Une brève histoire de l'amélioration génétique du riz[1]

Brigitte Courtois

Cirad, UMR1096, TA40/03, 34398 Montpellier Cedex 5, France

Une céréale essentielle pour l'alimentation humaine

Le riz est la deuxième céréale après le maïs en termes de surface cultivée (153 Mha en 2004) et de quantité produite (608 Mt en 2004), avec un rendement moyen de 4,0 t/ha qui masque de très importantes disparités (World Rice Statistics, 2005). C'est, en revanche, la première céréale pour l'alimentation humaine. Elle représente la base de l'alimentation de plus de 2,5 milliards de personnes dans les pays en voie de développement avec des consommations annuelles très importantes dépassant dans certains pays les 100 kg/habitant.

L'Asie domine l'économie du riz avec 90 % des surfaces et de la production qui y sont concentrées, l'Amérique Latine et l'Afrique se partageant l'essentiel des 10 % restants.

Le riz est avant tout une production d'autoconsommation. Les grands pays producteurs (Inde, Chine, Indonésie, Bangladesh, Thaïlande, Vietnam) sont également les principaux consommateurs. Ils se suffisent désormais à eux-mêmes, aussi une part assez minime de la production est-elle échangée sur le marché mondial (6 % de la production), essentiellement du fait de quelques pays gros exportateurs (Vietnam, Thaïlande, Etats-Unis, Inde, Pakistan). Les exportations concernent en particulier les riz aromatiques basmati et thaïlandais (10 % du total).

Le riz est cultivé dans des milieux très variés couvrant une large gamme d'altitudes et de latitudes. Cette plante, d'origine aquatique, et donc assez exigeante en eau par rapport à d'autres céréales, est surtout caractérisée par une grande plasticité vis-à-vis de ses conditions d'alimentation hydrique (Planche photo n°1). C'est sur ce point que se fondent la plupart des classifications des types de rizicultures (Courtois, 1998) :

- Riziculture irriguée, endiguée, avec parfaite maîtrise de l'eau (apport comme retrait) qui occupe 53 % des surfaces.
- Riziculture inondée, endiguée, sans maîtrise de l'eau qui peut être subdivisée en plusieurs catégories en fonction des risques plus ou moins élevés de sécheresse et/ou de submersion et de la hauteur d'eau dans la parcelle. Ce type de riziculture représente 25 % des surfaces.
- Riziculture pluviale dont l'alimentation hydrique dépend uniquement de la pluviométrie (riziculture pluviale stricte) ou de la présence d'une nappe éventuelle (riziculture de nappe). Ce type de riziculture représente 13 % des surfaces en Asie mais respectivement 60 et 75 % en Afrique et en Amérique Latine.
- Riziculture flottante, qui suit la crue des grands fleuves, occupant 9 % des surfaces.

Les rendements s'améliorent avec la maîtrise de l'eau mais les coûts d'aménagement des rizières augmentent en parallèle. La riziculture irriguée permet une intensification de la culture (double voire triple culture annuelle) et une diminution appréciable des aléas de culture garantissant des rendements élevés (6 t/ha en saison des pluies et jusqu'à 10 t/ha en saison sèche). Les variétés très productives et les riz hybrides F1 sont privilégiés dans ce contexte. La culture pluviale, en revanche, ne demande aucun aménagement particulier mais comporte plus de risques, notamment en cas de sécheresse. La production n'est répartie que sur un seul cycle de culture et les rendements sont plus faibles et plus variables (entre 1,5 t/ha et 4,5 t/ha). Les variétés rustiques sont alors privilégiées.

---

[1] Ce document a été rédigé comme complément à une Habilitation à Diriger les Recherches.
Citation: B. Courtois (2007) Une brève histoire du riz et de son amélioration génétique. Cirad, France, 13 p

1. Riziculture irriguée

2. Riziculture inondée

3. Riziculture pluviale

5. Coexistence riz pluvial et riz inondé, dans la même toposéquenc

4. Riziculture flottante)

Planche photo n°1: Différents types de riziculture
(Photos 1, 2 : B.Courtois; photos 3, 4, 5 : G. Trébuil)

Structure de l'espèce *Oryza sativa*

D'un point de vue botanique, le riz est une Monocotylédone de la famille des Poacées. Il appartient à la tribu des Oryzées qui regroupe un nombre de genres variable selon les classifications compris entre 7 et 16 (Second, 1984). Les données taxonomiques les plus récentes considèrent que le genre *Oryza* compte lui-même 24 espèces (génomes A à K, 2n= 24 ou 48), dont deux sont cultivées, *Oryza sativa* (génome A, 2n=24) à distribution mondiale et *Oryza glaberrima* (génome A, 2n=24), cantonnée à l'Afrique de l'Ouest (IRRI, 2005).

Oryza sativa est une céréale autogame (moins de 1% d'allogamie d'après Chandraratna, 1964). Les structures génétiques traditionnellement cultivées sont donc essentiellement des lignées pures.

Les données archéologiques actuellement disponibles témoignent de la récolte du riz dans la moyenne vallée du Yangtse et la haute vallée de la rivière Huai au sud de la Chine au néolithique supérieur (Wang et al, 1999) et, un peu plus récemment, dans l'Uttar Pradesh au nord-est de l'Inde. Il est désormais admis qu'*O. sativa* a été domestiquée à partir de formes annuelles de l'espèce *O. rufipogon* il y a environ 8.000 à 10.000 ans de manière indépendante en Chine et en Inde. *O. rufipogon* est une espèce complexe qui comporte un continuum de formes annuelles, intermédiaires et pérennes et de formes autogames, intermédiaires et allogames (Second, 1985).

