultivées à leur forme quasi isogénique bm3. Il a permis ensuite de disposer d'une base génétique brown-midrib élargie, permettant de démarrer des programmes de sélection de matériel bm3.

### III. SÉLECTION GÉNÉALOGIQUE DE LIGNÉES bm3

#### A. Matériel et méthodes

Le travail de sélection généalogique dans le matériel bm3 a été réalisé de façon assez limitée, avec des départs de sélection répartis sur deux périodes. Pour la première série, initiée en 1980 et 1981, 2 voies ont été envisagées. La première a consisté à poursuivre ou à reprendre en sélection généalogique des lignées partiellement reconverties (1 à 4 rétrocroisements), la seconde à trier les meilleures descendances bm3 dans des hybrides entre une lignée bm3 et une nouvelle lignée normale. La valeur agronomique de ce matériel a été étudiée à Lusignan entre 1984 et 1986, année où un échantillon de lignées pratiquement fixées a été comparé, en croisement par 3 testeurs, à un échantillon de lignées issues du programme de rétrocroisements. Pour la seconde série initiée en 1984, seule la seconde voie a été utilisée. La valeur agronomique de plantes F2 de ces croisements a été étudiée en 1985. Pour réduire la durée d'obtention de nouvelles lignées, les F3 ont été également autofécondées en 1985. En 1987 ont été réalisés les essais des descendances de plantes F4 choisies dans les familles retenues pour leur valeur en combinaison (essais 1985) et pour leur valeur propre (pépinière 1986). Les essais 1987 de ces familles ont été récoltés à une très faible teneur en matière sèche. A chaque génération de sélection, les plantes retenues étaient simultanément autofécondées et croisées par un testeur. La valeur agronomique de chacune d'elles était ensuite mesurée dans des essais top-cross avec un testeur hybride simple, suivant un protocole en blocs incomplets équilibrés à 3 répétitions.

La variabilité pour la valeur alimentaire de ce matériel a été estimée sur certains essais avec 2 tests de digestibilité *in vitro* (méthode jus de rumen, TILLEY & TERRY, 1963, et méthode enzymatique APC, LILA *et al.*, 1986). Pour chacun de ces tests, 80 à 100 échantillons bm3 ont été choisis au hasard pour servir de références, après analyses chimiques ou tests *in vitro*, à un étalonnage sur infra-analyseur, l'ensemble des mesures étant ensuite réalisées par cette dernière technique.

Les analyses de variance ont été réalisées dans les mêmes conditions que précédemment.

#### B. Résultats et discussion

Les descendances des lignées poursuivies en sélection généalogique à partir des deuxième ou troisième rétro-

croisements (F19, FP4, F71, F74, F80, Fc126, F1637, F1254, F1772, Bez302 pour les cornées, et F113, F186, F252, W401 pour les dentées) ne se sont pas avérées meilleures que les lignées reconverties. Il en est de même des descendance du premier cycle de sélection dans des hybrides normaux\*bm3 conduit avec F226bm3 et les lignées normales F71, F231, F239 pour le matériel corné, et F478bm3 croisée par les lignées normales F188, F218, F244, F253, F264 pour le matériel denté. Les résultats des meilleurs génotypes et la valeur moyenne de ces descendance sont présentés dans le tableau 2 (essais 1984), illustrant la faible valeur agronomique de ce matériel. De plus les observations réalisées en pépinière 1985 ont conduit à éliminer la majorité des descendance retenues en raison de leur trop faible valeur propre (très faible vigueur, faible production de pollen, défauts majeurs sur les épis). Les résultats des génotypes retenus en pépinière et testés en top-cross en 1986 sont présentés dans le tableau 3. Là encore, ces fins de sélection ne semblent pas meilleures que les lignées reconverties, hormis peut-être F71bm3 R1 1.1.2 et R1 1.2.3 dont la productivité est un peu supérieure à la moyenne, et F226bm3 R2 2.1.5 qui est sans doute le géniteur bm3 le plus précoce dont nous disposons maintenant. L'observation de la valeur des lignées confirme et précise les résultats obtenus avec la récapitulation précédente. La variabilité pour la productivité en croisement de cet ensemble de génotypes bm3 est faible, en particulier pour le matériel denté. La faible valeur du matériel bm3 issu de ces descendance doit de nouveau être pondérée par la valeur du matériel normal introduit, et par celle des sources bm3 utilisées. En effet si ces lignées ont pu être retenues sur des critères de productivité en grain à une époque donnée, elles sont maintenant dépassées par de très bonnes lignées apparues ces dernières années. De plus, les testeurs bm3 utilisés sont des hybrides faits à partir des premières

lignées reconverties, et correspondent donc à un fond génétique plus ancien que celui des géniteurs des témoins normaux.

