

Les riz

Michel Jacquot, Guy Clément, Alain Ghesquière,
Jean-Christophe Glaszmann,
Emmanuel Guiderdoni, Didier Tharreau

Les cultures de riz couvrent environ 150 millions d'hectares. Près de 90 % de ces surfaces se trouvent en Asie ; les 10 % restant se répartissent sur tous les autres continents.

Le riz est une plante de climats chauds, bien que sa culture s'étende jusqu'à des latitudes de 40° et même 50° nord, en Chine, et, en régions tropicales, jusqu'à des altitudes de 2 000 mètres, voire 2 500 mètres, au Népal. Le riz est, d'autre part, adapté à la culture aquatique, mais toutes les variétés peuvent croître sur un sol submergé ou sur un sol drainé, une variété donnée étant plus adaptée à l'une ou à l'autre de ces conditions de culture.

En fonction de l'alimentation hydrique, on distingue plusieurs types de riziculture (figure 1). Lorsqu'il y a submersion, la riziculture est dite irriguée s'il y a contrôle de l'eau et inondée dans le cas contraire. Lorsqu'il n'y a pas submersion pendant la culture et qu'il existe une nappe phréatique proche de la surface du sol, la riziculture est dite pluviale sur nappe ; si cette nappe phréatique est absente, on parlera de culture pluviale stricte — les conditions de culture du riz dans ce dernier cas sont similaires à celles des autres céréales. La culture irriguée représente 55 % des surfaces rizicoles dans le monde, la culture inondée, 33 % et la culture pluviale, 12 %. La répartition des types de riziculture diffère selon les régions : 90 % des surfaces rizicoles sont submergées pendant la culture en Asie, contre seulement 40 % en Amérique latine et en Afrique de l'Ouest.

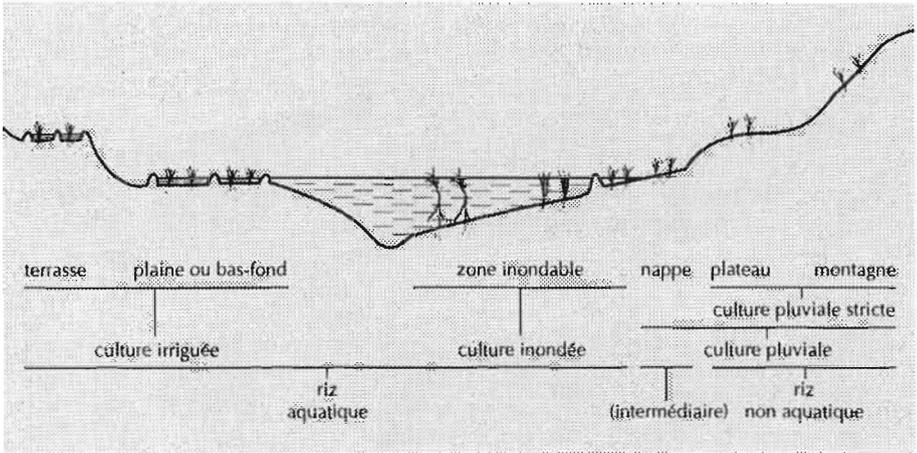


Figure 1. Types de riziculture en fonction de l'alimentation hydrique.

Il est vraisemblable que, dès la domestication de la plante, la riziculture s'est développée là où le sol est naturellement fertile et peu envahi par les adventices : d'une part en zone inondable, d'autre part en zone de forêt après défriche. Dans beaucoup de régions tropicales, la riziculture inondée et la riziculture pluviale sur défriche de forêt sont encore aujourd'hui pratiquées dans des systèmes de culture extensifs sans intrants ou avec peu d'intrants. Les systèmes de culture se sont toutefois largement diversifiés et intensifiés grâce à la sélection progressive des variétés et à l'évolution des techniques de culture, en particulier la maîtrise de l'eau, la fertilisation, la lutte contre les adventices et la mécanisation. La riziculture inondée reste fréquente le long des fleuves dont les crues sont plus ou moins fortes. La riziculture dite flottante est un cas particulier de riziculture inondée que l'on rencontre dans les zones où les crues atteignent 4 à 5 mètres, les tiges de riz s'allongent alors en conséquence. En revanche, la riziculture irriguée intensive s'est fortement développée dans les plaines, sur des terrasses aménagées au flanc des collines ainsi qu'au voisinage de la mer, quand il est possible de dessaler les terres pendant la saison de culture (planche XXII, 1). La riziculture pluviale a elle aussi évolué. Aux systèmes de culture itinérants sur défriche de forêt, devenus de moins en moins compatibles avec l'augmentation de la pression démographique, se sont substitués de nouveaux systèmes de culture : culture en ouverture de pâturage, culture intercalaire pendant les premières années qui suivent des plantations d'arbres, systèmes de culture fixés, où le riz pluvial entre en rotation avec d'autres plantes annuelles. Cette diversité des modes de culture permet des adaptations en fonction des conditions socio-économiques de la production (POISSON, 1996).

