

LA SELECTION DU RIZ AU CIRAD

Guy Clement¹, Marc Châtel² et H. Feyt³

Les riz cultivés sont des plantes monocotylédones, herbacées, annuelles, appartenant à la famille des poacées et dont on distingue deux espèces : *Oryza sativa*, originaire d'Asie, actuellement cultivée sur les 5 continents et qui concernera cet exposé et *Oryza glaberrima*, de naissance africaine et dont la culture, aujourd'hui anecdotique, reste limitée à ce continent. Discriminées essentiellement par la présence ou l'absence de ligule, ces deux formes sont diploïdes ($2n = 24$), autogames et possèdent le même génome.

DIVERSITES GEOGRAPHIQUE, CULTURALE & BOTANIQUE

Le riz est une des plantes les plus accommodantes de tout le règne végétal. Depuis son centre de domestication dans la partie chaude et humide de la tropique asiatique, la dispersion naturelle et la sélection due à l'homme ont étendu la culture d'*Oryza sativa* des berges du fleuve Amour par 54° de latitude Nord, au Chili par 37° de latitude Sud. Dans ce vaste espace, la riziculture est pratiquée aussi bien sous les climats désertiques de l'Egypte, du Pakistan ou de Mauritanie que sous les climats frais des hauts plateaux du Népal ou de Madagascar. Mais la caractéristique la plus remarquable du riz reste sa plasticité vis-à-vis des conditions d'alimentation hydrique. En effet, le riz peut être cultivé aussi bien en culture pluviale stricte où il est tributaire du seul régime pluviométrique, qu'en culture submergée où il assure sa croissance et son développement les pieds dans l'eau (tout en évoquant la situation de submersion profonde sous plusieurs mètres d'eau dans laquelle prospère le riz dit flottant). Bien que les types de riziculture soient nombreux de par les rapports entre la plante et son milieu de culture (riz de crue, de décrue, de bas-fonds, de nappe...), il sera fait état par souci de simplification de la culture pluviale stricte *versus* la culture irriguée par submersion.

Face à la gamme des régions où la riziculture est pratiquée et de manières dont elle est conduite, l'espèce *Oryza sativa* présente une grande diversité botanique. En effet, on y distingue 2 groupes génétiques principaux appelés *indica* et *japonica* qui pourraient être assimilées à des sous-espèces tant la qualité de leur relation après croisement est conflictuelle avec, en particulier, la manifestation d'une stérilité paniculaire souvent très marquée dans leur F1. A ces 2 groupes majeurs s'ajoutent des groupes mineurs mais dont le nom est évocateur comme les "Aus" proche génétiquement des *indica* ou les "Basmati" proche génétiquement des *japonica* ce qui ne rend pas le mariage plus facile.

Le groupe *indica*, originaire du Sud-Ouest de l'Himalaya, se caractérise morphologiquement par un fort tallage, des feuilles étroites et une panicule lâche. Les variétés de ce groupe sont adaptées à la culture irriguée avec submersion en milieu tropical de basse altitude.

Le groupe *japonica*, originaire de l'Est de l'Himalaya, comprend trois types morphologiques que le travail de sélection s'est bien sûr évertué à décompartmenter :

¹ Cirad-CA, Programme CALIM, TA 70/01, Avenue Agropolis, 34398 Montpellier cedex 5, France

² Cirad-CA, Programme CALIM, CIAT, Apartado aereo 6713, Cali, Colombie

³ Cirad-Amis, Programme BIOTROP, TA 40/03, Avenue Agropolis, 34398 Montpellier cedex 5, France

- 1)- Le type tempéré, *japonica* au sens strict, présente un tallage moyen, des feuilles fines, des panicules courtes et compactes et un grain arrondi et court. Ce type correspond aux variétés de culture irriguée avec submersion de milieu tempéré et subtropical.
- 2)- Le type *japonica* tropical, dit aussi *javanica*, se distingue par un tallage plutôt faible, une paille haute, des feuilles larges, des panicules longues et semi-compactes et des grains le plus souvent longs et larges. Ces variétés occupent la quasi-intégralité de la sole riz pluvial tropical.
- 3)- Le type *japonica* intermédiaire entre les 2 précédents et dont on retrouve les variétés dans les rizières tropicales d'altitude irriguées avec submersion.

On retrouve donc une spécificité nette entre les types botaniques et les méthodes de culture, les *indica* occupant le créneau "irrigué avec submersion de milieu tropical de plaine" quand les *japonica* sont préférentiellement cultivés pour les autres alternatives (culture irriguée par submersion de climat tempéré/subtropical ou tropical d'altitude, culture pluviale de milieu tropical). A côté du travail de sélection variétale pour un milieu et un type de culture donnés dans le groupe morphologique adapté, on comprendra que l'un des jeux de la sélection consiste à essayer de mettre à bas ces barrières culturelles ou géographiques par un mélange heureux des sangs.

