

La résistance multiple du maïs aux chenilles foreuses et défoliatrices

Danièle Clavel, Claude Welcker

Les dégâts occasionnés par les insectes représentent l'une des principales causes de la chute des rendements du maïs en zones tropicale et subtropicale. Les chenilles foreuses et défoliatrices sont responsables de l'essentiel des ravages observés [1]. Après avoir défini les types de résistances aux insectes et la résistance multiple, cet article en présentera les implications majeures en matière de sélection pour la recherche de génotypes multirésistants.

Définitions

Les différents types (ou mécanismes) de résistances/tolérances

Trois grands types de résistances des plantes aux insectes ont été définis dans les années 50 [2] : la tolérance, l'antibiose et l'antixénose (ou non-préférence).

La tolérance d'un génotype à un ravageur est définie comme sa capacité à

supporter, du point de vue du développement de la plante et de sa production, des attaques de l'insecte qui entraîneraient une réduction significative de la croissance et de la production chez un génotype sensible. Sur une plante tolérante, l'insecte se développe normalement et aucune diminution de sa population n'est observable.

Une plante est définie comme résistante par antibiose lorsqu'elle provoque un effet négatif sur la biologie de l'insecte, en occasionnant des dysfonctionnements physiologiques observables à moyen et long termes. C'est, notamment, le cas de plantes nutritionnellement inadéquates pour le développement ou la reproduction de l'insecte ou bien le cas de plantes synthétisant des substances phago-inhibitrices, voire toxiques. On assiste alors à un allongement du cycle de développement de l'insecte (ou à sa mort) avec diminution de sa population.

Une plante est définie comme résistante par antixénose (ou non-préférence) lorsqu'elle entraîne un effet négatif sur le comportement de l'insecte à court terme : par exemple, lorsqu'elle synthétise des substances répulsives vis-à-vis du comportement de prise alimentaire (phagorépulsif s'exerçant sur la larve et/ou sur l'adulte) ou du comportement de ponte de l'adulte (substance antiponte). En présence d'une plante résistante par antixénose, un insecte peut soit la quitter pour rechercher une autre plante adéquate, soit mourir à la suite d'un jeûne forcé (répulsifs de la prise alimentaire),

soit encore ne pas produire de descendance (répulsifs de ponte).

La résistance multiple

La résistance multiple d'un végétal est définie comme sa résistance à au moins deux insectes distincts. La faculté pour un génotype d'accumuler plusieurs facteurs de résistance à une même espèce de ravageur est également une forme de résistance multiple [3], mais cette acception n'est pas la plus courante.

En effet, on cherche, le plus souvent, à détecter et à réunir, dans un même génotype de plante, les résistances multiples se manifestant, par exemple, par l'émission par la plante d'une substance toxique active sur plusieurs insectes aux comportements voisins. Dans certains cas, plus complexes, il s'agit de sélectionner plusieurs types de résistance correspondant à des modes d'action et à des insectes différents, et de les associer à l'intérieur d'un même génotype végétal.

Comment sélectionner le maïs pour une résistance multiple ?

Au début des années 50, époque des premiers travaux sur la résistance aux insectes, les recherches de résistance à *Spodoptera frugiperda* et à *Diatraea saccharalis* dans les génotypes de maïs du *corn belt* résistants à *Ostrinia nubilalis* sont restées vaines [2]. Mais, à partir de

D. Clavel (CIRAD-CA) : ISRA-CNRA, BP 53, Bambey, Sénégal.

C. Welcker : INRA, Centre Antilles-Guyane, Laboratoire de recherche en productions végétales amélioration des plantes, BP 1232, Pointe-à-Pitre cedex, Guadeloupe, France.

Tirés à part : D. Clavel

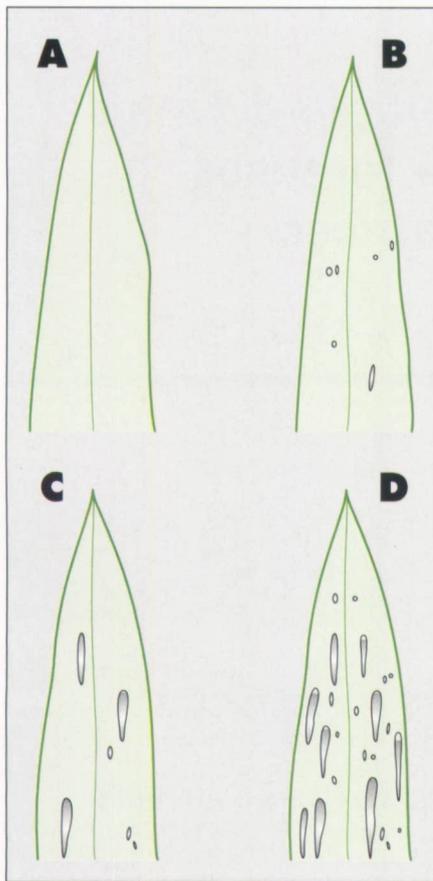


Figure 1. Échelle de notation visuelle des dégâts sur maïs dus à la chenille défoliatrice *S. frugiperda*. A : note 1-3 (résistant) ; B : note 4-5 et C : note 5-6 (intermédiaires) ; D : note > 6 (sensible) (d'après Davis et Williams [5]).