Les corrélations phénotypiques entre la productivité en croisement des lignées retenues en sélection et la productivité en croisement de leurs descendance sont faibles, comprises entre 0,02 et 0,23 selon les couples d'années d'expérimentation, pour un total de 97 couples d'observations. De même pour la teneur en matière sèche, ces corrélations varient entre -0,27 et 0,15. Cela peut être dû à des interactions génotypes\*années non négligeables qui conduisent à des inversions de classement des descendance retenues. En l'absence de sélection multilocale, seule une sélection multiannuelle peut permettre de retenir les descendance dont les interactions avec le milieu soient les plus faibles. Cela peut aussi être dû à la précision de nos essais qui ne nous permettent pas toujours d'estimer avec une grande précision la valeur phénotypique des génotypes étudiés (ppds variant entre 1,2 et 2,0 t/ha, et proches de 1,7 points de matière sèche).

L'étude de la variabilité pour la digestibilité *in vitro* des descendance bm3 en sélection généalogique (essais 1984) met en évidence des différences significatives entre génotypes avec des écarts maximaux proches de 4 à 5 points pour respectivement chacune des 2 méthodes (jus de rumen et APC).

Le second cycle de sélection généalogique a été entrepris à partir de lignées normales préalablement triées pour leur valeur en combinaison pour la productivité en plante entière (F1852, F7001 pour les cornées, F272, F277, F7002, MBS847 pour les dentées), de même que n'ont été utilisés que les meilleures lignées bm3 (F2bm3, F1615bm3, F113bm3). Si le niveau moyen de ces descendance bm3 reste faible, et inférieur au meilleur témoin, il est toutefois supérieur à ce qui avait été obtenu précédemment (tabl. 4). Certaines descendance

TABLEAU 2

Valeur en combinaison des meilleures descendance bm3 en fin de sélection (essais 1984-1985 - Lusignan).

Combining ability of best bra3 progenies (1984-1985 trials Lusignan).

Essais	Génotypes	Testeurs	rdt	% ms
66-1984	(F478bm3*F249) 1.1.1	F7bm3*F2bm3	12,39	32,64
66-1984	(F113bm3 R2) 1.1.1	F7bm3*F2bm3	12,17	28,22
66-1984	(W401bm3 R3) 16.1.1.2	F7bm3*F2bm3	11,38	33,09
67-1984	(F226bm3*F239) 3.3.2	W401bm3*F186bm3	13,82	29,50
67-1984	(F71bm3 R2) 1.2.2	W401bm3*F186bm3	12,00	26,45
67-1984	(F226bm3*F239) 1.1.2	W401bm3*F186bm3	11,68	27,51
moyennes lignées bm3 dentées		F7bm3*F2bm3	9,73	29,01
moyennes lignées bm3 cornées		W401bm3*F186bm3	10,78	27,59
1984	Dea		13,11	28,29
1984	Brulouis		12,83	31,93
1984	LG11bm3		9,51	29,27
31-1985	(F252bm3 R2)1.4	F7bm3*F2bm3	11,49	32,29
33-1985	(W401bm3 R3) 15.1.1.1	F7bm3*F2bm3	10,57	33,36
33-1985	(F226bm3*F239) 2.1.1.5	W401bm3*F107bm3	10,12	36,47
33-1985	(F226bm3*F239) 3.3.2.3	W401bm3*F107bm3	10,69	34,81
1985	Dea		12,55	32,99
1985	Brulouis		11,61	37,37

rdt = rendement plante entière en t/ha  
whole crop yield (t/ha)

% ms = teneur en matière sèche plante entière  
dry matter content of the whole crop

TABLEAU 3

Valeur en combinaison des meilleures lignées bm3 en fin de sélection en comparaison à quelques lignées reconverties (essais 1986 - Lusignan).  
Combining ability of the best new bm3 lines compared with some backcrossed ones (1984 trials - Lusignan).