LES CHAMPS D'INTERVENTIONS DU CIRAD

En matière d'amélioration variétale, le CIRAD intervient sur pratiquement tous les fronts de la riziculture : riz irrigué avec submersion en milieu tropical ou tempéré de plaine, mais uniquement de type mécanisée avec semis direct (Amérique latine dont le périmètre de Mana en Guyane française, Camargue en zone méditerranéenne) ; riz pluvial de plaine (Amérique latine) ou d'altitude (Amérique latine, Madagascar). En sus de ces opérations de terrain, le centre CIRAD de Montpellier abrite, avec "Génoplante", une structure de recherches en charge à la fois d'améliorer les connaissances sur le génome du riz (cartographie, génomique fonctionnelle) et de mettre au point de nouvelles méthodes de création ou d'acquisition de variabilité (variation proto ou somaclonale, transgénie) ou de nouveaux outils pour faciliter et rendre plus efficient le travail de sélection proprement dit (caractérisation du matériel, sélection assistée par marqueurs). Enfin, en Guadeloupe, outre des activités de service particulièrement en terme de multiplication semencière et de maintien des collections, le CIRAD conduit des études méthodologiques à la fois sur l'élargissement de l'application de la technique d'haplométhode à tous les groupes variétaux d'*Oryza sativa* et sur l'utilisation des marqueurs moléculaires dans la caractérisation des riz.

Le présent papier se propose, par méthode de création de variabilité ou d'obtention des descendances usitées, de décrire les spécificités dans leur application au riz et de donner les principaux résultats obtenus ou attendus par le CIRAD (la conduite des générations ségréantes étant toujours pratiquée, sauf cas particulier, par la méthode pedigree).

TOUR D'HORIZON DES PRINCIPALES METHODES DE SELECTION DU RIZ

Pour leur propre utilisation, les riziculteurs ont sélectionné au cours des générations de multiples variétés de riz. Divers programmes de prospection ont permis de collecter ces variétés et de constituer une collection mondiale comprenant actuellement plus de 100.000 échantillons répertoriés. La sélection ancestrale effectuée par les riziculteurs tirait profit de la variabilité induite par deux phénomènes naturels :

- l'allogamie : le riz, plante autogame, peut être affecté d'un certain taux d'allogamie, variable selon la variété et le milieu de culture

- la mutagenèse : ce phénomène, tenu pour être le moteur de l'évolution biologique, s'exerce bien évidemment chez le riz.

Depuis le début du siècle, le milieu scientifique s'est impliqué dans le processus de création de variétés de riz. A partir de collections variétales spécifiquement constituées, les divers programmes ont visé à reproduire, artificiellement, les sources naturelles de variabilité en contrôlant leur origine ou en améliorant la probabilité d'apparition. L'hybridation contrôlée et, à un degré moindre, la mutagenèse induite, constituent toujours à ce jour les méthodes de création de variabilité les plus usitées.

L'HYBRIDATION

Généralités

Si la technique de création variétale par hybridation repose toujours sur le fait que deux variétés d'aptitude complémentaire peuvent fournir, par croisement, des descendances améliorées par rapport aux parents, la connaissance de l'organisation de l'espèce, l'application des outils de la génétique quantitative et la généralisation des échanges ont permis d'introduire une certaine dose de raison dans le choix des géniteurs : appartenance botanique en fonction du milieu pour lequel on industrie, origine géographique, complémentarité de leurs caractères morphologiques, valeur en terme d'aptitudes à la combinaison. Compte tenu de l'organisation de l'espèce *Oryza sativa*, plusieurs types de croisements sont en tout ou partie envisageables : intra groupes (essentiellement intra-*japonica* et intra-*indica*) et inter-groupes (majoritairement *indica* x *japonica*). Les croisements intra-groupes sont réalisés à des fins d'obtention variétale directe alors que le but des croisements inter sous-spécifiques, plus prospectifs, vise davantage à l'obtention de géniteurs-relais (quoique !).

Parallèlement, pour l'exploitation de la base génétique par hybridation, deux stratégies sont envisageables :

- Utiliser une base génétique donnée, plus ou moins large, et exploiter toutes ses possibilités. C'est une voie qui a été (et est toujours) utilisée en particulier par les Etats-Unis ou le Surinam. On aboutit à une uniformisation des types variétaux, des taux de consanguinité entre variétés diffusées de plus de 75% mais aussi à des progrès sinon constants du moins substantiels.
- S'assurer du maintien, dans chaque croisement, d'une base génétique ou géographique relativement large. Les produits tirés de ces croisements, très différents morphologiquement et faiblement consanguins, assurent un progrès sinon constant du moins substantiel.

De fait, ces deux stratégies ont fait l'objet de nombreuses polémiques... sans qu'on puisse les départager ! Compte tenu de ce constat, le CIRAD a utilisé indifféremment l'une ou l'autre, voire les a mélangé à l'occasion.

Enfin, le CIRAD a toujours privilégié dans ses programmes, l'exploitation de croisements directs, le croisement de retour ou trois voies étant réservé à des cas très particuliers ou était visé le transfert d'un caractère connu pour être mono ou oligogénique (non sans parfois quelques surprises quant au déterminisme du caractère concerné). Mais ce choix est davantage basé sur un senti ou un usage que sur des résultats concrets, certains sélectionneurs ou

organismes utilisant préférentiellement et sans vergogne le croisement de retour ou le 3 voies avec des résultats aussi enviabiles.

Quelques originalités de la sélection du riz par hybridation

Si les hybrides F1 résultant de croisements intra sous-spécifiques sont habituellement fertiles, un taux de stérilité paniculaire plus ou moins important caractérise les hybrides F1 obtenus par croisements inter sous-spécifiques, même si certaines variétés appartenant à la sous-espèce *japonica* et au groupe morphologique *javanica* ou les variétés du type mineur "Aus" présentent la particularité de donner des hybrides F1 parfaitement fertiles quelle que soit la nature du croisement (la qualité de large compatibilité hybride est attribuée à ces variétés). Quelle que soit la fertilité initiale de la F1, la conduite des descendances reste toujours très particulière et les résultats attendus très aléatoires en matière de recombinants réussis.