Des migrations d'*O. rufipogon* ont eu lieu vers l'Afrique. Les formes pérennes seraient à l'origine de l'espèce *O. longistaminata*, les formes annuelles donnant *O. barthii*, dont est dérivée *O. glaberrima*.

La diversité génétique du riz est considérable avec plus de 150.000 variétés cultivées dans le monde et 107.000 accessions environ dans la banque de gènes de l'IRRI (dont 5.000 accessions d'espèces sauvages). Cette diversité provient de croisements naturels d'*O. sativa* avec des formes sauvages ou adventices d'*O. rufipogon* ou de croisements intra-*sativa* combinés à la sélection naturelle et humaine depuis la domestication (Khush, 1987).

La structuration de cette diversité est forte et particulière. Sa compréhension a permis un progrès certain dans la définition de stratégies raisonnées d'amélioration génétique du riz. C'est une espèce fortement bipolaire avec 2 groupes d'origines géographiques différentes, les indicas et les japonicas, clairement distingués sur la base de caractéristiques agro-morphologiques, de comportement en croisement, et de marqueurs biochimiques et moléculaires. La recombinaison entre les deux groupes n'est ni facile ni fréquente.

Les travaux conduits sur la diversité génétique de l'espèce à partir de données isoenzymatiques ont, en fait, montré l'existence de 6 groupes qui recouvrent des différences d'adaptation aux conditions hydrologiques (Glaszmann, 1987). Les groupes 1 et 6 (indica et japonica) sont numériquement les plus importants et les plus éloignées génétiquement (Figure 1). Ces résultats ont, par la suite, été confirmés et affinés avec des marqueurs RFLP et microsatellites (Glaszmann et al, 1999).

Les groupes indica et japonica résulteraient des deux domestications d'*O. rufipogon* qui se sont produites indépendamment en Inde et en Chine. Des résultats récents basés sur l'évolution des rétro-transposons montrent, toutefois, que les génomes indica et japonica ont divergé il y a au moins 200.000 ans, une séparation bien antérieure à la domestication et qui remonte probablement à l'apparition de la barrière himalayenne (Vitte et al, 2004). L'origine des groupes mineurs reste à établir.

Les analyses génétiques ont également permis de préciser la position, dans cette classification, du groupe javanica comprenant, entre autres, les riz pluviaux (Glaszmann, 1988). Considéré par certains comme un groupe à part, voire comme un sous-groupe des indicas (c'est toujours le cas dans la base de données de l'IRRI), le groupe javanica constitue

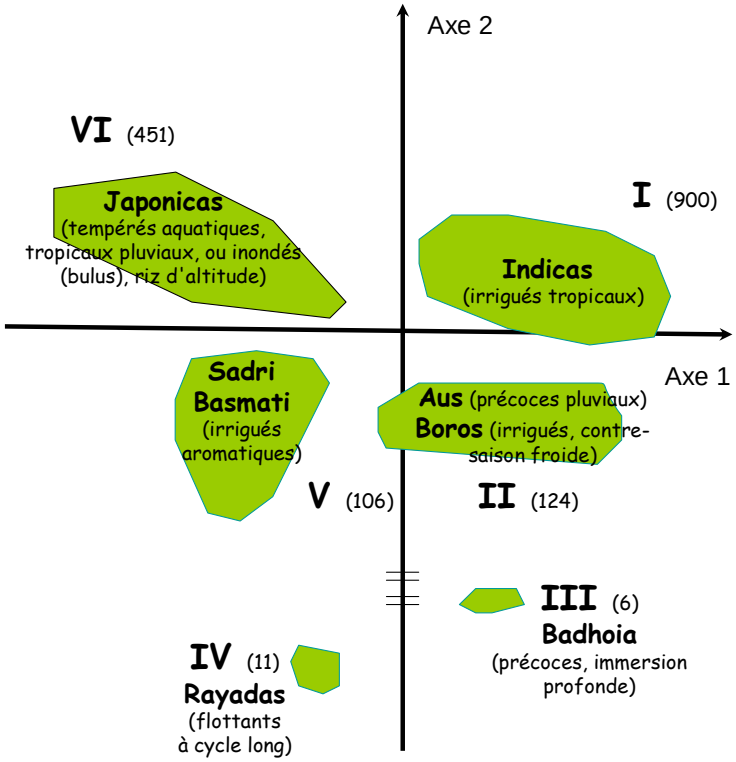

Figure 1 : Groupes identifiés dans une analyse factorielle des correspondance portant sur les donnée isozymiques de 1688 variétés asiatiques de l'espèce *Oryza sativa* (Glaszmann, 1987).
Variétés intermédiaires (90) non représentées

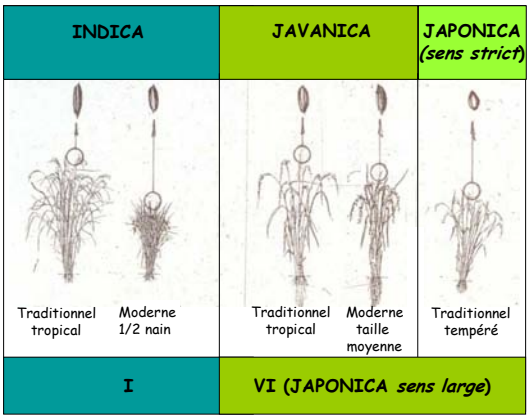

Figure 2 : Types morphologiques des groupes indica et japonica

en fait le sous-ensemble tropical du groupe japonica qui présente une forte variabilité morphologique le long d'un cline nord-sud allant du Japon à l'Indonésie. Cette variabilité est suffisante pour identifier deux types morphologiques si l'échantillonnage n'est réalisé que parmi les variétés issues des latitudes extrêmes comme cela a été le cas lors des toutes premières études (Figure 2).