Essais 1986	rdt	% ms
Lignées bm3 cornées		
F2bm3	12,25	28,33
F7bm3	9,77	31,15
F16bm3	12,09	33,57
F1444bm3	12,77	30,08
F1615bm3	12,96	28,15
F1615bm3 R4 1.3.2	12,20	27,35
F1615bm3 R4 1.3.3	12,16	28,26
F52bm3 R4 1.1.3	12,00	30,00
F71bm3 R1 1.1.2	13,26	29,49
F71bm3 R1 1.2.3	12,87	30,10
F226bm3 R2 2.1.4	9,19	33,59
F226bm3 R2 2.1.5	9,61	35,49
F1254bm3 R4 1.1.3	11,26	29,95
F1254bm3 R4 1.3.2	11,88	29,97
Testeurs		
F113bm3*W401bm3	11,75	31,14
F113bm3*F107bm3	12,29	29,88
F113bm3*W117bm3	11,42	29,71
F lignées	8,48**	16,75**
F testeurs	7,11**	10,46**
F lignées*testeurs	1,10ns	0,65ns
Lignées bm3 dentées		
F19bm3	12,00	26,49
F107bm3	12,37	29,73
F113bm3	12,65	30,39
F115bm3	10,12	26,71
F186bm3	11,41	29,28
W33bm3	11,18	28,86
W117bm3	12,59	29,25
W401bm3	12,04	30,19
W401bm3 R1 15.1.1.1	11,74	30,70
W401bm3 R1 15.1.1.3	11,67	30,49
F478bm3*F253 5.1.3	11,05	28,53
Testeurs		
F2bm3*F16bm3	12,24	29,91
F2bm3*F1615bm3	11,93	28,61
F7bm3*F1615bm3	10,99	28,92
F lignées	4,74**	8,80**
F testeurs	15,47**	7,44**
F lignées*testeurs	1,89**	1,05ns
Témoins normaux		
Dea	14,07	31,19
Brulouis	12,01	32,57

rdt = rendement plante entière en t/ha  
whole crop yield (t/ha)

% ms = teneur en matière sèche plante entière  
dry matter content of the whole crop

de F7001\*F2bm3 semblent en particulier avoir une assez bonne productivité, avec une précocité un peu en dessous de celle des témoins normaux. En revanche le niveau du matériel denté demeure en moyenne faible, même si quelques descendances de MBS847\*F113bm3 semblent légèrement supérieures à ce dont nous disposions jusqu'alors. La corrélation phénotypique parents F2 \* descendants F4 est faible pour le rendement ( $r = 0,33$ ) comme dans le cas précédent, mais plus élevée pour la précocité ( $r = 0,60$ ). Les corrélations inter-familles sont également assez élevées tant pour le

rendement ( $r = 0,69$  et  $0,62$  pour respectivement les familles cornées et dentées) que pour la précocité ( $r = 0,53$  et  $0,62$ ). La variabilité inter-famille est significativement supérieure à la variabilité intra-famille pour le rendement et la précocité au seuil de 1 p. 100 pour le matériel denté ( $F = 7,70$  et  $3,87$ ), au seuil de 5 p. 100 pour le matériel corné ( $F = 3,05$  et  $2,59$ ).

#### IV. CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Ces premiers résultats semblent confirmer une certaine dépression de rendement liée à la reconversion sous forme bm3. Toutefois cette dépression peut en fait être liée à la méthode des rétrocroisements qui peut conduire à un déséquilibre de la balance interne lors de l'introduction d'un gène non neutre dans un génome (DEMARLY, 1977), comme cela a été observé avec le gène opaque 2, et non pas à un effet propre du gène bm3. De plus c'est pratiquement toujours le même génotype donneur qui a été utilisé, et c'est donc le même bloc chromosomique qui a été transmis à l'ensemble des lignées reconverties. La taille d'un tel bloc chromosomique est élevée. Le gène bm3 est situé sur le chromosome 4, dont la longueur est voisine de 140 cM, avec un centromère en position médiane. Il a été localisé à proximité du gène sul qui se trouve à 5-10 cM du centromère (NEUFFER *et al.*, 1969, POLLACSEK, com. pers.). Après 6 rétrocroisements dans ces conditions, la taille moyenne du bloc chromosomique provenant du génotype donneur est estimée par STAM & ZEVEN (1981) à 36 cM, ce qui représente un peu plus du quart du chromosome. Les effets de dépression observés peuvent donc être liés aussi bien à cet ensemble de gènes et à leurs effets sur le fonctionnement de l'ensemble du génome qu'au gène bm3 lui-même.