Les étapes de la sélection généalogique sont conditionnées par le type (intra-groupe ou inter-groupes) du croisement travaillé.

Dans les croisements intra groupes, la sélection est effectuée traditionnellement sur la valeur plante en seconde génération, la valeur plante dans la lignée en troisième génération puis la valeur lignée dans la famille pour les générations ultérieures. La fixité effective du matériel est acquise à la F9 ou F10, il faut compter environ 12 cycles de la F1 à l'inscription au Catalogue.

L'évaluation de la valeur plante en F2 tient compte, pour les caractères considérés dans les objectifs de sélection, du niveau d'hérédité (certains traits fortement héréditaires comme le format de grain peuvent être très efficacement sélectionnés sur la valeur plante) et/ou de la nature dominante ou récessive du contrôle génétique en déterminant l'expression recherchée. En général, 5 à 10% des plantes sont retenues à la seconde génération.

Par rapport à ce même schéma, la méthode généalogique appliquée aux croisements inter-groupes se traduit par une phase de fixation généralement plus longue (parfois supérieure à 15 cycles). Cette différence est due principalement à la forte variabilité engendrée par ce type de croisement et à son maintien au cours des premières générations d'autofécondation. De ce fait, la sélection sur la valeur plante est effectuée, selon des critères très empiriques, jusqu'à la quatrième ou cinquième génération. De plus il n'est pas rare, dans le suivi de croisements inter-groupes, qu'une famille présentant une certaine homogénéité à une génération avancée puisse montrer une disjonction aussi importante qu'inattendue à la génération suivante ; ce phénomène ne constitue pas un facteur d'élimination, une nouvelle sélection sur la valeur plante pouvant être entreprise en fonction de l'intérêt des recombinants.

Par rapport aux croisements intra-groupe, le taux de plantes retenu en F2 est faible, généralement inférieur à 1% ; l'utilisation de géniteurs à large compatibilité hybride n'améliore pas ce taux de sélection.

LA MUTAGENESE INDUITE

La technique de création de variabilité par mutagenèse induite est basée sur la production artificielle de mutations au moyen de substances chimiques ou de rayonnements ionisants appropriés. Plus le traitement mutagène est puissant, plus les chances d'apparition de mutations sont, en principe, accrues. Cependant, le calcul des doses doit aussi prendre en compte la radio ou la chimiosensibilité propre à chaque variété ; en effet, un excès de traitement peut affecter drastiquement la viabilité des semences et/ou la fertilité des plantes survivantes. Enfin, indépendamment de la dose retenue, l'intérêt de la méthode en terme de mutations effectives dépend de l'aptitude variétale, très différenciée entre sous-espèces (les variétés de type *japonica* sont plus réceptives que les variétés *indica*) mais également au

niveau de la sous-espèce *japonica*, certaines variétés se révélant particulièrement rétives. On notera que les variétés appartenant au type mineur "basmati" semblent plutôt bien répondre à la mutagenèse, par référence à la nombreuse littérature en faisant état.

L'HAPLOMETHODE

La technique d'haplodiploïdisation (obtention de plantes par androgenèse puis doublement spontané ou induit du stock chromosomique) avait été conçue lors de sa mise au point, comme un moyen mis à la disposition de la création variétale pour accélérer la phase de fixation des lignées. Elle conduit, en une durée de douze à dix-huit mois, à l'obtention de plantes fertiles et parfaitement homozygotes. Toutefois, l'examen des premières descendances obtenues, quel que soit le mode d'obtention ou le degré de fixation du matériel concerné, a montré que l'haplométhode pouvait être assimilée à un véritable outil de création de variabilité (ce dont faisait état les premières publications parues à son sujet).

En effet, la comparaison des descendances de croisements, produites conjointement ou par haplométhode et par sélection généalogique conventionnelle ou exclusivement par l'une des 2 voies mais incluant des géniteurs dont l'aptitude à la combinaison était connue, conduit aux conclusions suivantes :

- On n'obtient pas forcément les mêmes types de recombinants ni les mêmes résultats au final.
- Il n'est pas possible de prévoir, connaissant la valeur en croisement des géniteurs, la valeur moyenne de la génération HD1 contrairement à celle de la F2. De manière générale et en fonction des objectifs de sélection, ou tout est attractif (et les taux de sélection HD1/HD2 peuvent tutoyer les 70%) ou tout est repoussant (et quelques lignées sont conservées pour justifier le coût de l'opération).
- Il a été possible de mettre en évidence des distorsions de recombinaisons dans les lignées haplodiploïdes sur les plans soit des caractéristiques morphologiques, soit de la tolérance aux maladies.
- L'haplométhode ne peut être considérée comme un outil performant pour accélérer le processus de fixation des lignées, ni en milieu tropical (ou 2 cycles sont aisément réalisables/an) ni en milieu tempéré (où, compte tenu de la variabilité pluri-annuelle des conditions climatiques ou parasitaires, l'intérêt d'obtenir une fixation plus rapide n'est guère avéré).

On ajoutera que, si elle est très efficace quand elle est appliquée aux croisements intra-*japonica*, l'haplométhode est assez peu performante dans les croisements intra-*indica* ou *indica* x *japonica* (quoique les résultats des essais méthodologiques obtenus par le CIRAD en Guadeloupe laissent à penser que l'on puisse sensiblement améliorer les rendements) et pas du tout adaptée à traiter des croisements distants de type *japonica* x "basmati".