Des analyses fines de la distribution du polymorphisme le long du génome ont montré que les types indica et japonica étaient des mosaïques de régions issues soit du type ancestral indica, soit du type ancestral japonica. Les variétés indicas comportent ainsi une majorité d'allèles indica (approximativement 80%) et quelques allèles japonica (environ 20%), et réciproquement pour les variétés japonicas, les deux groupes partageant des régions monomorphes (notamment sur les chromosomes 2 et 7) que la dérive génétique a pu fixer au sein de l'espèce (Second et Ghesquière, 1995). La recombinaison entre les deux groupes n'est ni facile ni fréquente.

Historique de l'amélioration génétique du riz

Les premières stations d'amélioration variétale du riz ont été établies au début du XXème siècle en Chine, en Inde et au Japon (Khush, 1987). Les activités qui y étaient conduites concernaient surtout la sélection massale au sein de populations mais quelques hybridations ont été réalisées, sans grand impact jusqu'à la fin des années 50.

Un saut qualitatif du potentiel de rendement : la révolution verte

Le potentiel génétique a fait un bond exceptionnel à la fin des années 50 avec la découverte d'un mutant naturel semi-nain, Dee-geo-woo-gen, qui a été depuis très largement utilisé comme donneur de semi-nanisme. La mutation concernait le gène *sd1* qui code pour une gibbérelline-oxydase (Sasaki et al, 2002). En 1956, les sélectionneurs de Taiwan créent la variété Taichung Native 1 qui sera utilisée comme parent par les sélectionneurs de l'IRRI (établi aux Philippines en 1960) pour produire IR8, vulgarisée en 1966. A l'époque, le principal objectif des programmes de sélection était l'amélioration des rendements pour la riziculture irriguée. Les variétés traditionnelles de riziculture irriguée étaient peu productives, même et surtout en conditions de bonne fertilité, du fait de leur grande taille et de leur sensibilité à la verse, de tiges fragiles, d'un tallage abondant mais peu fertile. Les variétés semi-naines résistent beaucoup mieux à la verse, ont moins de talles improductives, ont un bonne réponse aux engrais et un meilleur indice de récolte. Leur productivité est de 2 à 3 fois plus élevée que celle des variétés traditionnelles. Ces variétés ont été immédiatement adoptées par les paysans et couvrent désormais l'essentiel des surfaces consacrées à la riziculture irriguée.

L'impact de la révolution verte est dû à un changement de variété mais également à l'adoption par les paysans de techniques culturales permettant de valoriser le potentiel de rendement de ces variétés semi-naines. Certains évaluent à 50% la part due à l'amélioration génétique dans l'amélioration globale de la productivité (R. Phillips, comm. personnelle).

Les variétés issues de la révolution verte sont toutes de type indica sous les tropiques et de type japonica dans les zones tempérées. Les tentatives d'exploitation des croisements indica x japonica se sont avérées peu fructueuses, cantonnant pour longtemps les stratégies d'amélioration du riz aux croisements intra-groupes.

Des progrès à petits pas

Les sélectionneurs ont, par la suite, élargi la gamme de caractères sur lesquels ils ont fait porter leurs efforts. Le potentiel de rendement a été amélioré par un travail sur l'indice de récolte qui est passé à 0.5. Sans toucher au potentiel de rendement ni à la durée de remplissage du grain, la durée de cycle a été réduite de 150-160 jours à 110 jours (cycle d'IR36 vulgarisée en 1976), permettant également une double culture (saison des pluies et saison sèche), voire une triple culture annuelle dans certaines zones particulièrement intensives où l'irrigation est très bien maîtrisée.

Du fait du nombre réduit de nouvelles variétés, de l'utilisation accrue d'engrais et d'irrigation, de la densité accrue dans les parcelles et du passage à la double voire à la triple culture sans rupture du cycle de production, les problèmes de parasitisme sont devenus plus aigus. Des résistances multiples à des insectes (cicadelles brunes et vertes, foreurs des tiges, cécidomyie du riz) et des agents pathogènes (pyriculariose, flétrissement bactérien, flétrissement des gaines, virus du tungro, nanisme herbacé), dont certaines en provenance d'espèces sauvages, ont donc été progressivement introduites dans les nouvelles variétés, conduisant à stabiliser le rendement à un haut niveau. La variété IR64, qui porte ces résistances multiples, a été vulgarisée en 1985.

Une fois le rendement amélioré et stabilisé, les sélectionneurs se sont intéressés à la qualité de grain. Chez le riz, la qualité de grain se définit par le format des grains, l'arôme, et le comportement à la cuisson déterminé lui-même par la teneur en amylose et la température de gélatinisation. La demande du consommateur est très variable d'un pays à l'autre. Ceci a conduit à diversifier les géniteurs des programmes de sélection et à produire des variétés aux caractéristiques de grain variées.