Deux espèces de riz sont cultivées. L'une, *Oryza sativa* L., originaire d'Asie, a aujourd'hui une aire de répartition mondiale. L'autre, *O. glaberrima* Steud., originaire d'Afrique de l'Ouest, est demeurée restreinte à cette région. Ces

deux espèces se distinguent nettement l'une de l'autre par quelques caractères morphologiques, comme la forme du grain, la morphologie de la plantule, la ramification de la panicule et, surtout, la forme de la ligule. Cette languette que les feuilles des poacées portent à la jonction du limbe et de la gaine est pointue chez *O. sativa*, courte et tronquée chez *O. glaberrima*.

Les rendements du riz sont généralement donnés en poids de grains paddy — grains non décortiqués, avec leurs glumes et leurs glumelles. Le décortiquage donne le riz cargo, ou riz complet. Le riz blanchi — auquel on a retiré le péricarpe et le germe — est le riz habituellement utilisé pour la consommation. Un kilo de riz paddy donne environ 650 grammes de riz blanchi (grains entiers et brisures).

Les rendements varient selon les conditions de culture : de 1 à 10 tonnes par hectare en culture avec submersion, de 1 à 5 tonnes par hectare en riziculture pluviale. Ces rendements concernent l'espèce asiatique. Ceux de l'espèce africaine, qui a été peu soumise à la sélection variétale, dépassent rarement 3 tonnes par hectare. La production mondiale étant de 550 millions de tonnes de paddy, le rendement moyen est de l'ordre de 3,5 tonnes par hectare.

La plus grande partie du riz récolté est consommée localement. Les échanges commerciaux internationaux portent sur moins de 5 % de la production. Les principaux pays exportateurs sont la Thaïlande et les Etats-Unis. Les pays importateurs se situent surtout en Afrique subsaharienne et au Moyen-Orient.

Pour plus de la moitié de la population mondiale, le riz constitue l'aliment de base. La consommation annuelle de riz blanchi par habitant varie selon les régions : elle est d'environ 200 kilos en Myanmar, de 100 kilos en Chine, de 50 kilos au Brésil et de 5 kilos en France. D'autre part, chaque région a ses préférences de qualité en termes de forme, de comportement à la cuisson et de parfum du grain, ainsi que ses méthodes de préparation culinaire. Une partie des grains récoltés est transformée en pâtes, gâteaux et autres produits ou utilisée pour la production de boissons alcoolisées.

Les sous-produits du blanchiment — le son et les germes — sont utilisés comme nourriture pour le bétail ou pour l'extraction de vitamines à usage pharmaceutique. Les sous-produits du décortiquage — les balles — sont employés pour la fabrication de matériaux de construction, en tant que combustible ou encore comme source de silice à des fins industrielles. Les pailles de riz, lorsqu'elles ne sont pas brûlées ou enfouies, servent de complément fourrager et de litière pour le bétail ou de substrat pour la production de champignons comestibles.

Chaque pays rizicole a son propre dispositif de recherche. Les recherches conduites dans certains pays ont eu dans le passé ou ont aujourd'hui encore un impact non seulement national, mais aussi régional ou international ; c'est le cas des Etats-Unis, du Japon, de la Chine, de l'Inde, du Brésil, de l'Italie...

Quatre centres du Groupe consultatif pour la recherche agronomique internationale (GCRAI) sont mandatés pour mener des recherches sur le riz : l'IRRI

(International Rice Research Institute) aux Philippines, à l'échelle mondiale et plus spécialement pour l'Asie, le CIAT (Centro Internacional de Agricultura Tropical) en Colombie, pour l'Amérique latine, l'ADRAO (Association pour le développement de la riziculture en Afrique de l'Ouest) en Côte d'Ivoire, pour l'Afrique de l'Ouest, et l'IPGRI (International Plant Genetic Resources Institute), dans le domaine des ressources génétiques. De son côté, la FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations) joue un rôle incitatif pour la recherche rizicole.

Pour sa part, la France mobilise pour l'amélioration variétale du riz une trentaine de chercheurs, principalement du CIRAD et de l'ORSTOM. Cette recherche a un double objectif. A l'échelle nationale, elle intéresse la riziculture irriguée en Camargue (25 000 hectares), où le Centre français du riz (CFR) assure un rôle de coordination, et la riziculture en Guyane (3 500 hectares portant deux cultures par an). Sur le plan international, elle s'inscrit dans le cadre d'accords de coopération avec des pays tropicaux d'Afrique, d'Amérique latine et d'Asie et avec les centres internationaux de recherche agronomique, ainsi que dans le cadre de réseaux comme le réseau de recherche pour le riz sous climat méditerranéen créé par la FAO.

L'organisation évolutive

Les classifications des riz et les hypothèses quant aux origines des riz cultivés ont été nombreuses au cours de ce siècle. Les connaissances acquises ont fourni les bases de révisions et de clarifications réalisées grâce aux outils modernes.