Les premiers travaux de reconversion ont permis les comparaisons sur animaux de variétés normales largement cultivées à leur forme quasi-isogénique bm3, avec la mise en évidence d'une grande efficacité zootechnique des hybrides bm3. Mais la majorité des travaux de rétrocroisements ou de sélection généalogique n'a pas vraiment permis d'obtenir des lignées bm3 dont la valeur agronomique soit comparable à celle du matériel normal actuel. En dehors des raisons génétiques ou méthodologiques déjà évoquées, cela peut aussi être dû à la base génétique normale utilisée ; les quelques rares descendances bm3 proches du matériel classique sont d'ailleurs issues de croisement avec des lignées qui font partie des toutes meilleures lignées fourrage actuelles.

L'observation en pépinière des disjonctions normal\*bm3 montre que, d'une manière très générale, les plantes bm3 sont moins vigoureuses que les plantes normales, à niveau d'homozygotie et fond génétique pourtant équivalents, confirmant l'essai dépressif du bloc chromosomique bm3. Dans le quart de plantes bm3 trouvées dans les F2 normal\*bm3, les plantes bm3 vigoureuses ne sont présentes qu'à une très faible fréquence ; il n'est en fait possible de retenir que 1/10 à 1/5 d'entre elles, et cela suppose le semis d'effectifs suffisants.

La sélection de matériel bm3 sur des bases génétiques étroites pourrait être poursuivie uniquement dans des dépôts comprenant du matériel normal de très haut niveau. Il serait en particulier possible d'utiliser dans un premier temps des géniteurs un peu tardifs à très fort

TABLEAU 4

Valeur en combinaison de génotypes bm3 en F2 et de leurs descendances F4 (essais 1985-1987 - Lusignan).  
Combining ability of some bm3 S1, and of their S3 progenies (1985-1987 trials - Lusignan).

Génotypes	Généalogie	rdt	% ms	nbr F4	rdt	% ms	rdt	% ms
		F2			moyen F4		meilleure F4	
(F272*F113bm3)	2.10	10,31	33,96	3	10,67	25,81	11,03	24,47
	2.13	11,19	35,57	8	9,93	26,50	10,94	27,77
	2.14	10,34	34,08	7	10,98	26,32	11,90	25,95
(F7002*F113bm3)	2.04	10,34	29,81	1	10,92	25,60		
	2.17	10,59	30,49	1	11,78	23,10		
	2.20	10,68	29,46	1	11,39	22,70		
	2.26	11,20	29,21	1	10,88	24,60		
	2.28	11,49	30,70	1	9,42	25,60		
(MBS847*F113bm3)	3.19	11,73	31,15	3	12,23	25,85	13,29	25,35
	3.23	11,56	32,26	4	10,88	24,60	12,16	24,58
	3.26	11,52	30,39	4	11,47	26,61	12,09	27,12
	3.28	11,28	30,53	6	11,24	24,28	12,12	24,71
	3.30	11,84	31,34	5	11,61	25,74	12,89	26,67
	3.36	9,09	31,05	5	7,81	26,00	9,25	25,02
	3.37	12,26	34,07	4	10,07	25,89	10,87	25,51
(F7001*F1615bm3)	1.04	10,43	27,01	1	13,01	24,11		
(F1852*F2bm3)	2.08	10,39	31,27	2	11,33	25,13	11,70	24,87
	2.11	11,12	31,65	2	12,27	25,97	13,34	25,11
	2.16	10,80	32,44	4	11,27	24,61	12,31	23,78
(F7001*F2bm3)	3.03	11,00	29,11	2	13,29	22,89	13,42	23,49
	3.07	10,88	30,68	5	12,90	23,40	13,63	22,63
	3.13	11,57	28,03	2	14,02	23,56	14,27	22,67
	3.14	11,45	28,73	3	12,80	23,92	13,46	24,64
	3.27	11,04	29,76	4	13,66	23,54	14,40	24,31
	3.35	10,97	30,25	5	13,24	24,67	14,81	25,85
	3.40	10,14	30,50	6	11,59	24,59	12,71	24,83
Dea		12,60	33,15		14,43	26,31		
Brulouis		11,30	38,00		11,82	27,36		

rdt = rendement plante entière en t/ha  
whole crop yield (t/ha)

