

# Sommaire du CHAPITRE 6

## Le maïs

### Le maïs

|  |    |
|--|----|
| Description et variabilité de la plante de maïs: . . . . .                       | 2  |
| Origine et évolution: . . . . .  | 6  |
| Écologie et méthodes de culture du maïs: . . . . .                               | 11 |
| Utilisation et dérivés de la culture du maïs: . . . . .                          | 11 |
| Amélioration génétique du maïs: . . . . .  | 12 |
| Statistiques de production pour 2001 (FAOSTAT, Nations Unies, révisée) . . . . . | 17 |

|                             |    |
|-----------------------------|----|
| <b>Références</b> . . . . . | 17 |
|-----------------------------|----|

## Le maïs : (*Zea mays* ssp. *mays*) :

Si l'on considère sa production mondiale en 2001 (609,2 MTM), le maïs dépasse la production du blé de près de 28 MTM et est supérieure de 17 MTM à celle du riz. Mais comme près de 80 % de sa production est destinée à l'alimentation du bétail et celle d'autres animaux de ferme, son impact comme aliment direct pour l'Homme est de nos jours très mitigé par rapport à celui du riz ou du blé (**voir tableau 1, chapitre sur le riz**). Ceci n'a pas toujours été le cas, car avant l'arrivée des Espagnols en Amérique, et ce jusqu'au 19<sup>e</sup> siècle, il constituait la nourriture de base (conjointement avec les haricots, les courges et les piments) des populations amérindiennes établies dans les régions subtropicales et tempérées du continent américain. La culture du maïs était aussi bien établie dans les régions du centre et de l'est de l'Amérique du Nord et atteignaient les régions adjacentes aux Grands Lacs et au fleuve Saint-Laurent. Au 16<sup>e</sup> siècle\*, sa culture était bien implantée sur le continent américain entre les latitudes 42° S et 46° N. Dans les régions adjacentes à l'équateur le maïs n'était planté que dans les zones montagneuses à une altitude au-dessus des 1 200-1 500 m s. n. m.. La culture du maïs a été l'élément moteur dans l'évolution et l'essor des grandes civilisations qui se sont développées en Amérique centrale et en Amérique du Sud. Les Aztèques et les Mayas vénéraient cette plante qui faisait partie intégrale de leurs rites religieux et de leurs activités sociales et culturelles. Le maïs était considéré "le cadeau des dieux" par de nombreux peuples amérindiens établis dans diverses régions des continents Nord et Sud Américains.

Comme nous allons le discuter en détail, l'origine botanique du maïs a été le sujet de bien des controverses. Les recherches archéologiques sont remontées jusqu'à la plante primitive du maïs mais sa morphologie est sans ambiguïté celle d'une plante cultivée. Contrairement aux autres céréales pour lesquels les similitudes morphologiques entre les formes spontanées et cultivées sont très apparentes, le maïs est unique dans sa morphologie florale et, à première vue, n'a pas de forme spontanée qui lui ressemble. Cette situation a provoqué de la confusion et plusieurs hypothèses contradictoires sur l'évolution et sur les origines du maïs ont été formulées au cours du 20<sup>e</sup> siècle. Cependant, les analyses récentes qui utilisent les approches de la génétique moléculaire permettent maintenant de confirmer le bien fondé d'une seule des hypothèses proposées au cours des derniers cinquante ans sur la base d'analyses génétiques, cytogénétiques et étymologiques.

### Description et variabilité de la plante de maïs:

Le maïs, *Zea mays* ssp. *mays* (2n=20), est une plante monoïque cultivée comme une plante annuelle mais qui peut se comporter sous certaines conditions comme une plante bisannuelle. Elle se reproduit par fécondation croisée (allogame) contrairement à la plupart des autres céréales. La fixation du carbone chez le maïs est effectuée par le système photosynthétique en C<sub>4</sub> (vous référer à vos notes du cours de physiologie végétale). Ce type de photosynthèse confère au maïs une plus grande efficacité pour fixer le CO<sub>2</sub> atmosphérique comparé aux autres céréales majeures. Les dimensions de la plante de maïs à maturité peuvent varier considérablement. Pour les variétés de maïs utilisés pour leurs parties végétatives, pour leurs épis et principalement pour l'ensilage (maïs de silo), la croissance peut atteindre jusqu'à 4 m de hauteur. Par contre, pour les variétés traditionnelles utilisées principalement pour la consommation des épis par les humains ou par les animaux, la hauteur des plantes à leur croissance maximale est rarement supérieure à 2 m 50. Certaines variétés semi-naines développées plus récemment ne dépassent guère 1 m 50. Suite à la germination des graines, la plantule des variétés traditionnelles et celles destinées à l'ensilage produisent une tige primaire et par la suite quelques tiges secondaires (rarement plus de 6). Cette croissance secondaire a été supprimée dans les variétés modernes destinées principalement à la pro-

---

\* En 1989, C. L. Johannesen et A. Z. Parker ont causé tout un émoi en rapportant la présence de ce qui semblait être des sculptures d'épis de maïs sur la façade de temples hindou construits au 12 et 13<sup>e</sup> siècle dans l'état de Mysore en Inde. Ces sculptures étaient vouées à la déesse Lakshmi (Hoysala). Après avoir écarté la possibilité que ces sculptures représentent des fruits d'autres plantes, les auteurs avaient suggéré que le maïs était cultivé en Inde plusieurs siècles avant la découverte de l'Amérique par les Espagnols. Par la suite, Payak et Sachan (1993) ont rejeté les argumentations que ces épis de maïs puissent avoir été sculptés au 13<sup>e</sup> siècle de notre ère. Ces sculptures seraient d'origine beaucoup plus récente et n'auraient été ajoutées aux façades que vers le 19<sup>e</sup> siècle.

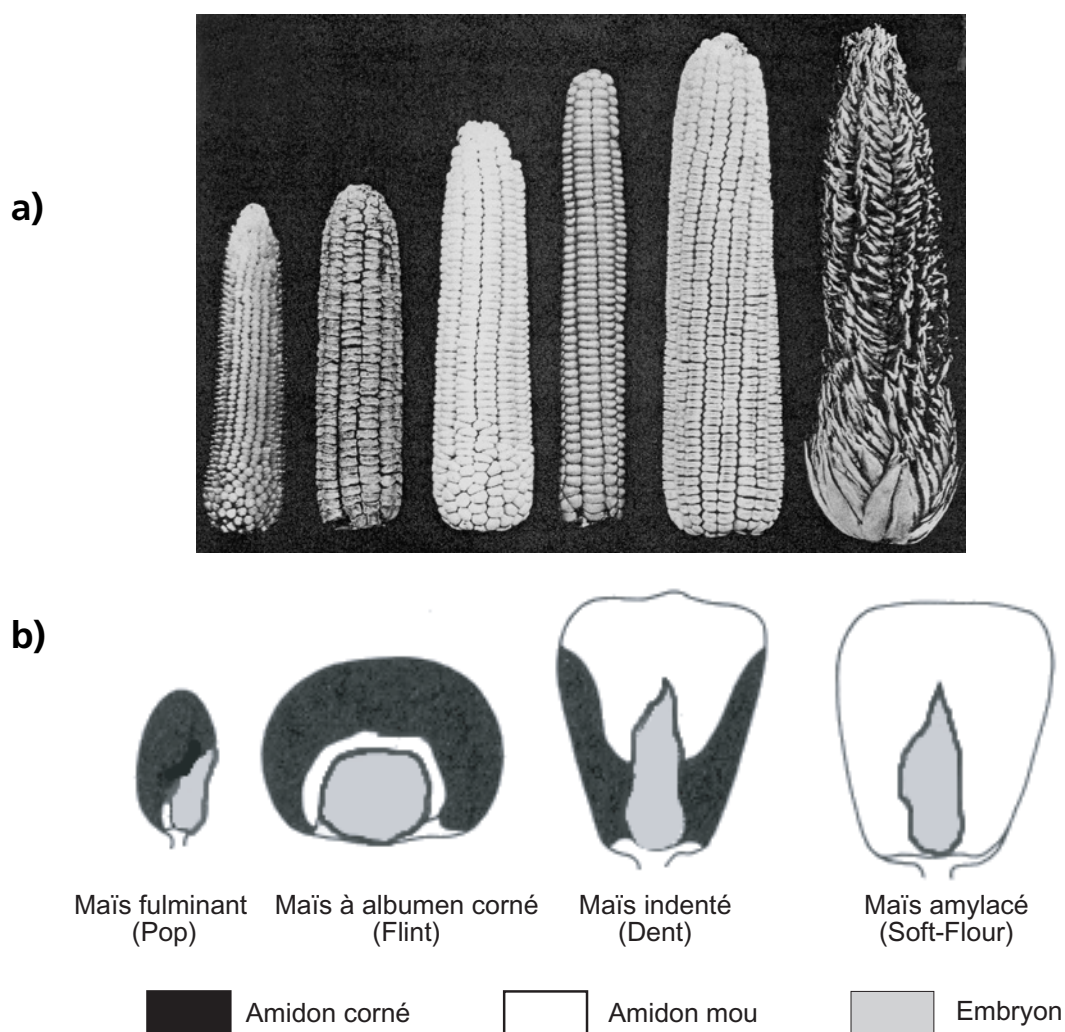
duction d'épis. Il est en effet plus avantageux de réduire l'énergie allouée à la croissance végétative et permettre le développement de seulement quelques épis mais de plus grandes dimensions. Les feuilles à nervures parallèles, caractéristiques des Poacées, sont insérées alternativement aux nœuds des chaumes par la gaine dans la zone de la ligule. Le limbe foliaire peut atteindre 1 m 50 de longueur et est de texture coriace, voir même abrasive chez certaines variétés (**Figure 1**). La plante de maïs développe deux sortes d'inflorescences. Les épis femelles sont insérés latéralement le long des chaumes. Ils présentent un rachis fortement condensé sur lequel s'insèrent plusieurs rangées de fleurs femelles par groupe de deux pour chaque épillet dont la structure n'est pas évidente. Les glumelles sont membraneuses, réduites à moins d'un quart de la longueur des fleurs et forment des cupules enfoncées dans le rachis condensé à la base de celles-ci. L'ovaire contient un seul ovule. Un long style prend son départ de chaque ovule et émerge de la partie supérieure de l'inflorescence qui est entourée par plusieurs feuilles modifiées (**Figure 1**). L'inflorescence mâle est située en position terminale à l'apex de la plante et contient de nombreuses fleurs mâles protégées par des glumelles membraneuses bien développées (**Figure 1**).