Des programmes de sélection adaptés aux différentes rizicultures

La riziculture irriguée bénéficie d'un environnement homogène car tamponné par la présence d'une lame d'eau. La stratégie d'amélioration centralisée utilisée pour ce type de riziculture s'est avérée être très efficace. Il n'en va pas de même pour les autres types de rizicultures qui représentent environ 47% des surfaces : rizicultures pluviale, inondée et flottante caractérisées par des régimes hydriques très variables (sécheresse, submersion) et de sérieux problèmes de sol (acidité, toxicité aluminique, salinité, carences de diverse nature). Les sélectionneurs ne s'y sont intéressés que dans un second temps, en commençant par les pays où l'importance de ces rizicultures était grande (Brésil, Afrique de l'Ouest). Ces rizicultures sont caractérisées par une forte variabilité agro-écologique comme socio-économique. Il en résulte une multitude de situations, chacune demandant, en théorie, une stratégie d'exploitation spécifique. Les progrès pour ces types de rizicultures ont donc été plus lents du fait de la difficulté à prendre en compte les interactions génotype x environnement.

Ces programmes sont généralement plus décentralisés que les programmes pour la riziculture irriguée. Les objectifs de sélection portent sur la stabilité du rendement tout autant que sur le potentiel de rendement. Plus particulièrement visée, la tolérance aux stress abiotiques -salinité, inondation, sécheresse- liés à la diversité des conditions hydriques. Dans ces milieux moins fertiles, l'utilisation du gène de semi-nanisme n'a pas été possible. Les variétés améliorées de riziculture pluviale sont, par exemple, de taille moyenne.

Les riz hybrides F_1

Dès les années 70, les sélectionneurs ont cherché d'autres voies pour accroître encore le potentiel de rendement qui semblait avoir atteint un plafond. Ils se sont donc intéressés à la création de riz hybrides F_1. Les chinois ont été les premiers à en développer et ont vulgarisé le premier hybride en 1975. Les hybrides F_1 produisent en moyenne 1 t/ha de plus que les lignées pures en raison d'un accroissement de la biomasse de la plante, du nombre de grains par panicule et, dans une plus faible mesure, du poids de mille grains. Les riz hybrides ont été un réel succès en Chine puisqu'ils couvraient 15.8 M ha en 2001 soit 54 % des surfaces environ (World Rice statistics, 2005). Leur utilisation dans d'autres pays a nécessité le développement de lignées mâles stériles adaptées et a donc été plus tardive, mais des riz hybrides sont désormais cultivés en Inde, Bangladesh, Vietnam, Indonésie, et Philippines. Les systèmes de stérilité mâle utilisés ont d'abord été géno-cytoplasmiques, puis géniques, en exploitant la thermo-sensibilité de certaines lignées, ce qui diminue les contraintes sur le choix des parents. Le Cirad a exploré au Brésil l'utilisation des caractères d'allogamie d'*O.longistaminata* (longs stigmates) pour favoriser la pollinisation croisée et faciliter la production de semences (Taillebois, 1983).

Les hybrides F_1 cultivés actuellement sont tous de nature intragroupe, soit intra-japonica, soit intra indica. Or l'hétérosis attendu est plus élevé dans les combinaisons indica x japonica (20 % en moyenne mais pouvant atteindre 40%). Ces combinaisons étant souvent partiellement stériles, des gènes dits de "compatibilité étendue" doivent alors être utilisés pour s'assurer de la bonne fertilité de l'hybride tout en exploitant une base génétique la plus large possible.

Seules les rizicultures intensives sont à même de valoriser ce type de matériel génétique. Les hybrides F_1 sont donc surtout destinés à la riziculture irriguée. Le Cirad a, toutefois, entrepris un programme de création de riz hybrides pour la riziculture pluviale intensive qui se pratique au Brésil (Taillebois, 1988). Des résultats récents ont, en effet, montré que la formule hybride procure aussi une meilleure tolérance aux contraintes hydriques.

Pour réduire le coût de production des semences et les mettre à la portée des petits agriculteurs, l'exploitation de l'apomixie a été envisagée mais aucune source n'a été trouvée ni chez *O. sativa* ni chez les espèces sauvages polyploïdes du même genre (Khush et al, 1994). Les autres approches (mutation, clonage du gène chez d'autres espèces, ingénierie génétique) n'ont pour l'instant pas abouti à des résultats utilisables (Bennett et al, 2000).

Une gamme d'outils et de méthodes de sélection qui s'élargit

Pour l'essentiel, l'amélioration du riz a utilisé et utilise encore la sélection généalogique bien adaptée aux céréales autogames. Son usage raisonné dans le cadre des programmes de croisements intra et inter groupes conduits au Cirad a été décrit par Clément et Poisson (1984). Cette méthode a toutefois l'inconvénient d'un fort apparentement à long terme des variétés produites. Dans les années 80, afin de remédier à ce défaut particulièrement marqué dans les programmes de sélection d'Amérique Latine (Cuevas-Pérez et al, 1992), le Cirad a lancé des programmes de sélection récurrente utilisant le gène de stérilité mâle nucléaire récessif d'IR36 pour faciliter les inter-croisements qui ont eu un grand succès (Guimaraes et Chatel, 2005 pour un bilan).