% ms = teneur en matière sèche plante entière  
dry matter content of the whole crop

nbr F4 = nombre de descendances F4 par lignée F2  
number of S3 progenies for each S1 line

testeurs = F7bm3\*F2bm3 et W401bm3\*F107bm3 en 1985  
F7bm3\*F2bm3 and F113bm3\*W401bm3 in 1987

potentiel de production de biomasse en croisement avec les lignées bm3 les plus intéressantes ; puis de créer des lignées de second cycle entre les descendances bm3 obtenues et les meilleures lignées précoces disponibles. Le tri pour le caractère bm3 devrait être différé au moins à la génération F3. Dans les descendances F2 semées en pépinière, les plantes normales, et les éventuelles plantes bm3 vigoureuses, triées, seraient autofécondées. Les descendances en autofécondation des plantes bm3 retenues, l'année suivante seraient de nouveau observées en pépinière ; sur les lignées retenues, les plantes choisies seraient autofécondées et éventuellement croisées à un testeur, conduisant à l'étude de valeur en combinaison seulement au stade « F4 triées ».

La poursuite d'un travail de création de matériel génétique bm3 n'est justifiée que par la plus-value zootechnique apportée. Mais les exemples de succès dans l'utilisation d'un gène à effet majeur chez le maïs sont apparemment limités soit à des gènes de résistance à des pathogènes comme *Helminthosporium turcicum*,

sans effet apparent sur la valeur agronomique des génotypes, soit à des gènes ayant un effet sur la qualité du produit comme waxy ou su1, l'effet dépressif éventuel sur la valeur agronomique étant dans ce cas secondaire en regard de l'intérêt ou de la plus-value industriels. Pour ce qui est de l'utilisation du gène bm3, la situation est proche de celle rencontrée avec le gène opaque 2. Le succès éventuel de l'amélioration de la qualité avec du matériel bm3 suppose un retour à une valeur culturale égale à celle des hybrides normaux, même si une légère chute de productivité du maïs peut être économiquement acceptable au niveau de l'atelier de production animale. On peut aussi logiquement penser que l'adaptation des génomes au gène bm3 ne se réalisera pas en une seule génération de sélection, mais nécessitera plusieurs cycles successifs de sélection récurrente soit au niveau population, soit au niveau de lignées de second puis troisième cycle.