**Figure 1. *Zea mays* (L.):** Maïs. A.- Plante; B.- Inflorescence mâle; C.- Épillet mâle; D.- Coupe longitudinale d'un épillet mâle; E.- Coupe transversale d'un épillet mâle; F.- Épi; G.- Coupe longitudinale d'une inflorescence femelle; H.- Coupe longitudinale d'un épillet femelle.; I.- Caryopse; J. Coupe longitudinale d'un caryopse.

La fécondation croisée (allogamie) est généralement effectuée avec du pollen provenant d'une plante d'une variété différente ( plantations de maïs hybride) ou de la même variété (plantations traditionnelles avant 1930). Le pollen est transporté par le vent et parfois par des insectes et, une fois déposé sur le stigmate, produira un tube pollinique qui se développera le long du style en direction de l'ovaire. Les caryopses sont formés dans les trois semaines suivant la fécondation. Dépendant des variétés et des conditions climatiques, la récolte du maïs se fera dans les deux à trois mois qui suivent la semence des graines pour les variétés hâtives et dans les cinq à sept mois suivant la semence pour les autres variétés.

Le maïs est l'espèce parmi les principales céréales, à l'exception du sorgho, qui présente la plus grande variabilité morphologique et physiologique ; ce qui a favorisé sa culture autant dans les régions tropicales que dans les régions tempérées. Cette variabilité se reflète aussi par les différences morphologiques de l'épi femelle et par les caractéristiques de l'albumen (endosperme) de la graine. Plus de cinq mille variétés de maïs ont été répertoriées dans le monde, plus de trois cent d'entre elles étaient déjà développées en Amérique au cours de la période pré colombienne. Ces variétés sont traditionnellement regroupées en sept types selon les particularités de l'albumen des caryopses et la morphologie de l'épi femelle (**Figure 2**).



**Figure 2.-**

a) Variétés principales de maïs. De gauche à droite: maïs fulminant, maïs sucré, maïs amylocé, maïs à albumen corné, maïs indented et maïs tuniqué.

b) proportion d'amidon corné et d'amidon mou (hydraté) dans quatre variétés de maïs. (modifié de Leonard & Martin 1963).

**a)** maïs tunique ("Pod corn"), le seul type à posséder des glumelles non réduites qui enveloppent complètement chaque caryopse, ce type de maïs assez peu connu est le résultat d'une mutation contrôlée par un seul gène dominant (Tu) localisé dans le chromosome 4 et, contrairement à ce que l'on pourrait supposer, n'est pas considéré une forme primitive. La plante n'est fertile qu'à l'état hétérozygote (Tu/tu).

**b)** maïs fulminant ("Pop corn"), considéré comme le type le plus primitif, possède un albumen endurci entourant une zone restreinte d'amidon mou (plus hydraté) qui à la cuisson provoque son expansion et "l'explosion" violente du caryopse exposant l'intérieur de celui-ci. Ce trait est contrôlé par un gène dominant localisé sur le chromosome 3 bien que plusieurs gènes régulateurs influencent aussi son expression.

**c)** maïs à albumen corné ("Flint corn"), la totalité de l'albumen est du type dur, non hydraté. Ce caractère est contrôlé par un gène récessif localisé dans le chromosome 3 et plusieurs gènes régulateurs dans d'autres chromosomes.

**d)** maïs indenté ("Dent corn"), composé d'un albumen mou dans la région distale de la graine qui a tendance à s'invaginer à cause de la déshydratation partielle lors du développement de l'épi ; un gène récessif au chromosome 2 contrôle ce caractère.

**e)** maïs amilacé ("Soft corn"), la totalité de son albumen est composé d'amidon fortement hydraté ; contrôlé par un gène récessif localisé dans le chromosome 2.

**f)** maïs sucré ("Sweet corn") contient un pourcentage plus élevé de sucres (6-10 %) que les autres types de maïs ; contrôlé par un gène récessif localisé dans le chromosome 4.

**g)** maïs visqueux ("Waxy corn"), contrairement à celui des autres types dont l'amidon est formé par une structure contenant 71-72 % d'amylopectine et 28-29 % d'amylose, l'amidon de ce type consiste exclusivement d'amylopectine. Contrôlé par un gène récessif au chromosome 9.

Chacune de ces formes a déjà reçu le statut d'espèce ou de sous-espèce, mais les analyses génétiques ont démontré que ce statut n'était pas justifié car un seul gène (+ l'influence de quelques gènes régulateurs-modificateurs) est responsable de l'expression des caractères qui différencient ces types de maïs.

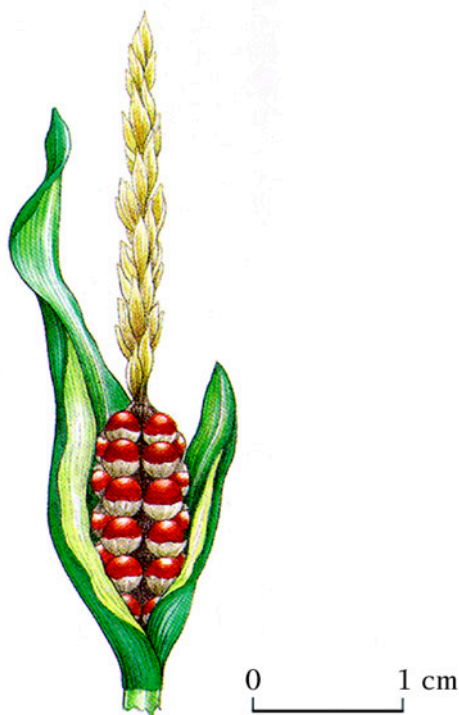
La très grande majorité des variétés traditionnelles utilisées par les populations amérindiennes à l'arrivée des Espagnols était celle du maïs fulminant et, surtout, celle du maïs amilacé. Cette dernière variété était favorisée car ses caryopses étaient moulus plus facilement, ce qui était utile pour la préparation de tortillas. Par contre, cette espèce était beaucoup plus susceptible à l'attaque d'insectes et de champignons pendant l'entreposage. À partir du 19<sup>e</sup> siècle, le maïs indenté est devenu le type le plus important en Amérique du Nord. Les premières variétés modernes de maïs indenté ont été issues à partir de croisements effectués entre une variété mexicaine de maïs indenté et une variété nord-américaine de maïs à albumen corné. L'agencement, par l'hybridation des caractéristiques de ces deux types de maïs, a permis de produire des cultivars de haute productivité qui étaient moins susceptibles aux attaques d'insectes et aux maladies fongiques. La très haute productivité du maïs dans les régions du "corn belt" américain (et canadien) obtenue au cours du 20<sup>e</sup> siècle est attribuable à ce type de maïs. Présentement, près de 90 % de la production de maïs des États-Unis, du Canada et du Brésil provient de cultivars de maïs indenté qui sont utilisées principalement pour l'alimentation du bétail. Les cultivars de maïs sucré sont devenus très populaires comme légume destiné à être consommé frais. Les variétés de maïs visqueux sont particulièrement appréciées dans les pays asiatiques. Ces deux types de cultivars sont d'origine plus récentes ayant été sélectionnées et développées durant le 20<sup>e</sup> siècle.



## Origine et Évolution

Jusqu'à très récemment, une des grandes énigmes de l'évolution des plantes cultivées a été la détermination de la plante spontanée qui pourrait être l'ancêtre du maïs. La plante de maïs est un exemple typique de la plante cultivée. La morphologie de son épi au rachis fortement condensé rend impossible sa survie en nature car cette plante a totalement perdu le pouvoir de dissémination de ses fruits à maturité. Par rapport à la morphologie de l'épi femelle, aucune plante spontanée montre une ressemblance suffisante qui pourrait indiquer qu'elle est l'espèce ancestrale. Cette situation a créé de nombreuses controverses et discussions, parfois houleuses, parmi les botanistes. Il n'est donc pas étonnant que plusieurs hypothèses sur l'origine du maïs, parfois très opposées les unes aux autres, aient été proposées au cours des derniers 100 ans.

Au chapitre 1, nous avons mentionné que les recherches et fouilles archéologiques dans différentes régions du sud-ouest des États-Unis, du Mexique et du Guatemala avaient cerné, depuis un certain temps, les régions où vraisemblablement le maïs était originaire et où sa culture avait débuté. Les recherches multidisciplinaires dirigées par l'anthropologue Richard MacNeish dans certaines grottes de la vallée de Tehuacan permirent de retracer l'évolution du maïs et de dater sa première apparition comme plante cultivée à environ 7 000 années A.P. De nouvelles datations, effectuées récemment avec la méthode AMS (plus précise) ramènent les dates les plus anciennes à environ 4 700 années A.P. (voir chapitre sur les origines de l'agriculture). Les premiers épis polystiques (épis possédant plusieurs rangées de fleurs ou caryopses sur le plan transversal de l'inflorescence) récupérés lors de ces fouilles ne mesuraient que 1,5 à 2 cm. Mais, le fait qu'ils comportent huit rangs de caryopses rattachés à un rachis condensé indique qu'ils appartenaient bel et bien à une forme cultivée de maïs qui avait perdu son pouvoir de dissémination des caryopses \* (**Figure 3**).