Figure 1. Scale of visual damage to maize by the leaf-feeding larvae of *S. frugiperda*. A : 1-3 rating (resistant) ; B : 4-5 rating and C : 5-6 rating (intermediate resistance) ; D : > 6 rating (susceptible).

1985, sous l'impulsion de Wiseman [4], la découverte et l'utilisation des ressources génétiques de maïs originaires de la zone caraïbe (particulièrement de l'île d'Antigua) ont mis en évidence la résistance multiple du maïs à différentes espèces de lépidoptères.

Tous les types de résistances sont, en principe, intéressants à sélectionner. Mais, si on se place au niveau de la dynamique de la population du ravageur, ils ne conduisent pas aux mêmes effets. La tolérance ne diminue pas la population du ravageur, contrairement à l'antibiose et à certains cas d'antixénose. En revanche, sur le plan de la génétique des populations du ravageur, la tolérance n'exerce pas de pression de sélection sur l'insecte, alors qu'une résistance de type antibiose ou antixénose peut sélectionner

Summary

Multiple resistance of maize to lepidopterous pests

D. Clavel, C. Welcker

Damage caused by lepidopterous larvae is one of the main reasons for reduced maize yield in tropical and subtropical zones. Multiple resistance is normally defined as resistance to at least two distinct insect species. Another form of multiple resistance illustrated by that of maize to the European corn borer (*Ostrinia nubilalis*), corresponds to the presence of several resistance factors to the same insect species in a maize genotype. For the past ten years, following the discovery of this phenomenon in maize originating from the Caribbean zone (particularly the island of Antigua), CIMMYT/Mexico and USDA/Mississippi have been breeding maize for multiple resistance to various larvae. The breeding methods are generally based on phenotypic selection of field resistant genotypes, subjected to artificial infestation with larvae of species common in the considered zones. Recurrent selection allows the sources of resistance within multiple-resistant populations to be collected. Fairly satisfactory levels of resistance to various lepidopterous pests have been found in these maize genotypes by numerous tropical and subtropical breeding programmes worldwide, even when the location was very far from the West Indies. Why the Caribbean maize populations resist lepidopterous pests remains unknown. However, recent CIMMYT studies involving QTL engineering and genetic mapping might improve screening for the character involved.

Cahiers Agricultures 1996 ; 5 : 149-56.

des insectes agressifs, par contournement de résistance.

Dans la pratique de la sélection, l'appréciation de la tolérance consiste, en général, à comparer les différences de développement et de rendement entre plantes infestées et plantes non infestées (protégées avec un insecticide). En fait, les sélectionneurs mettent l'accent sur la résistance par antibiose et « non-préférence absolue ».

Une plante résistante par non-préférence sera, en principe, étudiée par comparaison à une variété témoin sensible (tests de choix), car cette résistance n'est souvent que relative, ce qui signifie que, dans le cas où ce génotype « résistant » est le seul à être cultivé dans une vaste zone, l'insecte pourra l'attaquer. Cependant, il existe aussi une « non-préférence absolue » (*strong non preference*) dont les effets sont comparables à ceux de l'antibiose ; ce type de résistance est rarement discerné de l'antibiose par la sélection de terrain.

Au champ, le principal critère de choix utilisable est la notation visuelle des dégâts de ou des insectes, habituellement

après infestations artificielles [5] (figure 1).

En laboratoire, il s'agit, le plus souvent, de proposer aux chenilles des feuilles fraîches ou lyophilisées des différents génotypes à comparer et de mesurer ensuite des caractères liés à la croissance larvaire (poids, survie, etc.). Souvent utile, parce que plus rapide et plus précise que l'appréciation de la résistance au champ, cette technique a parfois révélé des résultats en contradiction avec ceux du champ [6]. Si une substance toxique pour l'insecte, émise par la plante en réaction à l'attaque, a été identifiée, son dosage pourra être utilisé comme critère de sélection en complément de la notation visuelle de dégâts.

La multiplicité des facteurs de résistance

Les informations qui concernent les facteurs de résistance et leur déterminisme génétique sont particulièrement utiles, dès lors que l'on s'intéresse à la résistance

multiple, car chaque facteur possède son propre déterminisme génétique. Les mécanismes sont identifiés par leurs effets mais, dans la plupart des cas, on n'en connaît pas la nature précise (substance chimique, constitution cellulaire, etc.), de sorte qu'on ignore leurs antagonismes ou leurs compatibilités. Tant que les facteurs élémentaires qui conditionnent l'antibiose ou l'antixénose ne sont pas clairement définis et aisément quantifiables, la sélection reste relativement peu efficace car, ces facteurs s'expriment

souvent phénotypiquement de la même manière, ils sont indifféremment sélectionnés alors qu'il serait plus intéressant d'essayer d'associer les deux facteurs dans un même génotype.

Plusieurs composantes de la résistance, identifiées ou non, peuvent intervenir à des stades différents de développement de la plante. Il faut dès lors définir le stade où l'expression de la résistance est le plus visible (donc la mieux sélectionnable) pour chaque composante, ce qui rend la sélection plus longue et plus difficile [7].