A la même époque, les techniques de culture *in vitro* ayant atteint une certaine maturité, les sélectionneurs ont commencé à utiliser le sauvetage d'embryon pour explorer la variabilité des espèces sauvages et l'androgenèse *in vitro* pour fixer plus rapidement le matériel d'élite produit (Courtois, 1989).

Puis les techniques de transformation génétique se sont développées. La transformation du riz par co-culture avec des souches d'*Agrobacterium tumefaciens* est la technique utilisée actuellement. Les premiers résultats des travaux sur la recombinaison homologue chez le riz laissent présager de la possibilité d'une introgression dirigée de certains transgènes (Cotsaftis et Guiderdoni, 2005).

Le "New Plant Type"

Les rendements atteints en riziculture irriguée tropicale avec les variétés indica de type IR64 sont désormais de l'ordre de 10 t/ha en saison sèche, et de 6 t/ha durant la saison des pluies du fait du couvert nuageux (Peng et al, 2000). Un plafond semble avoir été atteint avec ce niveau de rendement.

Pour le dépasser, l'idée d'un nouveau type de plante a été lancée. Il s'agissait de remplacer l'ancien idéotype de type "panicules nombreuses" par un idéotype du type "panicules lourdes" ce qui supposait une plante produisant moins de talles mais que toutes soient productives, mieux remplies et avec un nombre de grains par panicule plus important. Ce programme, qui résulte d'une collaboration entre physiologistes et sélectionneurs, a débuté dans les années 1990 à l'IRRI (Peng et al, 1994). Le sous groupe des "bulus", variétés japonica d'Indonésie, a été choisi comme point de départ du programme car possédant déjà certaines des caractéristiques requises. Pour les sélectionneurs de riz irrigué, ceci supposait de passer d'un pool génétique indica bien connu à un pool génétique japonica qu'ils avaient jusqu'alors peu exploré. Les difficultés ont été nombreuses : problèmes de fertilité dans certains croisements dus au choix malencontreux de parents eux-mêmes peu fertiles, format rond des grains, faible vigueur au départ. Certains de ces problèmes ont été résolus et, 15 ans après le début du programme, les dernières lignées issues du programme atteignent désormais le niveau de rendement des meilleures variétés améliorées indica. Il avait fallu 30 ans pour obtenir ces dernières. A ce nouvel idéotype correspondent des techniques de culture particulières qui doivent compenser les problèmes d'implantation de la culture. Ces problèmes résultent à la fois de la faible vigueur au départ du nouveau matériel japonica et du recours de plus en plus fréquent au semis direct qui remplace progressivement le repiquage dans de nombreux pays d'Asie du fait de coûts de main d'oeuvre en augmentation.

Le nouveau type de plante est exclusivement destiné à la riziculture irriguée. En effet, malgré son fond génétique japonica, il s'est révélé totalement inadapté à la culture pluviale. Le matériel issu de ce programme devrait, par ailleurs, permettre d'envisager de créer des hybrides F_1 indica x japonica d'élite.

*L'exploitation d'*Oryza glaberrima

La deuxième espèce de riz cultivé, *O. glaberrima*, qui n'est cultivée qu'en Afrique de l'Ouest, tend à disparaître au profit d'*O. sativa*. Les tentatives d'exploitation de cette variabilité n'avaient jusqu'alors rien donné du fait de la stérilité des croisements *sativa* x *glaberrima*. Dans les années 90, de nouveaux croisements ont été entrepris par des sélectionneurs de l'Association pour le Développement de la Riziculture en Afrique de l'Ouest en Côte d'Ivoire qui ont permis de produire une série de variétés très appréciées des paysans, les Nericas (Jones et al, 1997). Il semble que l'utilisation de parents *glaberrima* bien choisis, peut-être partiellement introgressés par *sativa* (Barry et al, 2007) et le passage par la culture d'anthères aient permis de fixer des combinaisons intéressantes.

L'explosion de la génétique moléculaire

Les travaux de génétique classique entrepris en parallèle aux programmes de sélection ont permis une compréhension du déterminisme de certains caractères et l'établissement des premières cartes phénotypiques mais l'information restait cantonnée aux caractères mono ou oligogéniques. La génétique des caractères quantitatifs, en particulier, restait embryonnaire et basée sur l'exploitation de croisements diallèles assez peu informatifs.

Le développement des techniques d'analyse moléculaire à la fin des années 80 s'est traduit par un changement d'échelle dans les analyses génétiques. La première carte génétique du riz, établie par McCouch et al (1988) à partir d'une population F_2 indica x japonica, a été suivie par beaucoup d'autres. Le positionnement des centromères (Singh et al, 1996) a permis de fixer et d'homogénéiser les cartes génétiques du riz. Les deux cartes génétiques marquantes sont celles de Causse et al (1994) établie à partir d'un croisement interspécifique *O.sativa* x *O. longistaminata* et celle du Rice Genome Project à partir du croisement japonica x indica Nipponbare x Kasalath (Harushima et al, 1998). La carte de référence de la population indica x japonica IR64 x Azucena développée par le Cirad et l'IRRI (Guiderdoni et al, 1992; Huang et al, 1994) a également eu beaucoup de succès.