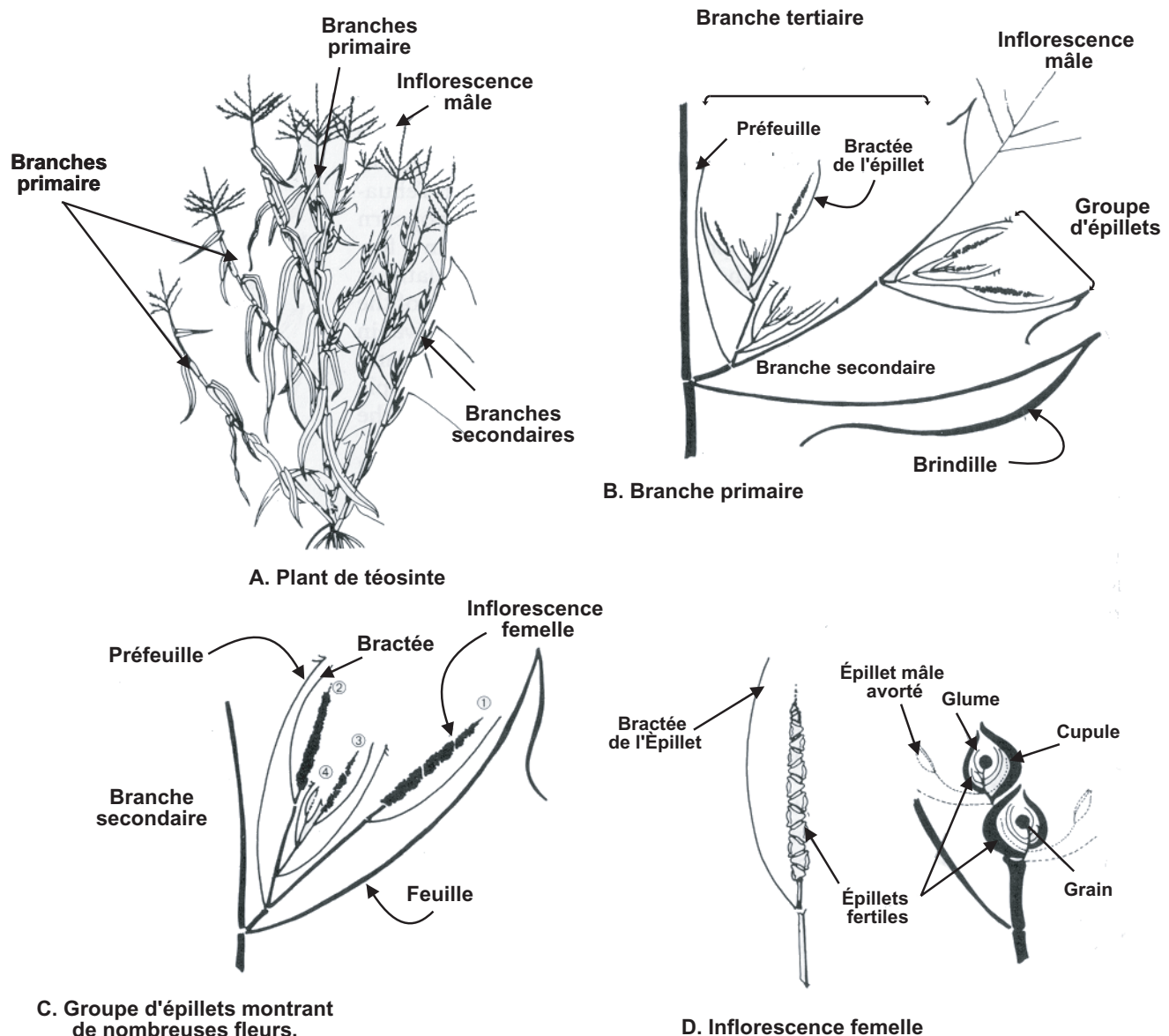
**Figure 3.** - Reconstitution d'un épi primitif de maïs provenant de la grotte San Marcos dans la vallée de Tehuacan (modifié de Smith 1996).

Jusqu'à présent, cette datation est la plus ancienne rapportée pour cette plante. Contrairement aux séquences archéologiques du Moyen-Orient, où la documentation concernant d'autres céréales comme le blé et l'orge, indique un remplacement graduel des formes spontanées par les formes cultivées dans les séquences chronologiques plus récentes d'occupation humaine, cela n'a pas été le cas pour le maïs. À Tehuacan, les niveaux d'occupation plus anciens, bien que comportant des preuves d'occupation humaine, ne montrent aucune trace d'un épi de maïs associé aux caractéristiques d'une plante spontanée.

Cette situation a mené certains spécialistes à suggérer l'existence d'une forme ancestrale de maïs spontanée qui aurait disparu par la suite des régions où le maïs cultivé aurait vu le jour. D'autres experts ont décidé de se pencher sur certaines espèces qui, tout en présentant des différences marquées vis-à-vis du maïs, possèdent certaines similitudes, au moins du point de vue végétatif. Deux groupes d'espèces spontanées ont été impliqués dans l'évolution du maïs cultivé. Le premier est celui du téosinte annuel et le deuxième celui de certaines espèces du genre *Tripsacum*.

---

\* Le botaniste Paul Mangelsdorf, faisant partie du groupe de recherche du Dr MacNeish, les a décrit initialement comme des épis provenant de formes spontanées de maïs. Une analyse plus rigoureuse des épis faite par la suite a démontré que ceux-ci avaient perdu leur capacité de dissémination des fruits et qu'ils correspondaient, bel et bien, à des épis de plantes cultivées.



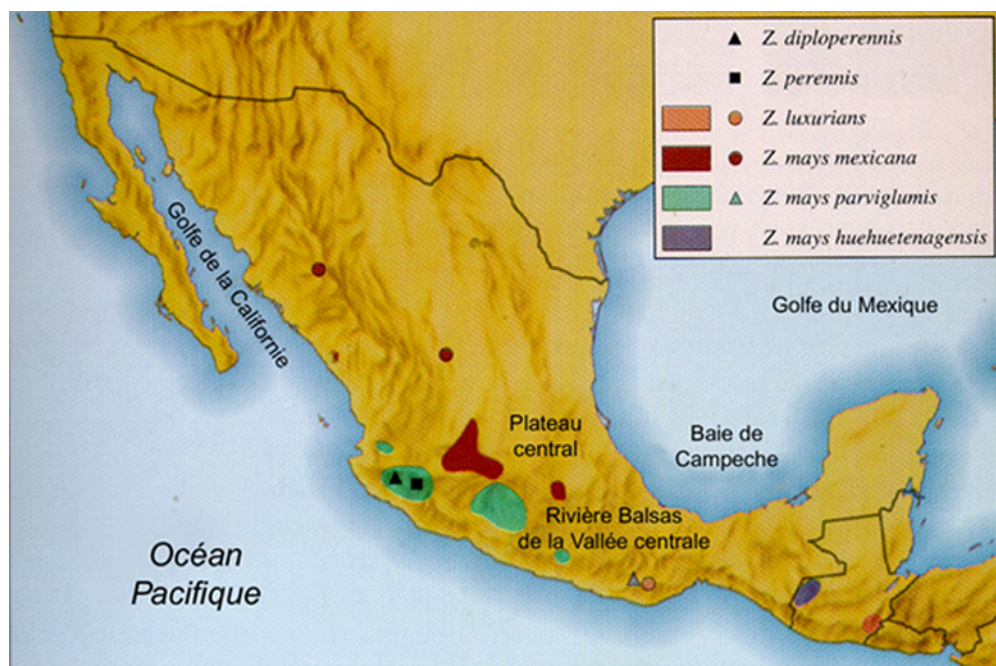
**Figure 4 .** Le téosinte diffère du maïs actuel par plusieurs points. A. La plante végétative adulte ressemble à la race primitive de maïs. B. Des branches secondaires sont insérées sur les branches primaires. Les branches primaires et secondaires se terminent par des épis mâles. Des branches tertiaires partent de l'axe des feuilles. C. Des groupes d'épillets (épis multiples) sont disposés au long de l'inflorescence des branches secondaires. Chaque groupe part de l'axe d'une feuille. D. Un épis simple (épillet) consiste en 5 à 12 caryopses, chacun enveloppé dans une cupule rigide, placés les uns après les autres. Chaque cupule est fermée par une glume rigide. (Modifié de Simpson et Ogorzaly 1995).

L'hypothèse la plus crédible et mieux documentée concerne le téosinte (**Figure 4 ; voir aussi Figure 3 au chapitre 7 (Annexe .- Le maïs : Origines, domestication et dispersion pré colombienne de la culture du maïs en Amérique)**), une espèce annuelle spontanée qui ressemble dans sa croissance végétative au maïs, mais dont les inflorescences femelles sont très différentes. Cette hypothèse a été proposée par George Beadle, Hugh Iltis, Walter Galinat et H. G. Wilkes et, est maintenant appuyée par la plupart des experts. Jusqu'à très récemment, les spécialistes avaient des réticences sérieuses à accepter que le fait que téosinte puisse être considéré comme l'ancêtre direct du maïs. Par contre, il est significatif que les Aztèques ont toujours considéré le téosinte comme la "mère du maïs" ("la madre del maïs"; tel que rapporté par les chroniqueurs espagnols qui accompagnaient les premiers conquistadores au Mexique).