Les contraintes liées à la génétique des résistances

Le déterminisme génétique des résistances conditionne le choix des méthodes de sélection. Les résistances oligogéniques (faible nombre de gènes) sont hautement hérissables et sélectionnables et les lignées concernées peuvent être utilisées en croisement. Cependant, la résistance aux insectes du maïs a générale-

Tableau

Répartition géographique des insectes cités (d'après Mihm [10])

Espèces Nom commun	Région			Continent
	tempérée	subtropicale	tropicale	
<i>Atherigona</i> spp. Mouche des pousses du sorgho		x	x	Afrique, Asie
<i>Busseola fusca</i> Foreur africain du maïs		x	x	Afrique
<i>Chilo partellus</i> Foreur du maïs		x	x	Asie, Afrique
<i>Diatraea grandiosella</i> Foreur américain du maïs		x		Sud des États-Unis, Mexique
<i>Diatraea saccharalis</i> Foreur américain de la canne à sucre		x	x	Amérique
<i>Eldana saccharina</i> Foreur africain de la canne à sucre et des céréales			x	Afrique
<i>Helicoverpa zea</i> Foreur américain des épis		x	x	Amérique
<i>Ostrinia nubilalis</i> Pyrale du maïs	x	x	x	Amérique du Nord, Afrique du Nord, Europe, Moyen-Orient
<i>Ostrinia furnacalis</i> Foreur asiatique des céréales		x	x	Asie, Philippines
<i>Sesamia calamistis</i> Foreur rose des graminées			x	Afrique
<i>Sitophilus oryzae</i> Charançon des céréales	x	x	x	Cosmopolite
<i>Sitophilus zeamais</i> Charançon des céréales	x	x	x	Cosmopolite
<i>Spodoptera frugiperda</i> Chenille défoliatrice des céréales	x	x	x	Amérique

x : présence de l'insecte.

Nom commun : utilisation non générale, sauf pour la mouche des pousses de sorgho, la pyrale du maïs et le charançon des céréales.

Geographical distribution of insect species cited (x : species present)



Figure 2. Carte de la région caraïbe (Guadeloupe, Antigua).

Figure 2. Map of the Caribbean (Guadeloupe and Antigua).

ment un caractère polygénique, avec une forte composante additive [8]. La sélection récurrente donne, dans ce cas, les meilleurs résultats [9, 10]. Il s'agit d'une sélection « additive » ou « cumulative », car un intercroisement des plantes sélectionnées intervient entre chaque cycle de sélection de manière à additionner (ou à concentrer par rapport à la population de départ) les gènes de résistance [11, 12]. À l'intérieur du cadre général de la sélection récurrente, on a recours aux méthodes de sélection multicaractères (décomposition de la résistance) et par index (formule associant les différents critères de choix, selon leur importance relative).

Autres contraintes pour la sélection

Les interactions fortes entre génotypes et conditions de sélection (milieux, stades...) pour l'expression de la résistance conduisent à préférer les méthodes de sélection familiale et multilocale. Certaines limites sont liées à des considérations techniques : pour un nombre de plantes (ou de familles) initiales donné, plus le nombre de critères de résistance à sélectionner est élevé, plus l'intensité de sélection pour un critère unique est faible et plus la sélection est lente. L'ensemble de ces contraintes conduit donc le sélectionneur à travailler sur un grand nombre de génotypes pour n'en retenir qu'un nombre relativement limité, mais suffisant pour maintenir la variabilité génétique nécessaire à la poursuite de la sélection. Encore faut-il ne retenir que les bons et à, cet égard, l'effi-

cacité de la sélection est d'autant meilleure que la connaissance des facteurs conditionnant la résistance est précise, afin de prendre en compte leur déterminisme génétique et le stade optimal pour leur sélection.

La résistance multiple pour un même insecte : le cas de la pyrale du maïs

La résistance multiple du maïs à la pyrale (*Ostrinia nubilalis*) constitue un exemple d'incompatibilité des facteurs de résistance s'exprimant à différents stades du développement de la plante. Dans les conditions climatiques tempérées, la pyrale du maïs présente deux générations successives. La première génération de chenilles attaque le maïs au stade « cornet » (avant montaison), alors que la seconde génération apparaît lorsque le maïs est au stade « floraison-fécondation ». Des variétés de maïs résistantes à la première génération ont été observées : le DIMBOA, composé chimique phagodissuadant pour les chenilles [13], est synthétisé par les jeunes feuilles mais disparaît très rapidement lors du développement ultérieur de la plante. Les travaux réalisés à ce jour révèlent que les génotypes de maïs sélectionnés pour la résistance à la première génération d'insectes sont, en général, sensibles à la seconde génération [14]. D'où une certaine incompatibilité pour l'association de ces deux facteurs de résistance intervenant à des stades différents de développement d'un génotype multirésistant à la pyrale.

La résistance à plusieurs espèces d'insectes

S'agissant de la résistance à plusieurs espèces (la plus fréquente), il sera nécessaire d'entreprendre une étude sur les sources de résistances potentielles, afin de préciser les interactions existant entre niveaux de résistance des génotypes de maïs et espèces d'insectes. Si les résistances à différents insectes sont conditionnées par les mêmes gènes, les variétés seront classées de la même manière, quel que soit le ravageur. Dans ce cas, idéal, il n'y a pas d'interaction et la sélection pour la résistance à une espèce donnée permet d'améliorer le niveau de résistance aux autres espèces. En réalité, il y a, le plus souvent, des interactions que l'on évalue en déterminant au préalable, dans une population donnée, le niveau de résistance (par une note des dégâts, par exemple) vis-à-vis de chaque espèce d'insecte prise individuellement.