LA SELECTION RECURRENTE

La sélection récurrente a pour objectif d'améliorer la valeur en lignée d'une population grâce à l'alternance de cycles de sélection et de cycles de recombinaisons à partir des plantes sélectionnées. Le progrès génétique est lent mais constant ; de ce fait, la sélection récurrente est particulièrement bien adaptée à la sélection des caractères polygéniques en permettant une concentration graduelle des gènes favorables. Plus la valeur en lignée d'une population est élevée, plus il est *a priori* aisé d'en extraire des descendances performantes susceptibles d'être

exploitées, dans le processus de sélection créatrice, par les techniques conventionnelles ou biotechnologiques.

Chez les plantes autogames comme le riz, la nécessité d'une phase de recombinaison est généralement un obstacle à l'utilisation de la sélection récurrente ; il est en effet difficile d'intercroiser manuellement un grand nombre de plantes. Cet obstacle peut être levé si l'on introduit dans la population un gène de stérilité mâle ; dans ce cas, un intercroisement total au sein de la population est assuré en récoltant uniquement les semences portées par les plantes mâles stériles.

Le gène d'androstérilité le plus utilisé résulte d'un mutant de la variété *indica* irriguée IR 36. Ce mutant possède un gène nucléaire récessif dénommé "ms" qui provoque, quand il est homozygote, la stérilité des grains de pollen alors que les panicules sont normalement constituées. Les plantes récessives "ms/ms" produisent des semences uniquement quand elles sont fécondées par du pollen de plantes fertiles ; par conséquent, la population constituée avec les plantes récessives fonctionne comme si elle était allogame.

La réalisation d'une population récurrente commence par un choix de géniteurs appropriés en fonction d'un objectif qui peut être général (création de "pools" génétiques adaptés à un type de culture) ou spécifique (création de populations adaptées à une zone géographique donnée ou améliorées pour un ou quelques caractères). Ce choix des lignées fondatrices est très important, (même s'il est toujours possible d'introduire du matériel nouveau dans la population), puisque de lui dépend le rendement initial de la population ainsi que la diversité génétique, c'est à dire les perspectives de progrès génétique. Ce choix effectué, le gène de stérilité mâle génique de IR 36 (ou de populations récurrentes déjà fondées) est introduit par croisement dirigé de chaque variété fondatrice avec une plante mâle stérile, avec diversification possible des cytoplasmes. Une phase de brassage génétique, effectuée à travers plusieurs cycles de croisements libres, permet alors d'obtenir une nouvelle population qui va être progressivement améliorée pour les caractères recherchés. Parallèlement, cette population va constituer une source continue de matériel végétal susceptible d'alimenter le processus de sélection créatrice.

Le programme de sélection récurrente appliqué au riz a débuté en 1984 au Brésil, dans le cadre de la convention de coopération établie entre l'IRAT/CIRAD et le CNPAF. A partir de cette réalisation initiale et dans le cadre d'un partenariat CIAT-CIRAD, dix années ont suffi pour que se développent plus de 40 populations récurrentes suite à un engouement des recherches rizicoles sud-américaine et africaine débordant par la suite en Asie et en Europe.

LA VARIATION PROTO/SOMACLONALE

La culture *in vitro*, et particulièrement la régénération de plantes à partir de cellules végétales débarrassées ou non de leur paroi sclérenchymateuse, favorisent l'induction de variations chez les plantes régénérées. Ces variations, dont la fréquence, la nature et le sens dépendent du génotype travaillé, se sont révélées stables sur plusieurs générations d'autofécondation. Quand le génotype répond favorablement à la sollicitation, les variations sont légions et peuvent se révéler simples (un trait morphologique modifié) ou complexe (touchant des caractères polygéniques comme la tolérance aux maladies et parasites, l'aptitude à la levée et même le rendement).

LES VARIETES HYBRIDES

La sélection de variétés hybrides F1 tient une place de plus en plus importante dans les programmes d'amélioration du riz. A tout Empereur, tout honneur, ces programmes ont d'abord été développés en Chine où la moitié des surfaces rizicultivées sont actuellement emblavées avec des riz hybrides F1. Avec l'appui de l'IRRI qui a fourni le matériel végétal de base, plusieurs pays (Etats-unis, Inde, Japon, Thaïlande) se sont lancés dans la sélection des riz hybrides de même que le CIRAD en relation avec un partenaire brésilien.

La sélection des riz hybrides repose sur l'implication d'une stérilité génocytoplasmique. Une production de semences hybrides utilisant ce type de stérilité nécessite de disposer de trois lignées différentes :

- A, lignée mâle stérile et B, lignée mainteneuse, de même génotype que A mais avec un cytoplasme différent, A x B constituant le parent femelle de l'hybride
- R, lignée restauratrice constituant le parent mâle de l'hybride et dont les allèles dominants annulent l'effet du cytoplasme A.

A la fin de simplification du système et d'éviter le passage obligé du A x B, il a été essayé de tirer profit de certaines spécificités liant la stérilité à l'effet des températures ou de la photopériode sans résultat réellement convaincant sauf sur le papier. D'autre part, les quelques essais de substances chimiques castratrices ne se sont pas révélés satisfaisants.