Jusqu'en 1958, cette espèce était placée dans le genre *Euchlaena* (*Euchlaena mexicana*). Des études génétiques, appuyées par l'étude cytogénétique des hybrides et par de nombreuses analyses comparatives biochimiques (protéines, allozymes, ADN) ont démontré, par la suite, que cette espèce était génétiquement très proche du maïs cultivé. A cause de cette similarité, le téosinte annuel a été transféré progressivement au genre *Zea* (*Zea mexicana*) et, depuis 10 ans, le téosinte est classifié, au même titre que le maïs, comme une sous-espèce: *Zea mays* ssp. *parviglumis*. Le téosinte, comme le maïs, possède 20 chromosomes et les hybrides entre ces deux plantes sont fertiles et leur méiose est essentiellement normale. D'ailleurs le téosinte, que l'on retrouve dans certaines régions intra montagneuses du Mexique et d'autres régions localisées de l'Amérique centrale, s'hybride souvent spontanément avec le maïs en bordure des champs de culture. Les analyses biochimiques plus récentes ont démontré que les patrons électrophorétiques des protéines, des enzymes et de l'ADN de ces deux sous-espèces ne sont pas plus différenciés que ceux obtenus entre races et variétés à l'intérieur de chacune des sous-espèces. Bien qu'une espèce de téosinte vivace\* ait été découverte récemment, l'espèce annuelle, représentée par des races ou formes regroupées dans deux sous-espèces (ssp. *mexicana* et ssp. *parviglumis*) est maintenant reconnue comme étant le seul taxon impliqué dans l'évolution du maïs. Les analyses biochimiques récentes faites par Doebley et collaborateurs (1991-1997) suggèrent que certaines races de la sous-espèce *parviglumis* provenant de la région du bassin de la rivière Balsas (situé à 600 km au sud de la ville de Mexico) aient été impliquées dans l'évolution des premières formes de maïs cultivé (**Figure 5**).

Bien que les similitudes génétiques démontrent les relations très étroites entre le maïs et le téosinte, les botanistes avaient du mal à accepter que les épis femelles du maïs (qui possèdent des glumelles réduites, fines et membraneuses) puissent être dérivés de celles du téosinte (possédant des glumelles soudées (formant des cupules) et très endurcies).

Les analyses des ségrégations de caractères issus de croisements effectués par Walter Galinat et George Beadle entre une variété de maïs de type primitif (pop corn) et le téosinte annuel ont démontré que les différences entre les épis de ces deux sous-espèces pouvaient être attribuées, tout au plus, à 5 gènes fortement liés (linkage) sur deux bras de chromosomes (**Figure 6**).



**Figure 5.** - Distribution géographique actuelle des différentes espèces de téosintes annuels et vivaces au Mexique et en Més-Amérique (adapté de Smith 1996).

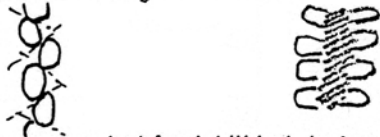
\* Au fait, trois espèces de téosintes vivaces ont été découvertes dans plusieurs régions du sud-ouest du Mexique entre 1960 et 1982. Il s'agit de *Zea diploperennis*, *Zea perennis* et *Zea luxurians*.



**Figure 6. - Contrôle génétique des modifications des épis du maïs domestiqué à partir du téosinte annuel ( Galinat 1974; Doebley 1992):**

**1) Bras court du chromosome 4 ( groupe de fort linkage):**

a) Perte de la zone d'abscission pour dissémination des fruits (1 gène récessif)



b) Glumes perdent la rigidité et deviennent parchemineuses (1 gène récessif et modificateurs)



c) Inclinaison des fleurs pistillées par rapport au rachis et au cupules (1 gène)



**2) Chromosome 3:**

a) 1 fleur fonctionnelle par épillet (téosinte) ----> 2 fleurs (maïs) (2 gènes complémentaires)



b) épillet distique (téosinte)----> polystique (maïs)

(1 gène et deux gènes modificateurs)



c) fleurs non-pédicellées (téosinte)----> fleurs pédicellées (maïs) (2 gènes complémentaires).



Ces auteurs ont postulé qu'un maximum de cinq mutations (+ quelques modificateurs-régulateurs) serait responsable des modifications spectaculaires que l'on observe sur les épis femelles de maïs par rapport à celles du téosinte. Du fait de la productivité accrue des épis femelles, les plantes possédant ces mutations se seraient démarquées et auraient pu être sélectionnées par l'Homme qui, par la suite, les aurait incorporées à la culture. Une variante de l'hypothèse du téosinte fut proposée par Hugh Iltis en 1983. La théorie de la mutation trans-sexuelle catastrophique postule que l'évolution de l'épi femelle du maïs proviendrait d'une mutation trans-sexuelle au niveau de l'épi mâle du téosinte qui possède, comme l'épi femelle du maïs, des glumelles membraneuses mais non-réduites). D'après Iltis cette mutation, qui aurait été provoquée par des augmentations de température brusques à la suite d'éruptions dans une région volcanique, serait due à un changement de rapport des gibbérellines et des cytokinines qui contrôlent différemment l'expression du sexe. Les analyses récentes de biologie moléculaire publiées par Doebley et collaborateurs en 1993 n'appuient pas cette hypothèse. Ces chercheurs ont cartographié en détail le **gène Tga I** qui contrôle la transformation morphologique du type de fruit de l'épi femelle de téosinte à un épi femelle de maïs. Très récemment (Iltis (2000) a proposé une variante de sa théorie originale qui est très complexe (la théorie de la translocation sexuelle) et celle ci devra être analysée et évaluée par les experts au cours des années à venir.

Un autre aspect du processus de domestication qui n'est pas encore résolu est de savoir si le téosinte aurait pu être utilisé directement comme aliment par l'Homme préhistorique. Sauf une seule exception, des graines de téosinte n'ont pas été retrouvées dans les fouilles archéologiques des grottes méso-américaines. L'épi de téosinte est peu productif et la graine, de dimension réduite, est protégée par des glumelles soudées et endurecies dans la forme d'une cupule, ce qui ne facilite pas son utilisation. Beadle (1980) a spéculé que les graines auraient pu être consommées après qu'elles soient libérées par l'action de la chaleur dégagée par les braises des foyers, procédé similaire à celui suivi pour la préparation du maïs fulminant ("pop corn") dans nos cinémas. Iltis (2000) a récemment proposé que l'utilisation du téosinte par l'homme s'est effectuée au départ en mangeant directement les

épis non matures et en suçant le centre sucré de la chaume des plantes immatures de téosinte. Un épisode unique aurait produit une mutation spontanée de l'épi femelle du téosinte avec l'apparition de caryopses possédant une glume parchemineuse réduite qui aurait enveloppé de façon partielle la graine. Cette mutation qui, d'après Ilitis, est apparue spontanément aurait été choisie et sélectionnée par l'homme et par la suite reproduite en culture avec une évolution rapide vers la forme de l'épi de maïs.

Bien que toutes les hypothèses qui postulent l'évolution du maïs cultivé à partir d'un maïs spontané qui aurait disparu ne font plus d'adeptes, nous nous devons, pour des raisons historiques, de faire mention de la théorie "tripartite". Cette hypothèse, proposée par les chercheurs américains Paul Mangelsdorf et Steven Reeves en 1937, postulait que *Zea mays* était un descendant direct d'une forme spontanée de maïs d'origine sud-américaine qui aurait éventuellement disparue pendant la période pré colombienne. Le téosinte, qu'ils reconnaissaient comme étant génétiquement proche du maïs, n'était pas d'après eux l'ancêtre du maïs, mais une "espèce" hybride provenant d'un croisement entre une espèce de *Tripsacum* et une forme de maïs cultivé, après que cette dernière ait diffusé en Amérique centrale. Par après, toutes les formes et races cultivées de maïs auraient été issues de croisements entre *Zea* et *Tripsacum* suivi d'introgressions avec *Zea mays*. Mangelsdorf et Reeves avaient réussi à croiser, avec beaucoup de difficultés, le maïs avec une espèce de *Tripsacum*. La première génération d'hybrides ressemblait au téosinte mais était, pour toutes raisons pratiques, stérile. Dans les générations suivantes, seulement les formes morphologiquement proches aux parents étaient récupérées. La stérilité des hybrides étant due au fait que le nombre chromosomique de *Tripsacum* ( $2n = 36$ ) est différent de celui du maïs ( $2n = 20$ ). La stérilité était principalement due au manque d'appariement chromosomique lors de la méiose. Plus récemment, et après la découverte d'une nouvelle espèce de téosinte vivace (*Zea diploperennis*), Mangelsdorf a modifié en 1986 son hypothèse mais n'a pas abandonné son postulat de base concernant l'existence d'une forme de maïs spontanée qui n'a, par ailleurs, jamais été retrouvé.

Il est maintenant bien établi que le maïs a été domestiqué et cultivé pour la première fois dans le centre méso-américain, plus particulièrement dans les régions intra montagneuses du sud-ouest de ce qui est maintenant le territoire mexicain. La présence de formes ancestrales du téosinte annuel dans le bassin de la rivière Balsas, à plus de 250 km à l'ouest de Tehuacan, indique que Tehuacan n'est pas le centre d'origine initial de la domestication du maïs. La diffusion de sa culture en Amérique centrale s'est effectuée progressivement entre 5 000 et 4 000 années A.P. La culture du maïs a atteint les régions du sud-ouest de l'Amérique du Nord il y a environ 3 200 ans tel que l'attestent les fouilles archéologiques de Bat Cave au Nouveau-Mexique. L'expansion de la culture en Amérique du Sud s'est faite un peu plus tard. Les fouilles archéologiques ont daté sa première présence il y a environ 3 000 ans sur la côte ouest du Venezuela (embouchure de l'Orinoco) et dans plusieurs sites de l'Équateur. Au Pérou, sa première présence a été rapportée dans des sites d'occupation datés d'il y a environ 1 700 années. La culture du maïs a atteint les régions les plus septentrionales du Nord-Est de l'Amérique du Nord (berges du fleuve St-Laurent) beaucoup plus tard, il y a environ 1000 ans. Les peuples amérindiens de ces régions cultivaient d'autres plantes depuis au moins 2 000 ans et le maïs n'a été initialement qu'une culture très secondaire dans cette région (**voir aussi texte du chapitre 7 : Annexe.- Le maïs : Origines, domestication et dispersion pré colombienne de la culture du maïs en Amérique**).