Reçu le 4 août 1986.  
Accepté le 8 avril 1988.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Bachacou J., Masson J. P., Millier C., 1981. *Amanca 1981, manuel de la programmation statistique*. C.N.R.F., I.N.R.A., 516 p.
- Barrière Y., Gallais A., Berthet H., 1988. Utilisation du gène brown-midrib-3 pour l'amélioration du maïs fourrage. 2. — Sélection récurrente de populations. *Agronomie*, **8** (7).
- Colenbrander V. F., Lechtenberg V. L., Bauman L. F., Muller L. D., Rhykerd C. L., 1972. Nutritive value of brown midrib corn silage. *J. Anim. Sci.*, **35**, 1113 abstr.
- Colenbrander V. F., Lechtenberg V. L., Bauman L. F., 1973. Digestibility and feeding value of brown midrib corn stover silage. *J. Anim. Sci.*, **37**, 294-295 abstr.
- Colenbrander V. F., Lechtenberg V. L., Bauman L. F., 1975. Feeding value of low lignin corn silage. *J. Anim. Sci.*, **41**, 332-333 abstr.
- Demarly Y., 1977. *Génétique et amélioration des plantes*. Masson Ed., 287 p.
- Elliot Block, Muller L. D., Griel L. C., Garwood J. R., Garwood D. L., 1981. Brown-midrib-3 corn silage and heat extruded soybeans for early lactating dairy cows. *J. Dairy Sci.*, **64**, 1813-1825.
- Frenchick G. E., Johnson D. G., Murphy J. M., Otterby D. E., 1976. Brown midrib corn silage in dairy cattle rations. *J. Dairy Sci.*, **59**, 2127-2129.
- Gallais A., Huguet L., Berthet H., Bertin G., Broqua B., Mourguet A., Traineau R., 1980. Preliminary evaluation of brown midrib maize hybrids for their feeding and agronomic value in France. In « *Improvement of quality traits of maize for grain and silage use* » Ed. W. G. Pollmer and R. H. Phipps, Pub Martins Nijhoff, pp. 319-339.
- Gallais A., Vincourt P., Huguet L., 1981. Objectifs et critères de sélection du maïs fourrage. Congrès *Eucarpia Maïs-Sorgho*, Montreux, Suisse, septembre 1981.
- Gee M. S., Nelson D. E., Kuc J., 1968. Abnormal lignins produced by the brown midrib mutants of maize. II. Comparative studies on normal brown midrib 1-Dimethylfornanide lignins. *Arch. Biochem. Biophys.*, **123**, 403-408.
- Grand C., Parmentier P., Boudet Annie, Boudet A., 1985. Comparison of lignins and enzymes involved in lignification in normal and brown-midrib (bm3) mutant corn seedlings. *Physiol. Vég.*, **23** (6), 905-911.
- 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 les vaches laitières. *Bull. Tech. CRZV*, Theix **60**, 43-58.
- Keith E. A., Colenbrander V. F., Lechtenberg V. L., Bauman L. F., 1979. Nutritional value of brown midrib corn silage for lactating dairy cows. *J. Dairy Sci.*, **62**, 788-792.
- Kuc J., Nelson O. E., 1964. The abnormal lignins produced the brown midrib mutants of maize. I. The brown midrib mutant. *Arch. Biochem. Biophys.*, **105**, 103-113.
- Lila M., Barrière Y., Traineau R., 1986. Mise au point et étude d'un test enzymatique de la digestibilité de fourrages pauvres ou riches en amidon. *Agronomie*, **6** (3), 285-291.
- Malterre C., Bertin G., Gallais A., Huguet L., Micol D., 1985. Le maïs brown-midrib plante entière. II. Utilisation sous forme d'ensilage par les taurillons. *Bull. Tech. CRZV*, Theix, **60**, 43-58.
- Miller J. E., Geadelman J. L., 1983. Effect of the brown midrib-3 allele on early vigor and growth rate of maize. *Crop Sci.*, **23**, 510-513.
- Miller J. E., Geadelmann J. L., Marten G. C., 1983. Effect of the brown midrib-allele on maize silage quality and yield. *Crop Sci.*, **23**, 493-496.
- Muller L. D., Barnes R. F., Bauman L. F., Colenbrander F. V., 1971. Variation in lignin and other structural components of brown midrib mutant of maize. *Crop Sci.*, **11**, 413-415.
- Muller L. D., Lechtenberger V. L., Bauman L. F., Barnes R. F., Rhykerd C. L., 1972. *In vivo* evaluation of a brown midrib mutant of *Zea mays*. *J. Anim. Sci.*, **35**, 883-889.
- Neuffer M. G., Loring Jones, Zuber M. S., 1969. *The mutants of maize*. Crop Science Society of America ed.
- Rook J. A., Muller L. D., Shank D. B., 1977. Intake and digestibility of brown midrib corn silage by lactating dairy cows. *J. Dairy Sci.*, **60**, 1611-1618.
- Sommerfeldt J. L., Schingoethe D. J., Muller L. D., 1979. Brown midrib corn silage for lactating dairy cows. *J. Dairy Sci.*, **62**, 1611-1618.
- Stam P., Zeven A. C., 1981. The theoretical proportion of the donor genome in near-isogenic lines of self-fertilizers bred by backcrossing. *Euphytica*, **30**, 227-238.
- Tilley J. M. A., Terry R. A., 1963. A two stage technique for the *in vitro* digestion of forage crops. *J. Brit. Grassl. Soc.*, **18**, 104-111.