On attend des variétés hybrides F1 une supériorité de rendement de 20 à 30% par rapport aux variétés lignées, résultats avérés autant dans les groupes *indica* que *japonica*. Toutefois, l'extension de la sélection de riz hybrides F1 aux variétés *japonica* se trouve limitée par leur faible aptitude à l'allogamie naturelle avec 10 à 15% de fécondation croisée quand celle-ci peut atteindre 40 voire 50% avec des variétés *indica*. Cette singularité, qui n'est pas gênante pour la sélection récurrente, limite *a priori* l'extension de la sélection des riz hybrides aux variétés *indica* (pour raison évidente du coût de la semence) et donc aux systèmes ou régions de culture auxquelles elles sont plus particulièrement adaptées. L'originalité des travaux conduits par le CIRAD en la matière tend à penser la chose de manière sensiblement différente (voir plus bas).

LA TRANSFORMATION GENETIQUE

Les programmes d'obtention de plantes transgéniques au CIRAD ont des objectifs divers. En premier lieu ils ont visé, soit à obtenir une protection contre certaines agressions biotiques (comme la résistance aux lépidoptères foreurs *Chilo suppressalis*), soit à gagner une résistance à des herbicides systémiques (glyphosate, gluphosinate d'ammonium). Indépendamment de l'intérêt agronomique de disposer de telles variétés (de telles tolérances existent à l'état naturel chez le riz), les essais conduits en serre ont brillamment validé la méthode pour les 2 objectifs visés. Malgré leur conformité avec les réglementations en vigueur, les essais au champ n'ont pu être implantés.

Des travaux de transformation génétique sont en cours afin d'obtenir des plantes transgéniques dites de seconde génération afin de conférer au riz une tolérance accrue aux contraintes abiotiques comme la salinité.

LA SELECTION DE HORS-TYPE

Cette technique consiste à faire le tour des champs cultivés pour y repérer les plantes hors types. Après examen de ces plantes, puis évaluation de leurs valeurs agronomique et

technologique, les variétés qui en découleront ne pourront être que le fruit d'un long et fastidieux (mais noble) travail de sélection.

Cette voie est souvent assez décevante. En effet, le hors type provient soit d'une mutation spontanée (auquel cas sa descendance est fixée au moins temporairement), soit d'une allofécondation naturelle (phénomène somme toute assez fréquent auquel cas la descendance est en disjonction). Le plus souvent, ces plantes vont transmettre à leurs descendances une grande aptitude à l'hétérogénéité, soit par une aptitude à la fécondation croisée, soit par la présence d'un gène à forte fréquence de mutation. Il en résulte que fixer certains de ces génotypes devient un challenge et que la plupart vont gonfler les effectifs au rebut. L'exercice vaut surtout par l'acquisition d'une meilleure connaissance des causes ou mécanismes jouant sur l'hétérogénéité des descendances et d'affecter cette expertise aux opérations de multiplication semencière.

LES RESULTATS OBTENUS

Les principaux résultats obtenus par le CIRAD en terme d'amélioration variétale seront présentés par grands types de riziculture et replacés par rapport aux progrès enregistrés au niveau mondial. Les avancées relatives à l'utilisation de la sélection récurrente et des riz hybrides, dont les retombées sont attendues pour tous les types de riziculture, seront évoquées dans la partie ultime de ce chapitre.

LE RIZ IRRIGUE

- Culture de plaine sous climat tropical

En riziculture irriguée de climat tropical, les variétés *indica* utilisées dans les années 50 étaient de type traditionnel (taille haute, photosensibilité) ou provenaient de croisements entre variétés traditionnelles. Le rendement potentiel en grain était limité à 50 q/ha.

Après la seconde guerre mondiale, et face à la pression démographique asiatique, deux programmes successifs ont été entrepris sous l'égide d'organismes internationaux pour obtenir des variétés à la fois productives et aptes à un double cycle cultural annuel. Le premier, réalisé dans la cadre de la FAO, visa à cumuler, sans grand succès, les caractères d'adaptation des *indica* aux traits d'aptitude à la production et de non photosensibilité des *japonica*. Par contre le second, conduit par l'IRRI, qui a utilisé un mutant naturel ½ nain du type *indica* en croisement avec des variétés traditionnelles, a abouti dès 1965, aux premières variétés *indica* ½ naines dont la première est la très connue IR 8. Ces variétés qui ne sont pas photosensibles et dont le potentiel de rendement tutoie les 100 q/ha, sont à la base de la "révolution verte".

Parallèlement à ces grands programmes, l'activité des programmes nationaux s'est surtout illustrée dans l'utilisation de croisements à large base génétique ou cohabitent, à doses relatives plus ou moins élevées, sèves *indica* et *japonica*. On peut citer comme exemple de réussite les variétés "ponlai" coréennes ou les variétés surinamiennes.

Compte tenu de la prééminence de l'IRRI en la matière, le CIRAD (et antérieurement l'IRAT) se sont peu investis dans le champ du riz irrigué de culture de plaine sous climat tropical. Malgré cette faible implication, le travail réalisé s'est traduit par quelques résultats substantiels comme l'obtention et les premières diffusion de variétés de type ½ sang *indica* x *japonica* à Madagascar (la série des IRAT 120 à 130). D'autre part, l'application de la méthode de mutagenèse induite sur des variétés de type surinamien a permis l'inscription, au Catalogue européen "riz tropical" de la variété Couachi qui constitue le premier mutant induit d'une variété *indica* cultivée.

- Culture d'altitude sous climat tropical

Le CIRAD a travaillé à l'amélioration des variétés de riziculture irriguée à Madagascar où des zones comprises entre 1600 m et 2000 m d'altitude sont concernées. Les contraintes majeures de ce milieu sont évidemment le froid (les températures minimales sont inférieures à 15°C tout au long du cycle) et une bactérie du genre *Pseudomonas* dont l'effet se traduit par une pourriture brune des gaines, une mauvaise exsertion paniculaire et une stérilité des épillets s'ajoutant à celle causée par le froid. Les variétés cultivées dans ces zones sont de type *japonica* dont une prospection a permis de rassembler une centaine de numéros différents. Toute autre introduction variétale sur la base d'un milieu de culture similaire (Népal) ou de leur résistance au froid (IRRI) s'est soldée par un échec, les variétés ne présentant aucune tolérance aux attaques de bactériose.