Le maïs, qui était déjà cultivé par les indigènes dans les îles des Caraïbes depuis près de 1 500 ans, a été introduit en Europe au retour du premier voyage de Colomb. Cette plante n'a pas eu grand succès, car les Européens s'obstinaient à consommer le maïs sous forme de mets préparés à partir de sa farine. Il la comparait défavorablement à celle du blé et celles des autres céréales. De fait, cette plante n'a que rarement été cultivée en Europe avant la seconde moitié du 19<sup>e</sup> siècle. L'on rapporte que pendant la période de famine produite par la décimation de la culture de la pomme de terre en Irlande entre 1846 et 1849 (**voir chapitre sur les racines et tubercules**), les Irlandais ont initialement refusé de consommer cette céréale qui leur était offerte comme substitut alimentaire par les Anglais.

## Écologie et méthodes de culture du maïs:

À l'origine l'évolution du maïs se fit dans les régions subtropicales (et tropicales en altitude). La grande diversité de formes du maïs, particulièrement dans les régions intra montagneuses de la région méso-américaine, a aussi pré-adapté sa culture pour des conditions de climats plus frais. Cette plante, du fait de sa photosynthèse en  $C_4$  est très productive dans les régions à haut taux d'ensoleillement et de températures élevées pendant la période de croissance. Ces conditions sont maintenues sous culture dans les régions tempérées et tempérées froides. Dans ces régions, il faut cependant que les variétés utilisées soient hâtives afin que leur croissance s'ajuste aux périodes saisonnières les plus chaudes qui sont de courte durée. La dispersion de sa culture vers les zones climatiques plus froides s'est faite par un ajustement phénologique des variétés et par le fait que ces variétés sont devenues physiologiquement insensibles à la photopériode. Les variétés cultivées au sud du Canada complètent leurs cycles de croissance et de reproduction en 3 à 4 mois. Par comparaison les variétés cultivées dans les basses terres des régions subtropicales le font en 5 à 7 mois.

Pendant la période pré colombienne, les graines de maïs, comme beaucoup d'autres plantes cultivées en Amérique, étaient plantées individuellement au moyen de pieux de bois ou de bûches primitives adaptées à cette tâche \*. Les premières cultures étaient probablement établies en bordure des cours d'eau sur les sols alluviaux.

Dans certains cas, une sorte d'irrigation primitive était pratiquée en dérivant des canaux en amont des cours d'eau afin de suivre les lignes de contour du lit des ruisseaux et rivières. Par la suite, c'est le système plus primitif des "chacras" qui a été perfectionné par les peuples agricoles qui ont précédé les grandes civilisations méso-américaines (Azèques, Mayas) et sud-américaines (Incas, Aymaras). Des systèmes d'irrigation plus développés ont permis par la suite de planter le maïs et d'autres plantes agricoles en terrasses et de récupérer des zones de marais ayant été drainées (le cas des "chinampas" développés dans les basses terres par les Azèques et les Mayas).

A partir du 19<sup>e</sup> siècle, la culture du maïs est progressivement devenue plus mécanisée dans toutes les régions du monde où elle est pratiquée. De nouvelles machineries furent développées pour préparer les sols et faciliter les semences, la moisson et rendre l'entreposage plus efficace. De nos jours, la culture de maïs en Amérique du Nord est une industrie agricole hautement spécialisée et mécanisée et, d'après certains experts, excessivement énergivore. David Pimentel, de l'Université Cornell, a calculé que l'on dépensait en pratiques agricoles et en entreposage dans une ferme américaine moderne de l'Iowa l'équivalent d'environ 5.6 calories pour produire l'équivalent d'une seule calorie de biomasse de maïs.

Dans les régions des prairies américaines (le corn belt) et du sud du Canada, le maïs est souvent planté en alternance, et parfois conjointement, avec des légumineuses, le plus souvent avec le soya. La culture du maïs est exigeante et appauvrit les sols lorsqu'elle est pratiquée de façon continue. La pratique de rotation avec des légumineuses est indispensable pour maintenir la fertilité des sols tout en réduisant les besoins en engrais chimiques ou organiques.

## Utilisation et dérivés de la culture du maïs :

Le maïs était l'aliment principal des peuples agricoles amérindiens habitant les régions où cette plante était cultivée. Les plantations conjointes de maïs et de haricots (**Chapitre 1**) étaient une pratique courante parmi les populations autochtones des Amériques lors de l'arrivée des premiers Européens. Cette pratique était probablement suivie sans qu'il y ait une connaissance des bénéfices qu'elle apportait à la qualité de la diète alimentaire.

---

\* Heiser (1990) a suggéré que la méthode de plantation individuelle pratiquée par les peuples amérindiens pourrait expliquer la grande diversité de variétés et de races de maïs sélectionnées par ces populations agricoles pendant la période pré colombienne. Comparé à l'ensemencement à la volée pratiquée par les premiers agriculteurs du Moyen-Orient, le fermier américain aurait porté une attention plus particulière à chaque plant de maïs qu'il aurait planté individuellement et aurait plus facilement remarqué et sélectionné, par la suite, les plantes qui se seraient démarquées par leurs formes, couleurs ou qui auraient attiré son attention par leur productivité accrue.

Une légende amérindienne nous dit que cette association s'est développée quand l'Homme-Maïs cherchait une épouse. La Courge a proposé sa candidature, mais elle a été rejetée parce qu'elle avait coutume de pousser de façon désorganisée sur le sol. Le haricot, par contre, s'enroulait très intimement autour des chaumes du maïs ce qui, pour le maïs, assurait la fidélité de celle qu'il a finalement choisie comme épouse. Quoi qu'il en soit, cette association de culture a été très bénéfique, tant du point de vue agronomique que de celle de la nutrition. Tous les haricots ont des associations avec des bactéries fixatrices d'azote qui enrichissent les sols de cet élément qui est généralement limitant dans les sols qui sont utilisés pour la culture des céréales. Les graines de haricots contiennent un pourcentage de protéines au moins deux fois supérieures à celles du maïs et ces protéines sont riches en lysine et tryptophane, deux acides aminés essentiels, dont les proportions étaient basses, et souvent au-dessous des normes minimales dans les protéines des variétés traditionnelles de maïs.

Les peuples amérindiens utilisaient la quasi-totalité de la production de maïs pour la consommation humaine. Les caryopses étaient séparés des épis et pilés sur des pierres à moudre (les "manos" des Aztèques et Mayas). La séparation des enveloppes des fruits de la pâte d'albumen était facilitée par l'ajout de cendres riches en carbonate de calcium provenant des fours de cuisson; parfois de la poudre de coquillages était utilisée à cette fin. Cette pratique avait l'avantage de "libérer" certains acides aminés des protéines ainsi que de la niacine qui autrement, n'auraient pu être facilement assimilées par la suite. Il est peu probable que les Amérindiens aient su que cette méthode augmentait la valeur nutritive des mets. Cette pratique a été suivie parce qu'elle rendait l'effort de pilonnage des caryopses de maïs moins ardu. La pâte de maïs était consommée dans la forme d'un gruau ou préparée en forme de "tortillas" plates qui étaient cuites au four. La pâte était aussi utilisée pour la préparation de tamales par l'ajout de courges, haricots, piments, avocats et parfois de la viande de chien, de dindon ou de gibiers de chasse, le tout enveloppé de feuilles de maïs avant d'être cuits à la vapeur. La farine du maïs était aussi ajoutée, afin de les épaissir, aux boissons de cacao dont étaient friands les Aztèques et Mayas. Suite à une fermentation naturelle, les peuples indigènes d'Amérique du Sud préparaient, à partir de graines de maïs, préalablement mastiquées et crachées dans des récipients, un breuvage alcoolisé appelé "chicha".

Le maïs est encore destiné principalement à l'alimentation humaine directe et utilisé de la même façon dans beaucoup de régions rurales de l'Amérique latine. Par contre, la situation a complètement changé dans d'autres régions du monde depuis le début du 20<sup>e</sup> siècle, suite au développement des cultivars modernes de maïs issus de croisements hybrides et de l'intensification de la production de maïs en Amérique du Nord et dans d'autres régions du globe. Aux États-Unis, le plus important producteur mondial, ainsi qu'au Canada, 60 % de la production de maïs, principalement destinée à l'ensilage, ne quitte pas la ferme et est utilisée pour l'alimentation du bétail. En Europe, cette proportion est encore plus élevée tandis qu'au Brésil, troisième producteur mondiale, plus de 50 % du maïs produit est exporté pour l'alimentation du bétail européen.

En Amérique du Nord, la production de maïs qui n'est pas destinée à l'alimentation des animaux de ferme est estimée à environ 25 % de la production totale. Près de 6 % de la production est, soit consommé frais comme légume (maïs sucré), soit transformée en farines pour être ajoutées à différents mélanges culinaires. Environ 8 % est utilisée pour la fabrication d'huile végétale (principalement à partir du germe de la graine). Environ 5 % est destinée à l'extraction de l'amidon utilisé dans la préparation de sirops, cosmétiques, additifs alimentaires, émulsifiants de médicaments et de sirops contre la toux, chewing gums, adhésifs ajoutés aux pneus d'hiver pour les rendre plus flexibles aux basses températures, et pour des colles à papier et à bois. Finalement, environ 6 % de la production est destinée à la distillation d'alcools (bourbons), comme activateur pour être ajouté au malte destiné à la fabrication de la bière et à la production d'alcool industriel et, plus récemment, d'alcool pour les mélanges de gasool destinés au transport. Cette dernière utilisation sera probablement bien plus importante dans les années à venir.

### **Amélioration génétique du maïs:**

Il est maintenant reconnu que le grand nombre de races et variétés de maïs développées par les peuples amérindiens pendant la période pré colombienne fut, dans la plupart des cas, le résultat d'un processus de sélection.