La séquence de sélection la plus appropriée est alors notamment fonction des informations disponibles sur la génétique des résistances aux différentes espèces (existence d'un contrôle génétique simple ou conditionné par de nombreux gènes, liés ou indépendants), des possibilités offertes par la biologie des espèces considérées (faisabilité des infestations artificielles, stade optimal pour effectuer la lecture des dégâts), de l'expression des symptômes (certains symptômes pouvant en masquer d'autres [3] [Mihm, comm. pers.]). Par exemple, au CIMMYT (Centro Internacional de Mejoramiento del Maiz y Trigo) du Mexique, les recherches portent sur la résistance multiple à des foreurs et à une chenille défoliatrice. Cependant, comme les dégâts des différents insectes sont indiscernables aux premiers stades de la plante, les infestations artificielles sont décalées dans le temps et les lectures des dégâts effectuées à des dates très précises, en fonction de l'insecte considéré.

Populations sources de résistance multiple et création variétale

(tableau)

La résistance aux foreurs et défoliateurs américains

• Les sources de résistance

Une équipe du Mississippi [8] a créé, à partir de la banque des gènes du

Encadré

Les recherches conduites en Guadeloupe sur la résistance du maïs aux insectes

La tradition de culture du maïs en Caraïbe a fait de cette région un réservoir important de variabilité génétique, comme en témoigne la valeur des génotypes originaires de l'île d'Antigua. En Guadeloupe, le maïs n'est pratiquement plus cultivé, hormis dans les jardins créoles. Dans cette région où le maïs souffre d'un parasitisme élevé, des ressources génétiques précieuses ont été collectées et conservées par l'Inra (Institut national de la recherche agronomique, France).

Les travaux ont concerné essentiellement l'étude des populations de deux noctuelles, largement présentes en Amérique intertropicale, et la recherche de méthodes de lutte intégrée [24]. La première noctuelle, *Spodoptera frugiperda*, est une défoliatrice dont les chenilles se nourrissent sur les jeunes plantes en développement (photo 1); elles se nichent dans le cornet, perforant les feuilles qui se développent. En cas d'attaque sévère, la destruction précoce du cornet empêche la floraison et rend la plante improductive. La seconde, *Helicoverpa zea*, est un foreur d'épi. Les papillons pondent sur les soies fraîches de l'épi de maïs, les larves pénètrent rapidement à l'intérieur des épis et se nourrissent des jeunes grains.

En matière de sélection variétale, le programme a bénéficié, ces cinq dernières années, de l'association de l'INRA et du CIRAD (Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement, France). Il est consacré actuellement à l'identification de nouvelles sources de résistance aux noctuelles et à leur utilisation en sélection, avec un effort particulier pour *S. frugiperda*.

Les premières opérations de sélection ont conduit à la création, en 1988, de la variété « Spectral », bien adaptée, productive et de sensibilité modérée. D'autres variétés de bon niveau de productivité (6 tonnes par hectare) ont été sélectionnées à partir de populations du CIMMYT potentiellement adaptées [25]. Certaines d'entre elles ont montré leur intérêt en croisement avec des sources de résistance du Mississippi [26].

Des populations ont été constituées à partir de nombreuses sources connues pour leur résistance aux insectes et évaluées en Guadeloupe pour la résistance à *S. frugiperda* [23]. Plusieurs écotypes guadeloupéens présentant un niveau de résistance intéressant à *S. frugiperda* et/ou à *H. zea* ont été rassemblés dans une population originale, appelée PopG, qui est actuellement améliorée par sélection récurrente sur test S1. L'intérêt potentiel de ce matériel pour la résistance à *S. frugiperda* a récemment été confirmé au Mexique (CIMMYT) et dans le Mississippi (USDA).

Research in Guadeloupe on maize pest resistance



Photo 2. Une lignée du CIMMYT résistante et une lignée sensible à *Spodoptera frugiperda* (cliché D. Clavel/Guadeloupe)

Photo 2. CIMMYT *S. frugiperda* resistant line and a susceptible line.



Photo 1. Chenille de *Spodoptera frugiperda* se nourrissant d'un plant de maïs en croissance (cliché J.F. Sylvain/Guadeloupe).

Photo 1. *Spodoptera frugiperda* larvae feeding on a maize plant.

CIMMYT, les principales sources de résistance multiple du maïs : la population Mp SWCB-4 et les lignées Mp 496, Mp 701 à 708 [15-21]. Ces génotypes ont été initialement développés pour la résistance à *Diatraea grandiosella*, à partir de matériel uniquement caraïbe, originaire de l'île d'Antigua, de la République dominicaine et de la Guadeloupe (figure 2). Le matériel des Caraïbes présente l'intéressante particularité d'être résistant à plusieurs espèces et, parfois, à différents ordres d'insectes [22].