A partir d'une série d'hybridations réalisée entre variétés locales et en utilisant une sélection de type massale pendant les premières générations eu égard à la forte pression du milieu, deux descendances, dont le rendement est supérieur de plus d'un tiers à celui du témoin cultivé à Latsidahy et aussi plus stables (sur 4 années de test) ont été sélectionnées. Ces résultats constituent le premier indice d'un progrès génétique réalisé dans cet environnement particulièrement contraignant.

- Culture de climat tempéré

Le CIRAD a pris la suite des activités de l'INRA pour la création variétale riz en Camargue en 1988. Aux travaux sur l'utilisation de la mutagenèse induite utilisée avec bonheur par R. MARIE s'est peu à peu substitué, avec l'appui de la Station CIRAD de Roujol en Guadeloupe, un travail de création variétale par hybridation, les F1 de certains croisements étant traités par haplométhode afin d'accélérer la fixation du matériel.

Ce milieu constituant la limite Nord de l'aire d'extension de la riziculture, les contraintes biotiques ou abiotiques (dont le froid à la levée ou pendant la floraison) ne manquent pas mais sont encore plus remarquables par leur irrégularité que par leur nombre, ce qui ne facilite pas les opérations de criblage.

L'orientation du choix des géniteurs avant hybridation à travers une structuration morphologique et génétique de l'ensemble des variétés de la collection (composée essentiellement de variétés sélectionnées par les équipes travaillant sous climat tempéré) s'est révélé payant. Si, dans les années 60, la Camargue (et le milieu méditerranéen en général) produisait essentiellement des grains de format rond qui était l'apanage des variétés les mieux adaptées, le produit a sensiblement évolué et s'est très diversifié. Actuellement, tous les formats et toutes les qualités de riz (grains ronds à très longs minces, péricarpe coloré, adaptation à la transformation industrielle et même, depuis trois campagnes, des variétés aromatiques) sont produits en Camargue. De plus, autant liés aux nouvelles variétés qu'à l'adoption de techniques de culture mieux adaptées, les rendements moyens ont sensiblement augmentés. Si les variétés inscrites au Catalogue européen appartiennent toutes au groupe *japonica* (dont Carinam, première variété de riz obtenue par haplométhode inscrite au Catalogue Européen en 1997), le travail de diversification des bases génétique et/ou géographique pourrait conduire le CIRAD, sous réserve de confirmation des premiers résultats expérimentaux, à proposer à l'inscription les premières variétés *indica-japonica* adaptées à la riziculture de climat tempéré.

Enfin, si l'utilisation de la variation proto-somaclonale à partir de géniteurs *japonica* s'est traduite par la sélection d'un grand nombre de variants intéressants et fixés, les retombées des résultats sont plus à rechercher dans l'obtention de nouveaux géniteurs que dans la sélection

de variétés proposées à l'Inscription au Catalogue. En effet, les différences subtiles trouvées entre ascendants et descendances ne permettent pas de garantir un passage sans heurt de l'épreuve DHS surtout si l'ascendant est la variété d'un autre obtenteur.

LE RIZ PLUVIAL

- **Culture de plaine sous milieu tropical**

Les variétés *japonica* pluviales traditionnelles sont de haute taille, peu à pas photosensibles, et expriment des tolérances très importantes en milieu pluvial autant aux contraintes biotiques (dont à la pyriculariose, maladie fongique majeure) qu'abiotiques (surtout à un déficit hydrique passager). Leur rendement n'atteint qu'exceptionnellement les 30 q/ha. Le but premier visé par l'antécédent IRAT du CIRAD consistait à diminuer la hauteur de paille de sorte que les variétés soient adaptées à un minimum d'intensification. Or, les croisements réalisés entre variétés traditionnelles n'ont que rarement fourni des plantes transgressives négativement pour le caractère - sauf à y perdre leur aptitude à la production - et le choix d'un géniteur à paille courte appartenant à un autre sous-groupe ou groupe (*japonica* vrai, "ponlaï", *japonica* de culture tempérée voire *indica* ½ nain) s'est traduit dans les descendances - et sauf cas exceptionnel (IRAT 10) - par une sensibilité accrue à la pyriculariose et/ou au déficit hydrique.

La solution est venue dans les années 70 avec la sélection de mutants induits à paille moyenne obtenus à partir de la méthode d'irradiation lente aux rayons gamma mis au point par R. MARIE. Ces mutants induits, utilisés en culture en leur temps, sont à la base de toutes les variétés de riziculture pluviale moderne après croisement avec des variétés traditionnelles. On peut citer en particulier IRAT 216 qui connut les honneurs de la philatélie en Côte d'Ivoire et de la grande culture (plusieurs centaines de milliers d'hectares) au Brésil.

Depuis quelques années, et par souci d'améliorer le format de grain, de nouveaux croisements spéculatifs visant à associer l'adaptation des *japonica* pluviaux avec le format et la qualité du grain des variétés *indica* surinamiennes (dont l'adaptation à des conditions de culture pluviale est certaine) ont été travaillés avec une certaine réussite puisque leurs descendants commencent à abonder les champs cultivés comme l'étal des magasins au Brésil.