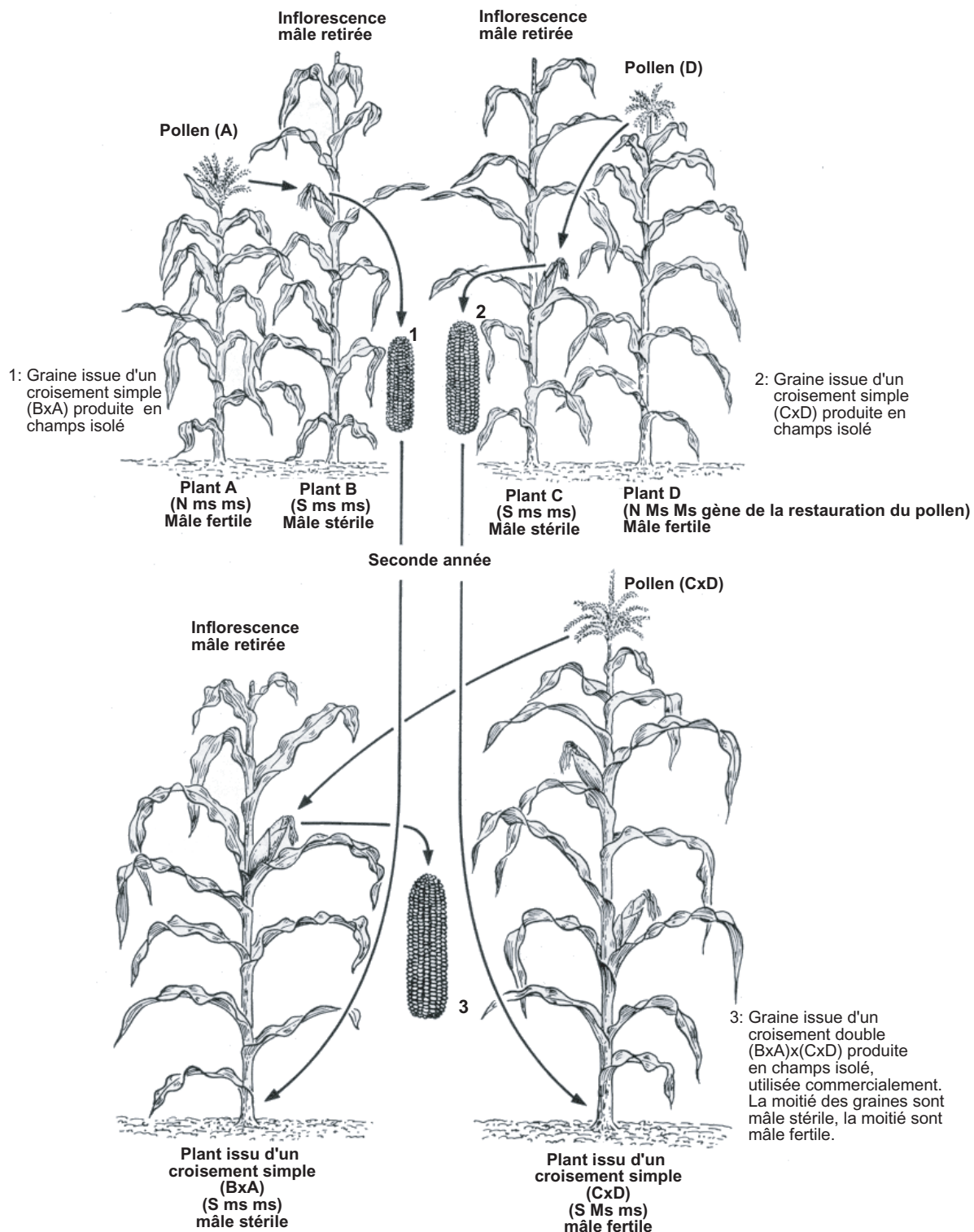
tion consciente. A l'arrivée des conquistadores certaines de ces variétés étaient parfaitement adaptées à la culture locale et leurs productions étaient élevées par rapport à celles d'autres céréales. Sans connaître les fondements de la génétique, les agriculteurs amérindiens ont accompli un travail remarquable d'amélioration. La grande diversité du maïs, conservée dans les 600 variétés de maïs léguées par ces agriculteurs autochtones a, par la suite, contribué au succès des programmes d'amélioration génétique qui ont débuté il y a environ 100 ans.

Nous avons mentionné l'augmentation spectaculaire des rendements de maïs aux États-Unis entre les années 1920 et 1950. Ce succès est dû à la mise en culture de nouvelles variétés de maïs hybride. Le développement des cultivars hybrides de maïs est l'un des programmes d'amélioration génétique de plantes cultivées qui a obtenu les résultats agronomiques et économiques les plus spectaculaires au 20<sup>e</sup> siècle. Les fondements de ce programme furent formulés en 1877 par l'américain William James Beal du Collège Agricole du Michigan qui, pour la première fois, établit un programme rigoureux de croisements contrôlés entre variétés de maïs dans le but précis d'obtenir des hybrides plus productifs. Il démontra que ceci était possible mais dépendait des caractéristiques (habilité combinatoire) des variétés parentales. Dans les premières années de ce siècle, George Harrison Shull, chercheur au laboratoire du Cold Spring Harbor, état de New York, et Edmund Murray East, généticien à la station expérimentale agricole du Connecticut, développèrent des lignées autofécondées sur 4 à 6 générations à partir de certaines variétés de maïs. Ces lignées produisaient des plants progressivement de moins en moins productifs et des épis de plus en plus réduits d'une génération d'autofécondation à la suivante. Mais quand deux de ces lignées autofécondées étaient croisées, la première génération ( $F_1$ ) de ce croisement produisait des plantes d'une vigueur accrue, parfois supérieure à celle des parents impliqués originalement. En 1918, D. F. Jones, un étudiant de East à l'Université de Harvard, apporta une amélioration à cette technique. Les lignes autofécondées étaient tellement peu productives que si des plants de l'une de ces lignes autofécondée (A) était croisée avec des plantes d'une autre ligne (B), les semences de (A) ou de (B), à partir desquelles seraient développées le maïs hybride, étaient produites en trop petites quantités pour rendre le processus commercialement intéressant. Jones proposa un programme de croisements doubles impliquant quatre lignées auto fécondées (A,B,C,D) (**Figure 7**). Dans un premier temps, l'on croisait A avec B et C avec D et les hybrides produits (AB) et (CD) étaient à leur tour croisés entre eux (**Figure 7**). Les plantes obtenues étant des hybrides, étaient uniformément vigoureuses et produisaient des épis volumineux comportant un grand nombre de caryopses. Ces "graines", issues au départ de croisements entre les quatre lignes d'autofécondations, étaient vendues aux fermiers. Ces graines étaient certifiées et garanties de produire des plantes uniformes et des épis de haute productivité.

La technique des croisements doubles a éventuellement été abandonnée du fait que des lignées autofécondées de bonne productivité ont été produites par la suite. A partir de 1970, 75 % du maïs hybride produit aux États-Unis était issu de croisements simples et aujourd'hui presque la totalité du maïs hybride vendu commercialement dans le monde et de ce type.

Du fait que le maïs est une plante monoïque, l'obtention de variétés de maïs hybride est relativement facile. Dans les premiers temps, les plantes des deux lignées auto fécondées utilisées étaient plantées en rangs alternatifs dans un champ isolé d'autres plantations de maïs (au moins par 400 m de séparation). Les épis mâles des plantes utilisées comme plantes femelles étaient coupés afin d'éviter la fécondation de plantes de la même lignée, ainsi toutes les graines produites ne pouvaient être issues que de croisements entre plantes de lignées différentes. Cette technique était favorisée tant que le coût de la main d'œuvre utilisée pour la coupe des épis mâles était raisonnable. Pendant les années de la grande dépression (1929 à 1940), beaucoup d'étudiants et de travailleurs agricoles ont pu recevoir leurs soupes journalières grâce à ce travail. Au cours des années 60, un facteur cytoplasmique promoteur de la stérilité mâle a été découvert chez deux variétés traditionnelles de maïs provenant du Guatemala. Ce facteur, qui interagit avec un gène restaurateur de la fertilité (**Figure 7**), a été incorporé par rétro croisement dans les lignées utilisées comme plantes femelles dans les programmes de croisements du maïs hybride. Ce procédé a éliminé le besoin de main d'œuvre au moment où le coût de celle ci devenait trop élevée.

Les graines de maïs hybrides doivent être achetées chaque année par les fermiers qui ne peuvent utiliser comme semences une partie des graines de maïs hybride produites à la moisson précédente, comme c'est le cas



**Figure 7.** Méthodes de production de graines de maïs hybride issues d'un croisement double (modifié de Heiser 1990). Avant 1960, l'on procédait au retrait de l'inflorescence mâle du plant qui allait être utilisé comme plante femelle réceptrice du pollen afin d'éviter des pollinisations entre plants de la même variété ou cultivar. Après 1960, cette étape n'était plus nécessaire car, en combinant un facteur cytoplasmique de stérilité du pollen (**S** :stérile, **N** :normal), avec l'effet d'un gène de restauration de la fertilité du pollen (**Ms** restaurateur, **ms**: non-restaurateur), l'on obtient des plantes aux inflorescences mâles qui sont fertiles ou stériles. La combinaison **Smsms** est la seule stérile; toutes les autres combinaisons: **NMsMs**, **NMsms**, **Nmsms**, **SMsMs** et **SMsms** sont fertiles car le gène M, même en forme hétérozygote, annule l'effet du facteur de stérilité S.

pour les céréales autofécondées tels que le riz, l'orge ou le blé. Le maïs étant allogame, les graines issues des plantations produiraient des plantes trop variables et beaucoup moins productives en moyenne. Cette variabilité est due processus de recombinaison génétique durant la méiose qui conduit à la formation de gamètes et de zygotes génétiquement différenciés. A la fertilisation, les gamètes femelles et mâles se combineront pour produire les graines (zygotes) de la seconde génération d'hybrides. Cette situation a créé une dépendance des fermiers vis-à-vis des compagnies de semences qui, depuis, font des affaires en or.