Cette équipe, associée à celle du CIMMYT et à d'autres chercheurs américains, a créé des hybrides entre cinq lignées résistantes et des lignées sensibles. Testés dans différents environnements (Tennessee, Louisiane, Mississippi, Georgie et Mexique) et vis-à-vis de trois espèces d'insectes (*D. grandiosella*, *D. saccharalis* et *O. nubilalis*), ces hybrides obtiennent le même classement global par rapport à leur résistance aux trois insectes. Un diallele, constitué des croisements entre quatre de ces lignées résistantes et des lignées sensibles, a été réalisé dans le but de comparer les réponses à *S. frugiperda* et à *D. grandiosella* [23]. Les niveaux de résistance aux deux insectes (mesurés par les taux de survie et de croissance lar-

vaires) des hybrides obtenus sont donc fortement corrélés. Les résultats obtenus en Guadeloupe, dans le cadre du projet INRA-CIRAD (*encadré*), valident cette approche, car de bonnes sources de résistance à *S. frugiperda* ayant été trouvées dans du matériel sélectionné pour sa résistance à *D. grandiosella* [27] (*photo 2*). La résistance de ces mêmes génotypes au foreur d'épi *Helicoverpa zea* a été testée en laboratoire [28], en étudiant le développement des insectes alimentés avec les feuilles des différents génotypes. Le poids des larves de *H. zea* se nourrissant sur les feuilles de génotypes résistants à *S. frugiperda* et à *D. grandiosella* a été réduit de huit fois, les pertes de poids des larves de *H. zea* étant supérieures à celles de *S. frugiperda* et *D. grandiosella* sur des génotypes spécifiquement sélectionnés pour la résistance à ces dernières.

En 1991, l'équipe de Wilson (Georgie, États-Unis) découvre des résistances à *S. frugiperda* et à *O. nubilalis* dans une série de maïs pop-corn (J.C. Eldredge pop-corn collection) et conseille l'utilisation de cette source de résistance [29]. Différente de celle de la région caraïbe, elle n'a toutefois fait l'objet, à ce jour, d'aucune valorisation en création variétale du fait d'une très mauvaise valeur agronomique.

• Création d'hybrides productifs et résistants

L'équipe d'Overman (Dekalb-Pfizer Genetics) a réalisé, en 1986, le croisement de trois lignées Mp 705, Mp 706 et Mp 707 avec des lignées élites américaines sensibles à *S. frugiperda*, *D. grandiosella* et *O. nubilalis*, afin de créer du matériel résistant et productif [3]. Ces trois lignées présentent une résistance multiple aux trois espèces de ravageurs lors des premiers stades de développement du maïs. Les lignées créées à partir de ces croisements et sélectionnées pour la résistance à *S. frugiperda* apparaissent également résistantes aux foreurs *D. grandiosella* et *O. nubilalis*. Les facteurs de résistance sélectionnés seraient donc communs aux trois insectes et, dans ce cas, la sélection pour la résistance à *S. frugiperda* serait un moyen efficace pour identifier des génotypes multirésistants.

Ces lignées ont ensuite été croisées pour former des hybrides dont la résistance s'est avérée meilleure que celle des hybrides commerciaux dans les parcelles infestées. Sur le plan agronomique, certains d'entre eux ont exprimé des rendements voisins de ceux d'hybrides com-

merciaux protégés par un traitement insecticide.

• Les populations du CIMMYT

Le programme du CIMMYT [9] est le plus ancien et le plus important en matière de création de cultivars de maïs à résistance multiple. Deux populations y ont été développées pour la création de variétés à résistance multiple : la population MBR (*multiple borer resistant*) et la population MIRT (*multiple insect resistant tropical*).

– La population MBR [22]

MBR possède des résistances à *Busseola fusca*, *Chilo partellus*, *D. grandiosella*, *D. saccharalis*, *Eldana saccharina*, *O. nubilalis*, *Sesamia calamistis* et *S. frugiperda*. Elle a été développée à partir de la population n° 47 du CIMMYT, de lignées issues des régions tempérées résistantes à *O. nubilalis* et des sources de résistance caraïbes déjà citées. En 1986, deux cents croisements (familles) issus de cette population ont été testés sur six espèces d'insectes, dans six localités, en Amérique et en Afrique. La notation individuelle de la résistance par rapport à chacune des espèces montre une forte majorité de résistants (note : 1-3), une proportion variable mais supérieure à 15 % d'intermédiaires (note : 4-6) et peu ou pas de sensibles (*figure 3*). Globalement, 39 % des familles ont une résistance à une espèce, 24 % à deux, 9 % à trois, 2,5 % à quatre et 0,5 % à cinq. Si l'on considère également les intermédiaires (note : 4-6), près de 70 % des familles possèdent une certaine résistance aux six espèces.

– La population MIRT [30]

Le développement de la population MIRT a commencé en 1986 à partir de la population MBR, en lui incluant du matériel tropical et en éliminant du matériel provenant de régions tempérées, afin de compenser les défauts d'adaptation de la population MBR au milieu tropical. Actuellement, la population MIRT est en cours de sélection dans plusieurs points du monde.