- **Culture d'altitude sous climat tropical**

Dans le cas du riz pluvial d'altitude (1200m-1600m), on ne peut parler de variétés traditionnelles puisque les quelques tentatives pour essayer d'acclimater le riz pluvial dans de telles aires s'est toujours révélé notoirement infructueux face à des contraintes dues au froid et aussi à la pyriculariose. A Madagascar, ce programme a commencé avec l'expérimentation systématique de l'adaptation de diverses variétés dont trois d'entre elles, habituellement cultivées en moyenne altitude, se sont révélées les moins mal adaptées à ces nouvelles conditions. Par la suite, parmi les nombreux croisements travaillés, les descendances des croisements intra-*japonica* entre variétés pluviales de moyenne altitude et variétés irriguées de haute altitude se sont révélées les meilleures tant par leur adaptation que par les niveaux de rendements atteints (plus de 50 q/ha) et leur régularité. Ces résultats sont à l'origine de la diffusion en 1994 et 1995 de 5 variétés à haut potentiel qui ont permis d'étendre la culture à une zone où le riz était jusqu'alors absent et de développer une nouvelle économie, le riz étant à Madagascar le nutriment de base de la population et donc un bien marchand. Ce travail a par ailleurs connu une diffusion rapide dans tous les pays grands consommateurs de riz où les zones d'altitude étaient dépourvues de toute forme de riziculture.

Il est curieux de constater que ces variétés pluviales présentent, en zone méditerranéenne, une tolérance au froid de floraison largement supérieure à celle des variétés irriguées de haute altitude, *a priori* mieux pourvues en qualité de tolérance.

LES METHODES ET TECHNIQUES DE SELECTION

Si la sélection de variétés lignées basées sur l'hybridation et la sélection généalogique conventionnelle reste la base du travail d'amélioration, on assiste depuis la fin des années 1980, grâce à la sélection et à l'utilisation de gènes de stérilité mâle, à l'émergence d'outils de sélection ou d'objectifs propres aux plantes allogames.

- Sélection récurrente

Depuis ses prémices en 1984, la réalisation de populations récurrentes et leur implication dans les programmes de sélection s'est rapidement développée en Amérique latine et en Afrique pour abonder ultérieurement certains programmes asiatiques ou européens. Les objectifs attachés à la constitution de chaque population sont très divers et plus ou moins spécifiques dont les quelques exemples suivants :

L'amélioration du riz irrigué au Brésil où la base génétique propre aux variétés de culture irriguée provient de 7 parents seulement. A partir d'une population récurrente *indica* à large base génétique, un travail d'amélioration du riz irrigué est en cours, principalement pour le rendement (pour aller au delà du plateau de rendement atteint avec les variétés actuellement diffusées) et la résistance aux maladies.

L'amélioration du riz pluvial en Colombie avec l'objectif de développer et d'améliorer des "pools" géniques et des populations de riz *japonica* adaptés pour les uns à la culture pluviale avec alimentation hydrique non limitante et pour les autres plus spécialement adaptées aux savanes tropicales d'Amérique latine ; les améliorations pour les caractères de tolérance aux sols acides, de précocité, de tolérance aux maladies et de format de grain constituent les cibles privilégiées de ce travail.

L'amélioration de la résistance durable à la pyriculariose (Côte d'Ivoire, Chine, Colombie) **ou au Rice Yellow Mottle Virus** (Afrique de l'Ouest), projets qui visent à développer et à améliorer des populations de riz pluvial *japonica* pour la résistance durable à la pyriculariose (caractère polygénique difficile à sélectionner par les méthodes de sélection créatrice directe) et à créer une nouvelle population *indica-japonica* résistante au RYMV en conditions de culture irriguée ou de bas-fonds (la résistance au RYMV étant quasi spécifique des variétés *japonica* pluviales qui manquent d'adaptation à la culture irriguée).

L'amélioration des variétés adaptées à la riziculture tropicale d'altitude (Madagascar, Colombie, Chine) où, à partir de deux populations *japonica* spécifiques, la sélection récurrente vise à l'amélioration de deux types de population : riziculture irriguée d'altitude (1800 m), les principaux objectifs étant la résistance au froid et la tolérance à *Pseudomonas fuscovaginae*, riziculture pluviale d'altitude (1000-1500 m) avec comme principaux critères de sélection la résistance aux basses températures et la tolérance à la pyriculariose.

La création de variétés aromatiques (Chili, France), visant à introduire dans des variétés adaptées au climat tempéré, le caractère aromatique exprimé par des variétés d'origine tropicale ou subtropicale et dont le déterminisme est polygénique.

La constitution des populations récurrentes est trop récente pour que des résultats tangibles puissent être évoqués. Selon le terme consacré, les perspectives sont toutefois prometteuses autant en terme d'originalité des recombinaisons que de potentiel de rendement. Les données les

plus récentes font état, en particulier, de 8 géotypes sélectionnés à partir d'une population récurrente *japonica* chilienne dédiée à l'amélioration des variétés de riz irrigué au sens large et qui ont, en évaluation expérimentale, ont exprimé un indice de production de 120 à 130 par rapport au meilleur témoin.