Les cartes génétiques ont permis de cartographier de nombreux gènes majeurs de résistance à des maladies ou des insectes. Elles ont, en outre, été utilisées pour déterminer le contrôle génétique de caractères quantitatifs complexes de grand intérêt pour les sélectionneurs : résistance partielle à la pyriculariose, croissance racinaire, composantes du rendement, notamment. Le premier article sur la détection de QTLs de résistance à la pyriculariose chez le riz a été publié par Wang et al (1994). Depuis, des QTLs ont été détectés pour de nombreux caractères (Xu, 2002, pour une revue).

Ces progrès dans le marquage de gènes utiles permettent désormais d'envisager la mise en place de sélection assistée par marqueurs. Les premiers résultats ont déjà été obtenus pour des gènes majeurs (Hittalmani et al, 2000) puis pour des QTLs (Shen et al, 2001; Ahmadi et al, 2001) et de très nombreux travaux dans ce domaine ont été présentés au dernier Symposium sur la génétique du riz (2005).

L'existence de ces cartes génétiques saturées puis le développement de banques BAC ont rendu possible le clonage positionnel des gènes majeurs intéressants comme *Xa21*, qui détermine la résistance au flétrissement bactérien (Song et al, 1995), *sd1*, le gène de semi-nanisme (Sasaki et al, 2002), ou récemment le gène codant pour le composé majeur de l'arôme du riz (Bradbury et al, 2005).

Les premiers QTLs de riz ont été clonés par Yano et al (2000) en partant d'un jeu de lignées de substitution. Ces QTLs contrôlaient la durée de cycle, un caractère facile à phénotyper. Mais la gamme des QTL clonés s'est rapidement élargie à des caractères plus complexes, comme le nombre de grains par panicule (Ashikari et al, 2005). Les QTLs clonés correspondent parfois à des mutations connues (cas du nombre de grains par panicule) et ces résultats semblent suggérer qu'une meilleure exploitation des ressources génétiques caractérisées pourrait être profitable.

Le séquençage des génomes

Du fait de la petite taille de son génome (389 Mb et 0.9 pg) et de la mise en évidence de la synténie entre génomes de céréales (Moore et al, 1995), le riz a été choisi comme plante modèle pour la génétique de ces espèces. Ce choix s'est traduit par une augmentation considérable des efforts de recherche sur le riz, avec, en particulier, un investissement important de la Fondation Rockefeller sur 15 ans (1985-2000).

Les développements très rapides de la génomique ont permis de séquencer complètement le génome de deux variétés complémentaires: d'abord Nipponbare, de type japonica, par la méthode clone par clone (IRGSP, 2005), puis 93-11, de type indica, par la méthode shot-gun (Yu et al, 2005). Monsanto et Syngenta ont également séquencé le génome de Nipponbare. Le nombre de gènes est estimé à 34.000 (pour 28.000 ADNc pleine longueur connus) avec très peu de différence en contenu en gènes entre indica et japonica mais des différences intergéniques massives (Yu et al, 2005). L'analyse des séquences révèle une ancienne duplication du génome entier (entre 53 et 96 Ma soit avant la divergence des céréales), de plus récentes duplications segmentales touchant les chromosomes 1 et 5, 2 et 4, 8 et 9, 11 et 12, et des duplications massives en tandem très récentes.

Ces séquences ont permis d'accéder directement aux gènes. Des programmes de génomique fonctionnelle, tel celui du Cirad conduit par E. Guiderdoni, se sont mis en place afin de déterminer leur fonction, inconnue dans plus de 60 % des cas (Hirochika et al, 2004).

L'accès à l'ensemble des gènes n'est qu'un préalable. Il faut ensuite déterminer les gènes pertinents dans le contexte agronomique visé par le biais d'études d'expression et, parmi ceux-ci, identifier ceux qui sont responsables de la variation phénotypique observée dans l'espèce. ll faut en analyser le polymorphisme et identifier les allèles favorables qui pourront être réunis par les sélectionneurs dans des variétés élites. Ces travaux sur la diversité fonctionnelle ont commencé chez le riz et devraient voir d'importants développements dans les années à venir.

Les défis du futur

Entre 1984 et 2004, les surfaces rizicoles ont augmenté de 6,0 %, la production de riz de 31 % et les rendements moyens de 19 %. Des progrès importants ont donc été obtenus compte tenu du niveau de départ déjà élevé des rendements en 1984 (3,25 t/ha). Mais l'effort ne peut être relâché. Accompagnant l'augmentation de population (un milliard tous les 14 ans), il est prévu une forte progression des besoins (+ 40 à 60 % dans les 25 années à venir), plus rapide que l’accroissement tendanciel de la production mondiale (Trébuil et Hossain, 2004).

La production va être limitée par les faibles possibilités d’extension des surfaces irrigables, et les aléas liés aux grands changements climatiques. Les augmentations de production devront se faire avec un respect accru de l'environnement (diminution de l'utilisation des engrais et des pesticides ; diminution de la production de méthane dans les rizières). La réduction des disponibilités en eau et l'augmentation de son prix due à la concurrence des usages non-agricoles est une tendance forte qui ne risque pas de s'inverser, ce qui devrait donner plus d'opportunités aux rizicultures économes en eau, au détriment de la riziculture irriguée. La main d'oeuvre agricole va se raréfier avec l'accès à des activités non agricoles plus rémunératrices et moins pénibles, contribuant à la disparition du repiquage au profit du semis direct. L'agriculture de subsistance va diminuer d'importance (Pingali, 1997) et la diversification de la demande en matière de qualité va se poursuivre

Il faudra donc, dans les 25 années à venir, augmenter la production de 1,5 % par an, en utilisant moins de terre, moins d'eau, moins de main d'oeuvre et moins d'intrants chimiques et en répondant aux exigences croissantes en matière de qualité du riz. L'amélioration variétale a donc encore un très grand rôle à jouer pour participer à l'atteinte de ces objectifs. Le potentiel de rendement des variétés cultivées devra augmenter que cela soit via la sélection généalogique classique, qui a montré une excellente efficacité par le passé, l'extension des riz hybrides, la vulgarisation de riz hybrides indica x japonica ou l'adoption du "new plant type". La stabilité des rendements des variétés de riziculture non irriguée, au travers notamment

d'une meilleure résistance aux stress hydriques (sécheresse ou inondation), devra être améliorée.