La résistance aux foreurs africains et asiatiques

Les foreurs africains, *E. saccharina* et *S. calamistis*, ont été étudiés par l'équipe de l'IITA (International Institute of Tropical Agriculture) du Nigeria depuis la

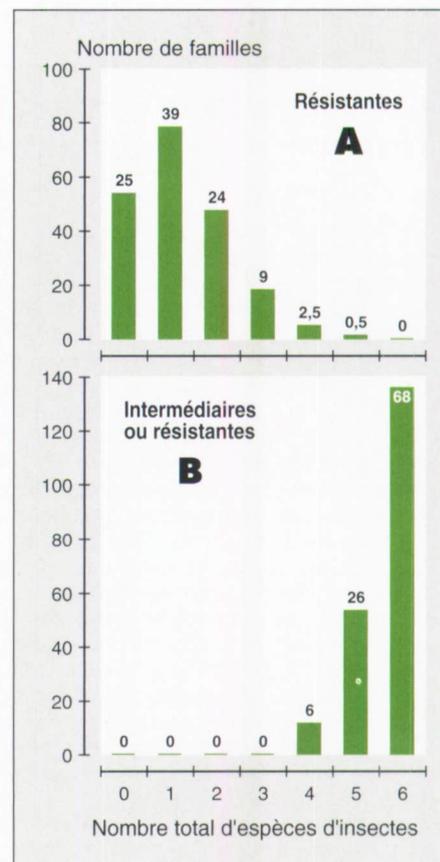


Figure 3. Répartition de deux cents familles provenant de la population MBR de maïs en fonction du nombre d'espèces d'insectes pour lesquelles elles présentent une résistance. Les dégâts sont notés visuellement sur une échelle de 1 à 9.

A. Les familles sont considérées comme fortement résistantes à un insecte donné si elles présentent une note de dégât pour cet insecte inférieure ou égale à 3.

B. Les familles sont considérées comme résistantes ou intermédiaires à un insecte donné si elles présentent une note de dégât pour cet insecte inférieure ou égale à 6 (d'après Smith et al., [22]).

Figure 3. Distribution of 200 families from the MBR population as a function of the number of insect species for which they carried resistance. Damage was visually assessed on a scale of 1 to 9.

A. Families classified as resistant to a given insect are those rated 1 to 3.

B. Families classified as intermediate or resistant for a given insect species are rated 1 to 6.

fin des années 70. De nombreuses évaluations ont permis d'identifier les principales variétés sources de résistance [31], qui sont peu nombreuses et modérément résistantes. Pour *S. calamistis*, on peut citer la lignée TZI 4 (résistante à *O. nubilalis*) et une lignée S3 issue de la population 24 du CIMMYT (originaire en partie d'Antigua), tandis que les lignées Mp 496 et Mp 704 sont signalées pour leur résistance à *E. saccharina*.

Mp 702 et Mp 704 sont également citées au Kenya comme étant résistantes à *Chilo partellus* [32, 33].

En 1990, une équipe sud-africaine [6] a mesuré, en laboratoire, le poids moyen des larves de *B. fusca* se nourrissant à partir de feuilles de maïs des différents génotypes, afin de révéler des plantes résistantes par effet d'antibiose larvaire. Les génotypes Mp 705, Mp 706 et Mp 707 ont une antibiose prononcée sur *B. fusca*, alors que GT 112 R n'est que faiblement résistant, malgré une haute teneur en DIMBOA, facteur de résistance à *O. nubilalis*. Ce cas fournit un exemple de la contradiction existant entre certains résultats de laboratoire et le comportement des génotypes en conditions naturelles. En effet, certaines lignées, réputées résistantes au champ à *B. fusca*, ne semblent pas l'être en laboratoire, contrairement aux lignées résistantes à *C. partellus*.

Aux Philippines [34], les recherches sur le foreur asiatique *Ostrinia furnacalis* ont débouché sur l'obtention de deux populations constituées essentiellement de matériel caraïbe, région où la pression de ce ravageur est inexistante. Deux populations résistantes ont été développées aux Philippines : la *Corn borer resistant*, formée de quatorze génotypes originaires de diverses îles des Caraïbes, et une population issue du croisement entre Antigua Gpe 1 (une des plus anciennes populations multirésistantes), originaire d'Antigua, et une variété commerciale. L'amélioration de la résistance de ces deux populations s'opère, en outre, par croisement avec Antigua Gpe 1.

La résistance multiple à des insectes très différents

Quelques cas de résistance multiple du maïs à des insectes appartenant à différents ordres (lépidoptères, diptères, coléoptères) ont été démontrés. En Inde, l'équipe de Marwaha signale que les variétés Composite 217, Composite A 214 et la lignée EVA-82-4-87 sont résistantes à la fois à *Chilo partellus* et à plusieurs espèces de mouches des pousses (*Atherigona* spp.) provoquant le symptôme de « cœur mort » [35, 36]. Une autre équipe indienne a observé que la variété EBR composite est la plus résistante à *Sitophilus oryzae*, alors qu'elle avait été initialement développée pour la résistance à *C. partellus* [37]. L'équipe de Wid-

strom (Georgie, États-Unis) a identifié des croisements qui résistent à la fois à *H. zea* et à *Sitophilus zeamais* [38].

Conclusion

Il existe de nombreux cas de résistance multiple vis-à-vis de ravageurs entomologiques chez le maïs. Les sources de cette résistance ont une origine génétique quasiment unique, représentée par des lignées Mp du Mississippi ou par d'autres matériels végétaux originaires, comme ces lignées, de la région caraïbe. Les maïs pop-corn de la série d'Eldredge, s'ils présentent une résistance multiple, ont l'inconvénient, du moins en Guadeloupe, d'être mal adaptés aux conditions agro-climatiques, ce qui ne permet pas leur utilisation directe en croisement pour la création variétale.