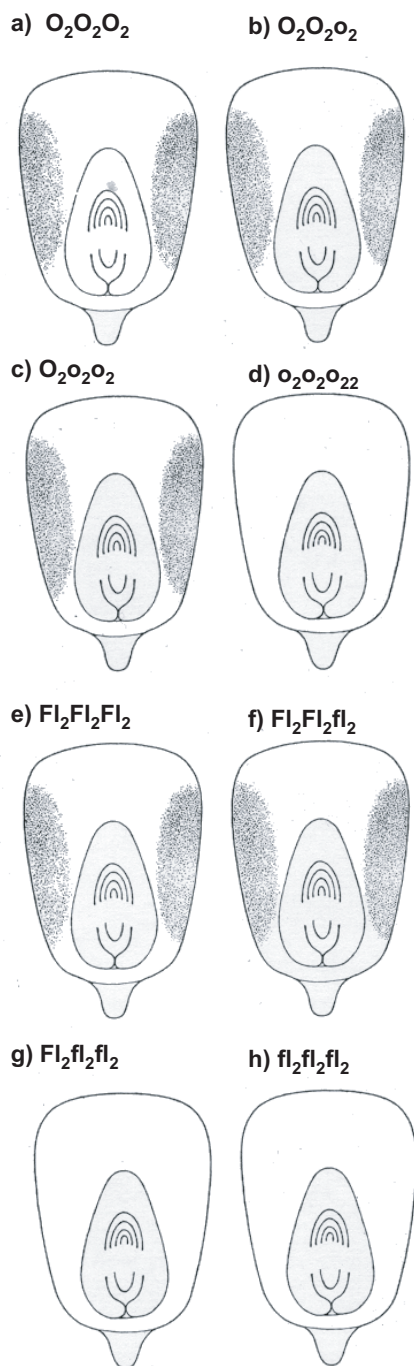
En sélectionnant les variétés et les lignées auto fécondées issues de celles-ci, il a été possible, par la suite, de produire de nouvelles variétés de maïs hybrides adaptées aux différentes zones climatiques. Il a été également possible d'incorporer des caractéristiques agronomiques avantageuses telle que la résistance aux maladies fongiques, à la sécheresse ou à la salinité, etc. Des milliers de nouvelles variétés ont ainsi vu le jour au cours des derniers soixante ans et la majorité de celles-ci ont aussi été améliorées afin de développer des plantes modifiées pour une croissance synchrone et un port érigé afin de répondre aux conditions de l'agriculture mécanisée.

En 1970, sous des conditions de climats saisonniers particulièrement chauds et humides, le tiers de la production potentielle de maïs dans les régions du centre-sud des états-unis, évalué alors à 4 milliards de dollars, a été décimée par une maladie provoquée par une nouvelle race du champignon *Helminthosporium maydis* (Dematiaceae). Étant donné que cette maladie n'avait ravagé que les variétés de maïs hybride porteuses du facteur cytoplasmique de stérilité mâle, il était clair que la susceptibilité à cette maladie fongique était liée au gène de stérilité mâle transféré à partir d'une seule variété de maïs d'origine guatémaltèque. Pendant quelques années, les compagnies de semences furent obligées de réutiliser la méthode manuelle pour éliminer les inflorescences mâles des variétés utilisées dans la production de graines de maïs hybride. Éventuellement, de nouvelles sources comportant le facteur cytoplasmique de stérilité mâle ont permis de diversifier le procédé pour l'obtention de maïs hybride. Cet épisode est une leçon coûteuse qui a mis en évidence le besoin de maintenir à tout prix la diversité génétique de nos plantes cultivées.

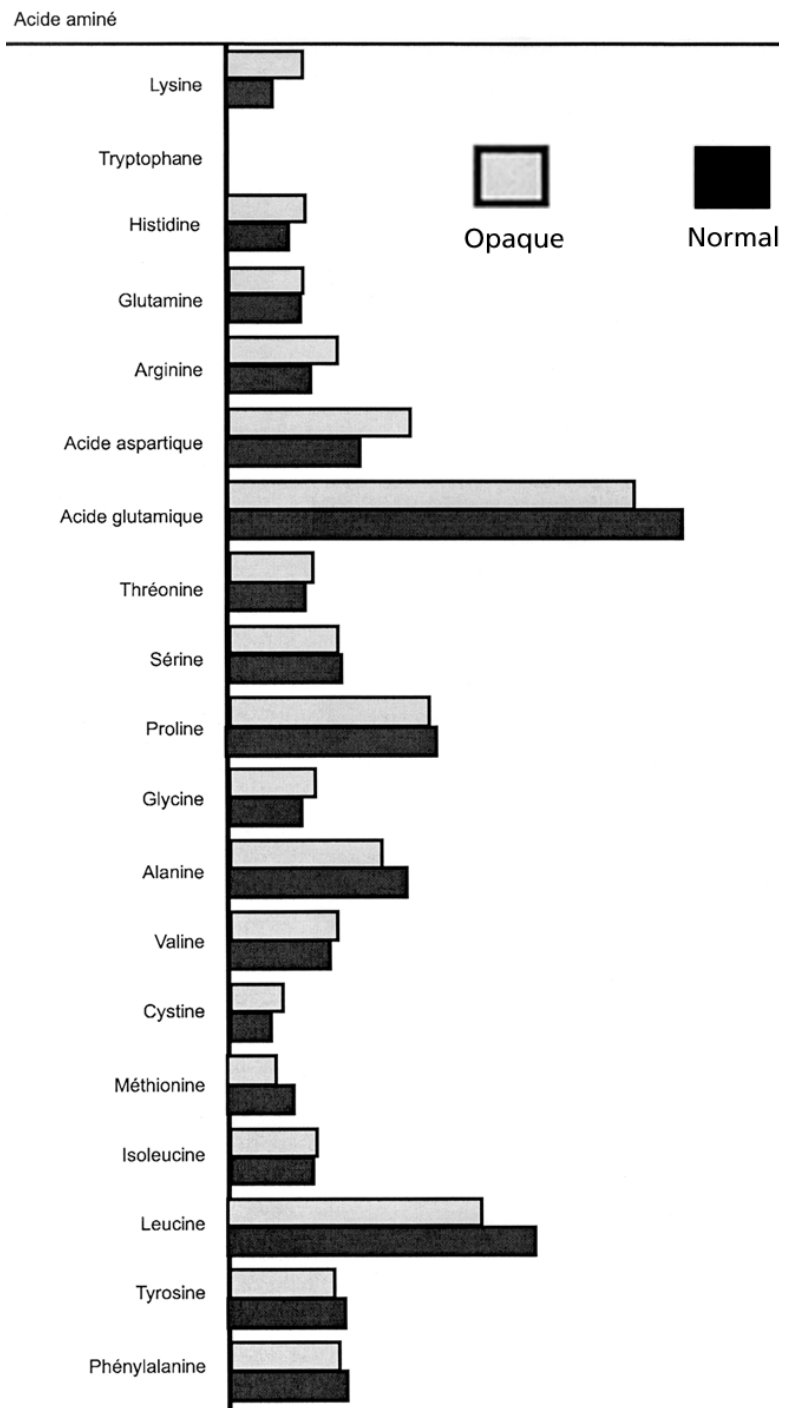
Comme dans la plupart des céréales majeures, la quantité et qualité des protéines présentes dans les caryopses de maïs ne sont pas suffisantes pour assurer une diète équilibrée. Ceci est particulièrement vrai pour le maïs qui est considéré comme la céréale la moins nutritive. Les graines de variétés traditionnelles et de la plupart des variétés modernes développées avant 1965 contenaient en moyenne 8 % et, rarement, plus de 10 % de protéines. Cette protéine était déficiente en deux acides aminés essentiels, la lysine et le tryptophane. Cette situation provoquait de sérieuses carences nutritives parmi les populations les plus démunies qui avaient adopté le maïs comme nourriture de base unique ou presque. C'était le cas des populations des pays en développement des pays du tiers-monde, particulièrement en Amérique Latine et dans certains pays d'Afrique, où la culture du maïs avait fait des percées importantes à partir de 1950.

Sous des conditions extrêmes, les individus peuvent développer la **pellagre**, une maladie carencielle dont les symptômes initiaux sont une dermatite aiguë et la diarrhée et, si le malade n'est pas alimenté correctement, peut dégénérer en démence. À l'origine, cette maladie avait été attribuée à une carence de niacine (une des vitamines du complexe B). Quand cette maladie a affecté les populations qui subsistaient sur une diète alimentaire composée quasi-exclusivement de maïs, les scientifiques ont été surpris car le maïs n'est pas particulièrement déficient en niacine. L'on s'est rendu compte par la suite que la carence de tryptophane dans la diète alimentaire provoquait aussi la pellagre.

En 1963, des chercheurs de l'université de Purdue dans l'état de Indiana aux États-Unis ont découvert deux mutants, Opaque-2 (O<sub>2</sub>) et Floury (fl), provenant de variétés traditionnelles du Guatemala. Les protéines de l'albumen des graines de ces deux mutants étaient significativement plus riches en tryptophane et en lysine comparées à celles des variétés cultivées. Ces mutations ont été incorporées aux variétés de culture américaines par le biais de croisements entre un mutant et une variété de maïs hybride suivi de rétro croisements successifs des progénitures hybrides avec la variété de maïs hybride du croisement original (**Figures 8a, 8b**). Les premières générations hybrides n'étaient pas très productives et produisaient des graines à albumen "mou" (amidon hydraté), ce qui les rendaient susceptibles aux maladies fongiques attaquant la plante lors de l'entreposage. Ces



**Figure 8A** .- Les gènes codant pour une haute teneur en lysine sont des gènes récessifs « opaques » (**o**) et « farineux » (**fl**). Les gènes dominants sont au même locus (**O** et **Fl**) et sont associés à un albumen normal. Il faut trois doses du gène récessif opaque pour produire un caryopse à haute teneur en lysine (**d**) mais seulement deux doses du gène récessif farineux (**g** et **h**). Trois doses de gènes sont nécessaires car l'albumen du maïs est le résultat d'une fertilisation double et le noyau des cellules contient trois ensembles de chromosomes plutôt que deux (modifié de Harpstead 1971).