Bien qu'il faille se garder d'un optimisme excessif quant à la vitesse d'impact des progrès de la biologie moléculaire et de la génomique sur l'amélioration variétale, il est probable que les outils qui en sont issus, en particulier la sélection assistée par marqueurs portant sur des gènes clairement identifiés, faciliteront le travail des sélectionneurs.

Références citées dans le document

Ahmadi N, Albar L, Pressoir G, Fargette D, Ghesquière A (2001) Genetic basis and mapping of the resistance to Rice yellow mottle virus. III. Analysis of QTLs efficiency in introgressed progenies confirmed the hypothesis of complementary epistasis between two resistance QTLs. Theor Appl Genet

Ashikari M, Sakakibara H, Lin S, Yamamoto T, Takashi T, Nishimura A, Angeles ER, Qian Q, Kitano H, Matsuoka M (2005) Cytokinin oxidase regulates rice grain production. Science, 309:741-745

Barry MB, Pham J-L, Noyer J-L, Billot C, Courtois B, Ahmadi A (2007)Genetic diversity of the two cultivated rice species (*O. sativa* and *O. glaberrima*) in Maritime Guinea. Evidence of interspecific recombination. Euphytica (sous presse)

Bennett J, Bi XZ, Kathiresan, Khush GS (2000) Molecular tools for achieving synthetic apomixis in hybrid rice. In: Rice Genetics IV, IRRI, Los Baños, Philippines, p377-404

Bradbury, LMT, Fitzgerald TL, Henry RJ, Jin Q, Waters DLE (2005) The gene for fragrance in rice. Plant Biotechnology Journal, 3:363-370

Causse MA, Fulton TM, Cho YG, Ahn SN, Chunwongse J, Wu K, Xiao J, Yu Z, Ronald PC, Harrington SE, Second G, McCouch SR, Tanksley SD (1994) Saturated molecular map of the rice genome based on an interspecific backcross population. Genetics, 138:1251-1274

Champoux MC, Wang G, Sarkarung S, Mackill DJ, O'Toole JC, Huang N, McCouch S (1995) Locating genes associated with root morphology and drought avoidance in rice via linkage to molecular markers. Theor Appl Genet 90: 969-981

Chandraratna MF (1964) Genetics and breeding of rice. Longmans, London UK, 389p

Clément G, Poisson C (1986) Analyse des croisements intra et intergroupes chez *O. sativa*. Mémoires et Travaux de l'IRAT 8, 78 p.

Cotsaftis O, Guiderdoni E (2005) Enhancing gene targeting efficiency in higher plants: rice is on the move. Transgenic Res. 14: 1-14

Courtois B (1988) Les systèmes de culture du riz pluvial. Mémoires et Travaux de l'IRAT 16, 96p

Cuevas-Pérez FE, Guimarães EP, Berrio LE, Gonzáles DI (1992) Genetic base of irrigated rice in Latin America and the Caribbean, 1971 to 1989. Crop Sci 32:1054-1059

Glaszmann J-C (1987) Isozymes and classification of Asian rice varieties. Theor Appl Genet 74:21-30

Glaszmann J-C (1988) Geographic pattern of variation among Asian native cultivars (*Oryza sativa* L.) based on fifteen isozyme loci. Genome 30:782-792

Glazmann J-C, Grivet L, Courtois B, Noyer J-L, Luce C, Jacquot M, Albar L, Ghesquière A, Second G (1999) Le riz asiatique. In: Diversité génétique des plantes tropicales cultivées. Hamon P, Seguin M, Perrier X, Glaszmann J-C (eds), CIRAD, Montpellier, France, pp327-350

Glazier AM, Nadeau JH, Altman TJ (2002) Finding genes that underlie complex traits. Science 2987: 2345-2349

Guiderdoni E, Gallinato E, Luistro J, Vergara G (1992) Anther culture of tropical japonica x indica hybrids of rice. Euphytica 62:219-224

Guimarães EP, Chatel M (2005) Exploiting rice genetic resources through population improvement. In: Population improvement: a way of exploiting the rice genetic resources of Latin America. Guimarães EP (Ed), FAO, Rome

Harushima Y, Yano M, Shomura A, Sato M, Shimano T, Kuboki Y, Yamamoto T, Lin SY, Antonio BA, Parco A, Kajiya H, Huang N, Yamamoto K, Nagamura Y, Kurata N, Khush GS, Sasaki T (1998) A high-density rice genetic linkage map with 2275 markers using a single F2 population. Genetics, 148: 479-494

Hittalmani S, Parco A, Mew T, Zeigler RS, Huang N (2000) Fine mapping and marker-assisted pyramiding of major genes for blast resistance in rice. Theor Appl Genet 100:1025-1042