- Riz hybrides

Si le CIRAD ne peut se prévaloir de la primauté en matière de riz hybrides (les chercheurs chinois en ont déjà largement développé et appliqué le concept), ce programme reste malgré tout très original à divers titres :

- Alors que la production de semences et la culture des hybrides F1 sont entièrement manuelles en Chine, ces mêmes multiplications semencières et cultures ont été pensées dès le départ en culture totalement mécanisée.
- La qualité du grain, qui ne constituait pas un objectif pour les chercheurs chinois, a été considérée prioritairement par le CIRAD. Les grains des premiers hybrides faisant l'objet de tests expérimentaux en vraie grandeur rentrent d'ailleurs dans la catégorie "riz aromatiques" malgré la disjonction pour le caractère dans la production.
- La nécessité d'une concordance entre les dates de floraison des 2 parents pour une même date de semis a été considérée.
- L'amélioration du taux d'allofécondation a constitué un souci constant du programme dans le cadre d'une production de semences ne comptant pas avec une aide humaine pour favoriser la fécondation croisée. Cette amélioration a pu être obtenue par l'utilisation de populations récurrentes dédiées à l'obtention de parents restaurateurs, l'aptitude à la combinaison des descendance pour le rendement et la qualité du grain étant systématiquement testée avec les parents mâle stériles. Au fur et à mesure des cycles de brassage génétique dans la population, l'aptitude à la fécondation croisée des parents mâles fertiles de la population (et des descendance qui en ont été tirées) a été substantiellement majorée.
- La production semencière de riz hybrides F1 nécessite une géométrie de semis où les lignes femelles (parent mâle stériles) doivent être implantées de part et d'autre d'un nombre minimum de lignes de mâles (parent restaurateur mâle fertile). Cette implantation est très difficile à réaliser en culture irriguée avec semis direct. En effet, dans un tel milieu, on ne peut envisager de semer en 2 fois pour tenir compte d'éventuels décalages des dates de floraison des 2 parents. D'autre part, le grain étant posé sur le sol et non enfoui, même un semis en ligne et une submersion ultérieure ne peut prémunir contre un mélange excessif. Entre autres stratégies, il a été pensé que la production de semences F1 pour le riz irrigué pourrait être effectuée en pluvial où, le grain étant enfoui au semis, tout mélange parasite serait évité. Les résultats obtenus ont entériné le bien fondé de la production de semences hybrides F1 en pluvial ; au delà, l'adaptation du parent mâle stérile étant correcte (sinon de devoir lui assurer une protection fongicide) et, au parent mâle *indica* se substituant un parent mâle *indica-japonica* adapté aux conditions pluviales et n'induisant pas de stérilité paniculaire sur la F1, il s'est avéré évident que l'on pouvait cultiver des riz hybrides F1 directement en culture pluviale. Ces mêmes formules présentent un comportement satisfaisant en irrigué strict.

Les premières ventes commerciales de semences de riz hybride F1 au Brésil sont prévues pour la campagne 2003.

PERSPECTIVES

Quels que soient la zone géographique et le type de culture travaillé, l'amélioration du riz au CIRAD a privilégié l'utilisation des ressources génétiques propres au groupe le mieux adapté sans pour autant négliger les possibilités offertes par l'ensemble de l'espèce. Sinon pour le riz pluvial ou irrigué d'altitude dont l'implication dans les travaux de sélection est récente, on voit poindre les produits de l'exploitation de l'ensemble des ressources génétiques disponibles, particulièrement sur le plan des variétés *indica-japonica* ouvrant des perspectives quant à l'utilisation de mêmes variétés pour les cultures pluviale et irriguée.

Parallèlement, les méthodes de création de variabilité se sont diversifiées ce qui a ouvert de nouvelles perspectives, tant pour les possibilités de choix de la méthode la plus appropriée en fonction des objectifs de sélection que pour faciliter et optimiser le criblage des caractères dans les descendance. La transgénie et la sélection assistée par marqueurs, comprises non comme une finalité mais comme un outil, participeront de ce progrès.

LE RIZ PLANTE MODELE

Le descriptif des activités de sélection du riz au CIRAD serait incomplet sans faire référence au chantier riz plante modèle dans laquelle le Centre participe avec le CNRS, l'INRA, l'IRD et des laboratoires privés au sein d'une structure appelée "Génoplane".

Le riz peut être considéré, au moins à 3 titres, comme une plante modèle :

- Dans le domaine des relations plantes-pathogène, la paire formé par le riz et la pyriculariose (*Magnaporthe grisea*) est un couple modèle du fait de systèmes de résistance totale et partielle mais aussi des méthodes d'étude (épidémiologiques ou relevant de la biologie moléculaire) qui lui sont appliqués.
- Le riz constitue la poacée la plus aisément transformable. Cet avantage a conduit à utiliser les riz transgéniques pour l'étude de la fonction de nombreux promoteurs homologues ou hétérologues, dont l'activité s'est révélée constitutive ou spécifique de certains tissus ou organes, régulée dans le développement ou inductible.
- Le riz s'est imposé comme une plante modèle pour étudier le génome des poacées. Son génome, diploïde, est celui des poacées cultivées qui contient le moins de séquences d'ADN répétées et non codantes. Du fait de cette relative simplicité d'organisation (à relativiser du fait que dans *Oryza sativa* cohabitent plusieurs sous-espèces), le génome du riz est 6 fois moins grand que celui du maïs et 34 fois moins grand que celui du blé. De ce fait, le riz a été une des premières plantes cultivées pour lesquelles des cartes de liaison génétique saturées ont été établies. Ces marqueurs cartographiés sont utiles pour identifier les bases génétiques des caractères simples ou déterminés par des gènes à effets quantitatifs (QTL). Un travail de génomique fonctionnelle est actuellement en cours afin de conforter la validité des marqueurs déjà cartographiés.