Malgré l'intérêt évident de la résistance multiple pour la sélection, on ne sait toujours pas pourquoi le matériel d'Antigua présente cette aptitude. Il pourrait s'agir d'une composition non attractive des tissus foliaires (augmentation des hémicelluloses, modification des teneurs en constituants biochimiques...) qui s'opposerait à l'établissement des larves et à leur développement [7, 22]. Les outils de la biologie moléculaire, utilisés par le CIMMYT à l'heure actuelle pour établir la carte génétique des sources de résistance multiple caraïbes, pourront probablement aider à comprendre ce qui les singularise, en termes de loci porteurs de résistance et identifiés par les marqueurs. La cartographie génique de ces sources de résistance permettra le choix des génotypes porteurs de résistance sur la base d'une sélection assistée par marqueurs ■

Références

1. Dicke FF, Guthrie WD. The most important corn insects. *Agronomy Monograph* 1988 ; 18 : 767-866.
2. Painter RH. *Insect resistance in crop plant*. New York : The Macmillan Co, 1951 ; 520 p.
3. Overman JL. A maize breeding program for development of hybrids with resistance to multiple species of leaf-feeding and stalk-boring Lepidoptera. In : *Towards insect resistant maize for the third world. Proceedings of the international symposium on methodologies for developing host plant resistance to maize insects*. Mexico : CIMMYT, 1989 : 235-42.
4. Wiseman BR. Type and mechanism of host plant resistance to insect attack. *Insect Sci Applic* 1985 ; 3 : 239-42.

5. Davis FM, Williams WP. Method used to screen maize for and to determine mechanisms of resistance to the southwestern corn borer and fall armyworm. In : *Towards insect resistant maize for the third world. Proceedings of the international symposium on methodologies for developing host plant resistance to maize insects*. Mexico : CIMMYT, 1989 : 101-8.

6. Van Rensburg BJB, Malan C. Resistance of maize genotypes to the maize stalk borer, *Busseola fusca* (Fuller) (Lepidoptera : Noctuidae). *J Ent Sth Afr* 1990 ; 53 : 49-55.

7. Hedin P, Davis F, Williams WP, Salin ML. Possible factors of leaf-feeding resistance in corn to the southwestern corn borer. *J Agricul Food Chemistry* 1984 ; 32 : 262-7.

8. Williams WP, Davis FW. Breeding for resistance in maize to southern corn borer and fall armyworm. In : *Towards insect resistant maize for the third world. Proceedings of the international symposium on methodologies for developing host plant resistance to maize insects*. Mexico : CIMMYT, 1989 : 207-10.

9. Russel WA. Breeding and genetics on the control of insect pests. *Iowa State J Research* 1975 ; 49 : 527-51.

10. Mihm JA. Breeding for host plant resistant to maize stem borers. *Insect Sci Applic* 1985 ; 6 : 369-77.

11. Mihm JA, Smith ME, Deutsch JA. Development of open-pollinated varieties, non-conventional hybrids and inbred lines of tropical maize with resistance to fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera : Noctuidae), at CIMMYT. *Florida Entomologist* 1988 ; 71 : 262-8.

12. Widstrom NW, Williams WP, Wiseman BR, Davis FW. Recurrent selection for resistance to leaf feeding by fall armyworm on maize. *Crop Science* 1992 ; 32 : 1171-4.

13. Klun JA, Tipton CM, Bundley TA. 2,4 dihydroxy-7methoxy-1,4 benzoxazin-3-one (DIMBOA), an active agent in the resistance of maize to the European corn borer. *J Econ Entomol* 1987 ; 60 : 1529-33.

14. Guthrie WD, Russell WA. Breeding methodologies and genetic basis of resistance in maize to European corn borer. In : *Towards insect resistant maize for the third world. Proceedings of the international symposium on methodologies for developing host plant resistance to maize insects*. Mexico : CIMMYT, 1989 : 192-202.

15. Scott GE, Davis FM. Registration of Mp 496 inbred of maize. *Crop Science* 1981 ; 21 : 353.

16. Scott GE, Davis FM. Registration of Mp SWCB-4 population of maize. *Crop Science* 1981 ; 21 : 353.

17. Williams WP, Davis FW. Registration of Mp 703 germplasm line of maize. *Crop Science* 1980 ; 20 : 418.

18. Williams WP, Davis FW. Registration of Mp 704 germplasm line of maize. *Crop Science* 1982 ; 22 : 1269.

19. Williams WP, Davis FW. Registration of Mp 701 and Mp 702 germplasm lines of maize. *Crop Science* 1982 ; 22 : 1270.

20. Williams WP, Davis FW. Registration of Mp 705 and Mp 706 and Mp 707 germplasm lines of maize. *Crop Science* 1984 ; 24 : 1217.

21. Williams WP, Davis FW, Windham WL. Registration of Mp 708 germplasm line of maize. *Crop Science* 1990 ; 30 : 757.

22. Smith ME, Mihm JA, Jewell DC. Breeding for multiple resistance to temperate, subtropi-

cal, and tropical maize insect pests at Mexico. In: *Towards insect resistant maize for the third world. Proceedings of the international symposium on methodologies for developing host plant resistance to maize insects*. Mexico: CIMMYT, 1989 : 222-32.