Huang N, McCouch S, Mew T, Parco A, Guiderdoni E (1994) Development of an RFLP map from a doubled haploid population in rice. Rice Genet Newsl 11: 134-137

International Rice Genome Sequencing Project (2005) The map-based sequence of the rice genome. Nature 436:793-800

International Rice Research Institute (2005) Wild rice taxonomy. http: // www.knowledgebank.irri.org / wildRiceTaxonomy

Jones MP, Dingkuhn M, Aluko GK, Semon M (1997) Interspecific *O. sativa* x *O. glaberrima* progenies in upland rice improvement. Euphytica 93:237-246

Khush GS (1987) Rice breeding: past, present, and future. J. Genet, 66 (3):195-216

Khush GS, Brar DS, Bennett J, Virmani SS (1994) Apomixis for rice improvement. In: apomixis: exploiting hybrid vigor in rice. Khush GS (Ed), IRRI p1-21

McCouch SR, Kochert G, ZH Yu, Wang ZY, Khush GS, Coffman WR, Tanksley SD (1988) Molecular mapping of rice chromosomes. Theor Appl Genet 76:815-829

Moore G, Devos KM, Wang Z, Gale MD (1995) Grasses line up and form a circle. Current Biology, 5:737-739

Peng S, Khush GS, Cassman KG (1994) Evolution of the new plant ideotype for increased yield potential. In: Breaking the yield barrier, Cassman KG Ed., IRRI, Los Baños, Philippines, p5-20

Peng S, Laza RC, Visperas RM, Sanico AL, Cassman KG, Khush GS (2000) Grain yield of rice cultivars and lines developed in the Philippines since 1966. Crop Science 40(2):307-314

Pingali P (1997) From subsistence to commercial production systems: the transformation of Asian agriculture. Am J Agric Econ 79:628-634.

Sasaki A, Ashihikari M, Uegachi-Tanaka M, Itoh H, Nishimura A, Swapan D, Ishiyama K, Saito T, Koyabashi M, Khush GS, Kitano H, Matsuoka M (2002) A mutant gibberellin synthesis gene in rice. Nature, 216:701

Second G (1985) Relations évolutives chez le genre *Oryza* et processus de domestication des riz. Thèse de Doctorat d'Etat, Université d'Orsay. 189 p.

Second G, Ghesquière A (1995) Cartographie des introgressions réciproques entre les sous-espèces indica et japonica de riz cultivé. In: Techniques et utilisation des marqueurs moléculaires. INRA, Paris, France, Les Colloques 72:83-93.

Shen L, Courtois B, McNally KL, Robin S, Li Z (2001) Evaluation of near-isogenic lines introgressed with QTLs for root depth through marker-aided selection. Theor Appl Genet, 103 (1):75-83

Singh K, Ishii T, Parco A, Huang N, Brar DS, Khush GS (1996) Centromere mapping and orientation of the molecular linkage map of rice (*Oryza sativa* L.)PNAS, 93: 6163-6168

Song WY, Wang GL, Chen LL, Kim HS, Pi LY, Holsten T, Gardner J, Wang B, Zhai WX, Zhu LH, Fauquet C, Ronald PC (1995) A receptor kinase-like protein encoded by the rice disease resistance gene, *Xa21*. Science, 270:1804-1806

Taillebois J (1983) Une nouvelle perspective pour la production de semences hybrides F_1: le transfert des caractères d'allogamie de l'espèce *O. longistaminata* A. Chev. à l'espèce *O. sativa* L. L'Agronomie Tropicale 38(4): 303-307

Taillebois J (1988) Brazil develops japonica CMS lines for upland rice. Hybrid Rice Newsletter 2(3):1

Tanksley SD, McCouch SR. 1997. Seed banks and molecular maps: unlocking genetic potential from the wild. Science 277:1063-1066

Trebuil G, Hossain M (2004) Le riz. Enjeux écologiques et économiques. Belin, Paris France. 265 p

Vitte C, Ishii T, Lamy F, Brar D, Panaud O (2004) Genomic paleontology provides evidence for two distinct origins of Asian rice. Mol Gen Genomics 272:504-511

Wang G-L, Mackill DJ, Bonman JM, McCouch SR, Champoux MC, Nelson RJ (1994) RFLP mapping of genes conferring complete and partial resistance to blast in a durably resistant rice cultivar. Genetics 136:1421-1434

Wang X, Sun C, Cai H, Zhang J (1999) Origin of the Chinese cultivated rice. Chinese Science Bulletin, 44(4):295-304

World Rice Statistics (2005) IRRI, Los Baños, Philippines, http:// www.irri.org/ science/ ricestat/

Xu Y (2002) Global view of QTL: rice as a model. In: Quantitative genetics, genomics and plant breeding, Kang MS (Ed) CAB International, p109-133

Yano M, Katayose Y, Ashikari M, Yamanouchi U, Monna L, Fuse T, Baba T, Yamamoto K, Umehara Y, Nagamura Y, Sasaki T (2000) *Hd1*, a major photoperiod sensitivity quantitative trait locus in rice, is closely related to the Arabidopsis flowering time gene *CONSTANS*. The Plant cell 12:2473-2484

Yu J, Wang J, Lin W, Li S, Li H et al (2005) The genomes of *Oryza sativa*: a history of duplications. PLoS Biol 3(2):e38