**Figure 8b.-** Contenu en acides aminés de l'albumen du caryopse de maïs opaque (**o**) et normal (**O**). Les unités en valeur relatives sont basées sur des g d'acide aminés par 100 g de protéines. Le tryptophane est absent de ce diagramme car il est détruit par les agents chimiques utilisés pour briser les structures tertiaire et quaternaire des protéines. Sa teneur a été calculée par une autre technique (modifiée de Harpstead 1971).



effets secondaires défavorables ont été corrigés par des sélections rigoureuses sur les progénitures des premières générations d'hybrides. Depuis 25 ans, le CIMMYT (**voir chapitre 5 : le blé, le seigle et le triticale**) a développé un programme d'amélioration parallèle afin d'améliorer la qualité et quantité de protéines parmi les variétés de maïs développées au Mexique et destinées aux pays producteurs du Tiers-Monde. Au cours des derniers 10 ans, une nouvelle génération de variétés de maïs hybride à plus haute teneur de protéines de qualité supérieure, remplace les variétés issues des programmes d'amélioration génétique développées entre 1950 et 1960.

### **Statistiques de production pour 2001 (FAOSTAT, Nations Unies, révisé)**

La production mondiale de maïs (sec) en 2001 était d'environ 609,2 MTM à laquelle s'ajoute la production de maïs « vert » (pour l'ensilage) de environ 9,7 MTM (+), réparties dans 158 pays. Les cinq pays producteurs les plus important en 2001 étaient, par ordre décroissant : les États-Unis (241,5 + 4,9 MTM), la Chine (115,8 MTM), le Brésil (41,4 MTM), le Mexique (18,6 + 0,4 MTM) et la France (16,5 + 0,8 MTM). **Le Canada se plaçait 11<sup>ème</sup>** avec une production d'environ 8,2 + 0,7 MTM. La superficie totale des cultures de maïs dans le monde en 2001 était estimée à 137,6 millions d'hectares, ce qui donne un rendement moyen par hectare de 4,43 TM. Certains pays industrialisés, comme le Canada, les États-Unis, la France et l'Italie produisaient des rendements allant de 7 à 9 TM/ha. Le Brésil obtenait un rendement de 2,7 TM/ha, le Mexique de 2,5 TM/ha et les pays comme l'Angola et le Botswana avaient des rendements limités à 0,4 TM/ha.

### **Références**

- Appels, R. , Baum, M,& Ladugah, E. S. (1992) Wide crosses in cereals. *Annu. Rev. Plant Physiol. & Mol. Biol.* 43: 117-143
- Aldrich, S. R. & E R. Long (1966) Modern corn production. F-W. Publishing Co., Cincinnati, Ohio.
- Beadle, G. W. (1972) The mistery of maize. *Field Museum of Natural History Bull.* 43 : 1-11.
- Beadle , G. W. (1975) Of maize and men. *Quart. Rev. Biol.* 50 : 67-70.
- Beadle, G. W. (1980) The ancestry of corn. *Scientific American* 242 (1): 112-119.
- Beadle, G. W. (1981) Origin of corn: pollen evidence. *Science* 213: 890-892.
- Bretting, P. K. & M. M. Goodman (1989) Karyotypic variation in Mesoamerican races of maize and its systematic significance. *Econ. Bot.* 43: 107-124.
- Brewbaker, J.-L. (1979) Diseases of maize in the wet lowland tropics and the collapse of the classic Maya civilization. *Econ. Bot.* 33 : 101-118.
- Chandravadana, P. & W. C. Galinat (1976) Comparative cytology of certain Maydeae and Andropogoneae genera in reference to their evolution. *J. Hered.* 67 : 161-166.
- Doebley, J. F. (1992) Mapping the genes that made maize. *Trends in genetics* 8 (9) : 302-307

- Doebley, J. F. (1990) Molecular evidence and the evolution of maize. *Econ. Bot* 44 (supplement) 6-27.
- Doebley, J. F. (1990) Molecular evidence for gene flow among *Zea* species. *BioScience* 40: 443-448.
- Doebley, J. F. (1984) Maize introgression into teosinte-a reappraisal. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 71 : 1100-1113.
- Doebley, J. F. *et al.* (1984). Isoenzymatic variation in *Zea* (Gramineae). *Syst. Bot.* 9 : 203-218.
- Doebley, J. F. *et al.* (1987) Patterns of isozyme variation between maize and mexican annual teosintes. *Econ. Bot.* 41 : 234-246.
- Dorweiler, J. *et al.* (1993) Teosinte glume architecture 1: A genetic locus controlling a key step in maize evolution. *Science* 262: 233-235.
- Galinat, W. C. (1995) The origin of maize: Grain of humanity. *Econ. Bot.* 49 : 3-12.
- Galinat, W. C. (1992) Evolution of corn. *Advances in Agronomy* 47 : 203-231.
- Galinat, W. C. (1974) The domestication and genetic erosion of maize. *Econ. Bot.* 28 : 31-37.
- Galinat, W. C. (1971) The origin of maize. *Annu. Rev. Genet.* 5 : 447-478.
- Galinat, W. C. (1973) Preserve guatemalan teosinte : a relict link in corn's evolution. *Science* 180 : 323.
- Galinat, W. C. (1975) The evolutionary emergence of maize. *Bull. Torrey Bot. Club* 102 : 313-324.
- Galinat, W. C. (1975) Use of male sterile 1 gene to eliminate detasseling in production of hybrid seed of bicolor or sweet corn. *J. Hered.* 66 : 387-388.
- Galinat, W. C. (1983) The origin of maize as shown by key morphological traits of its ancestor teosinte. *Maydica* 28 : 121-138.
- Hammond, N. (1986) The emergence of Maya civilization. *Scientific American* 255 (2): 106-115.
- Harpstead, D. D. (1971) High-lysine corn. *Scientific American* 225 : 34-42.
- Heiser, C. B. (1990) Seed to civilization. Harvard University Press, Cambridge, Mass. pp. 89-105.
- Heiser, C. B. (1990) New perspectives on the origin and evolution of New World domesticated plants: summary. *Econ. Bot.* 44 (supplement) 111-119.
- Heiser, C. B. (1979) Origin of some cultivated new world plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 10 : 309-326.
- Illis, H. H. (1972) The taxonomy of *Zea mays* (gramineae). *Phytologia* 23 : 248-249.
- Illis, H. H. (1983) From teosinte to maize: the catastrophic sexual transmutation. *Science* 222 : 886-894.
- Illis, H. H. (1984) *Zea* - a biosystematical odyssey. In W. F. Grant (ed.) *Plant biosystematics*. pp. 587-616. Academic Press, New York.

- Iltis, H. H. (1986) Accurate documentation of germplasm: the lost guatemalan teosintes. *Econ. Bot.* 40 : 69-77.
- Iltis, H. H. (2000) Homeotic sexual translocations and the origin of maize : A new look at an old problem. *Econ. Bot.* 54: 7-54.
- Johannassen, C. L. & A. Z. Parker (1989) Maize ears sculptured in 12th and 13th century A. D. in India as indicator of precolumbian diffusion. *Econ. Bot.* 43: 164-180.
- Johannaseen, S. & C. A. Hastorf (1989) Corn and culture in Central Andean prehistory. *Science* 244: 690-691.
- Kato, T. A. (1984) chromosome morphology and the origin of maize and its races. *Evol. Biol.* 17 : 219-253.
- Leonard, W. H. & J. H. Martin (1963) Cereal crops. *Maize* pp. 133-141. The MacMillan Publishing Co., New York.
- Mangelsdorf, P. C. (1951) Hybrid corn, *In* Plant agriculture: Readings from Scientific American (Janick, J. *et al.* , eds.).
- Mangelsdorf, P. C. (1974) Corn: its origin, evolution and improvement. Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts.
- Mangelsdorf, P. C. (1986) The origin of corn. *Scientific American* 255 (2): 80-87.
- Mangelsdorf, P. C. *et al.* (1964) Domestication of corn. *Science* 143 : 538-545.
- Payak, M. M. & Sachan, J. K. S. (1993) Maize ears were not sculpted in 13th Century at Somnathpur temple in India. *Econ. Bot.* 47: 202-205.
- Pierre, W. S. *et al.* (1964) Advances in corn production. Iowa State University Press, Ames, Iowa.
- Potrychus, I. (1992) Gene transfer in plants: Assessment of published approaches and results. *Annu. Rev. Plant Physiol. & Mol. Biol.* 42: 205-225.
- Rao, B. G. S. & W. C. Galinat (1976) The evolution of the american Maydeae. *J. Hered.* 67 : 235-240.
- Simpson, B. B. & Ogorzaly, M. C. (1995) Economic Botany: Plants of our world. McGraw Hill, Inc. New York, 2ème édition. pp.187-198; pp. 80-82; pp. 194-195; pp. 40, 332-337.
- Smith, B. D. (1996) The emergence of Agriculture. *Scientific American library*. HPHLP. New York. pp. 147-160; pp.200-208.
- Smith, J. S. C. *et al.* (1980) Biochemical systematics and the evolution of *Zea*, *Tripsacum* and related genera. *Econ. Bot.* 34 : 201-218.
- Smith, J. S. C. *et al.* (1985) Relationships between maize and teosinte of Mexico and guatemala: numerical analysis of allozyme data. *Econ. Bot.* 39 : 12-24.
- Sprague, G. F. (1977) Corn and corn improvement. Amer. Soc. Agron. Vol. 18. 2nd Edition, Madison, Wisconsin.
- Turner, B. L. & P. D. Harrison (1981) Prehistoric raised-field agriculture in the Maya lowlands. *Science* 213 : 399-406.

- Van der Merwe, N. J. *et al.* (1981) Isotopic evidence for prehistoric subsistence change at Parmana, Venezuela. *Nature* 292 : 536-538.
- Walden, D. B. (1979) maize breeding and genetics. J. Wiley . New York.
- Wilkes, H. G. (1972) Maize and its wild relatives. *Science* 177 : 1071-1077.