23. Williams WP, Buckley PL, Davis FW. Combining ability in corn to fall armyworm and southwestern corn borer. *Crop Science* 1989 ; 29 : 913-5.

24. Cochereau P. Les travaux de recherche française en zone tropicale sur les noctuelles et pyrales du maïs. *Agron Trop* 1989 ; 44 : 137-42.

25. Welcker C, Clavel D, Guinet I, Touvin H. *Testing and breeding maize varieties in Guadeloupe (French Antilles)*. 28th Annual Meeting CFCS, Santo Domingo, 1992 ; 4 p.

26. Welcker C, Lalane-Cassou P. Tolérance de populations de maïs issues de croisements maïs tempérés et maïs tropicaux aux attaques de *Spodoptera frugiperda* et *Heliothis zea*. *Bull OILB/SROP* 1984 ; 4 : 27-8.

27. Clavel D, Guinet I, Welcker C. Evaluación de germoplasma de maíz para la resistencia a *Spodoptera frugiperda* (Gusano cogolero) en Guadalupe (Antillas francesas). Comunicación presentada en el 39° PCCMCA 1993 ; Ciudad de Guatemala, Guatemala ; 4 p.

28. Buckley PM, Davis FM, Williams PW. Identifying resistance of corn to corn earworm (*Lepidoptera : Noctuidae*) using laboratory bioassay. *J Agric Entomol* 1990 ; 8 : 67-70.

29. Wilson RL, Wiseman BR, Reed GL. Evaluation of JC Eldredge Popcorn collection for resistance to corn earworm, fall armyworm (*Lepidoptera : Noctuidae*), and european corn borer (*Lepidoptera : Pyralidae*). *J Econ Entomol* 1991 ; 84 : 693-8.

30. Mihm JA, Jewell DC, Deutsch JA. CIMMYT, population 590 resistant to multiple species of lepidopterous maize pests, CIMMYT, develop-

ment of inbred lines with multiple insect resistance. *Ann Plant Resistant Insect Newsletter* 1991 ; 17 : 69-71.

31. Kim SK, Brewbaker JL, Hallauer AR. *Insect and disease resistance from tropical maize for use in temperate zone hybrids*. Contribution of the Maize Research Programm IITA at the 43th Annual Corn and Sorghum Research Conference 1988 ; 195-226.

32. Ampofo JKO, Saxena KN, Kikuka JG, Nyangiri EO. Evaluation of some maize cultivars for resistance to the stem-borer *Chilo partellus* (Swinhoe) in western Kenya. *Maydica* 1986 ; 61 : 379-89.

33. Omolo EO. Screening of local and exotic maize lines for stem borer resistance with special reference to *Chilo partellus* (Swinhoe). *Insect Sci Applic* 1983 ; 4 : 105-8.

34. Lit MC, Adalla CB, Lantin MM. Host plant resistance to the asiatic corn borer, *Ostrinia furnicalis*, in the Philippines. In: *Towards insect resistant maize for the third world. Proceedings of the international symposium on methodologies for developing host plant resistance to maize insects*. Mexico : CIMMYT, 1989 ; 277-9.

35. Siddiqui KH, Marwaha KK, Prakash S. Performance of early maturing composites to locate source of multiple pest resistance in monsoon (Kharif) and spring sown maize. *J Ent Res* 1988 ; 12 : 1-3.

36. Marwaha KK, Siddiqui KH, Prakash S. Location of multiple pest resistant sources maize germplasms evaluated against tissue borers. *J Ent Res* 1990 ; 14 : 1-4.

37. Debdjana DE, Prakash S. Identification of resistant maize varieties to save losses in storage due to *Sitophilus oryzae* Linn. *J Ent Res* 1990 ; 14 : 674.

38. Widstrom NW, Bondari K, McMillian WW. Hybrid performance among maize population selected for resistance to insects. *Crop Science* 1992 ; 32 : 85-9.

Résumé

Les dégâts des chenilles foreuses et défoliatrices représentent l'une des premières causes de réduction des rendements du maïs en zone tropicale et subtropicale. La résistance multiple d'un végétal aux insectes se rapporte à au moins deux insectes distincts. Une autre forme de résistance multiple, illustrée par la résistance à la pyrale du maïs (*O. nubilalis*), correspond à l'accumulation, dans un même génotype de maïs, de plusieurs facteurs de résistance à une espèce d'insecte déterminée.

Depuis une dizaine d'années, grâce à la découverte de cette particularité dans des ressources génétiques de maïs originaires de la zone caraïbe (particulièrement de l'île d'Antigua), le CIMMYT/Mexique et l'USDA/Mississippi se sont engagés dans la sélection de la résistance multiple du maïs à différentes chenilles sur la base de critères phénotypiques (bon niveau de résistance au champ, sous infestation artificielle, aux différentes chenilles). La sélection récurrente permet de rassembler ces sources de résistance dans des populations multirésistantes. Les raisons des aptitudes particulières du matériel caraïbe ne sont pas connues, ce qui freine la sélection. La cartographie génique de ce matériel, actuellement réalisée par le CIMMYT, permettra probablement d'améliorer l'efficacité de la sélection des génotypes multirésistants.