La diversité des formes cultivées

Les variétés de riz présentent une grande diversité. Afin de structurer cette diversité, les généticiens ont utilisé les caractères morphologiques, observé le comportement en croisement, analysé les distances génétiques. Ces travaux ont été entrepris à partir de 1920 par des chercheurs japonais. Ils ont été poursuivis dans les années 60 par l'IRRI, puis dans les années 80 par des chercheurs du CIRAD et de l'ORSTOM. Les résultats de ces travaux s'avèrent très importants pour une conduite raisonnée des programmes de sélection variétale.

LA BIOLOGIE DE LA PLANTE

La mise en place de la culture s'effectue par semis direct ou par repiquage de plants issus de pépinière. Le repiquage, technique réservée aux sols submergés, permet une installation plus hâtive de la culture et facilite le désherbage, mais il est coûteux et provoque un stress dans la plante, c'est pourquoi il est de moins en moins pratiqué.

Le tallage du riz est modéré à abondant selon les variétés. La hauteur de la plante, maximale peu après l'épiaison, est d'environ 1,4 mètre chez les variétés traditionnelles. Pour les variétés modernes, elle est voisine de 0,9 mètre en culture irriguée et de 1,2 mètre en culture pluviale. Le riz est une plante de jours courts. Beaucoup de variétés traditionnelles de riziculture inondée — et aussi, s'il s'agit de l'espèce africaine, de riziculture pluviale — sont sensibles à très sensibles à la photopériode. Les variétés modernes sont en général insensibles ou peu sensibles à la photopériode. La durée entre l'initiation florale et l'épiaison et la durée de l'épiaison à la maturité sont presque constantes d'une variété à l'autre dans un lieu donné : chacune est d'environ 30 jours sous climat tropical et de 45 jours sous climat méditerranéen. Les variétés insensibles à la photopériode ont une période végétative de base précédant l'initiation paniculaire plus ou moins longue : la durée totale de leur cycle varie ainsi, sous climat tropical, d'environ 90 jours pour les variétés précoces à 150 jours pour les variétés tardives.

L'inflorescence est une panicule dont les ultimes ramifications, les pédicelles, portent des épillets (planche XXII, 2). Un épillet porte trois fleurs dont deux avortent. Celle qui reste, fertile, comporte deux glumes courtes, deux glumelles formant un habitacle fermé pour le caryopse, un pistil avec deux stigmates plumeux et six étamines. La glumelle inférieure peut porter une barbe plus ou moins longue. Le péricarpe du caryopse est incolore ou coloré (rouge mais aussi ambré, noir...). Les feuilles et les glumelles sont pileuses ou glabres.

Les riz cultivés sont diploïdes, avec $2n = 24$ chromosomes. Ils sont autogames, mais des allofécondations naturelles peuvent se produire.

LES TYPES MORPHOLOGIQUES

Les collectes de riz dans les régions de culture ont permis d'estimer à environ 100 000 le nombre de variétés cultivées — une grande partie d'entre elles est conservée à l'IRRI et dans les collections nationales. Ce nombre traduit une forte diversité morphogénétique. Ces variétés peuvent en fait être classées selon quelques grands types sur la base de l'association de caractères.

Ainsi, chez *O. sativa*, on reconnaît trois grands types morphologiques (MATSUO, 1952; CHANG et BARDENAS, 1965; JACQUOT et ARNAUD, 1979; planche XXII, 3).

Le type *indica* se caractérise par un tallage fort, des feuilles étroites, des racines fines et un grain effilé. Les variétés de ce type sont celles de culture aquatique dans les régions tropicales de basse altitude (inférieure à 1 200 mètres).

Le type *japonica* se distingue par un tallage moyen, des feuilles étroites, des racines fines et un grain arrondi. Ce type est celui des variétés de culture aquatique en régions tempérées et en régions tropicales d'altitude élevée.

Le type *javanica* se définit par un tallage faible, des feuilles larges, des racines épaisses et profondes et un grain long et large. Il s'agit des variétés de culture pluviale en régions tropicales et aussi des variétés de culture aquatique aux Etats-Unis.

On reconnaît aussi parmi les variétés d'*O. glaberrima* une adaptation écologique à la riziculture inondée ou à la riziculture pluviale, mais la distinction morphologique est moins nette que chez l'espèce asiatique (BEZANÇON, 1993).

LES GROUPES GÉNÉTIQUES

Le comportement en croisement confirme, en partie, la classification morphologique (OKA, 1958). Les descendance de croisement entre *O. sativa* et *O. glaberrima* sont stériles ; les croisements de retour sont toutefois possibles. Au sein de l'espèce *O. sativa*, les variétés d'un même type s'intercroisent aisément. Les descendance de croisement entre des variétés du type *indica* et des variétés des types *japonica* ou *javanica* présentent fréquemment des stérilités partielles, des déficits de recombinaison et des retours vers les types parentaux. En revanche, les descendance de croisement entre des variétés du type *japonica* et des variétés du type *javanica* se recombinaient plus aisément.

Les analyses par isoenzymes ont apporté une clarification, confirmée par les analyses au moyen de marqueurs moléculaires (SECOND, 1982 ; GLASZMANN, 1987 ; figure 2).

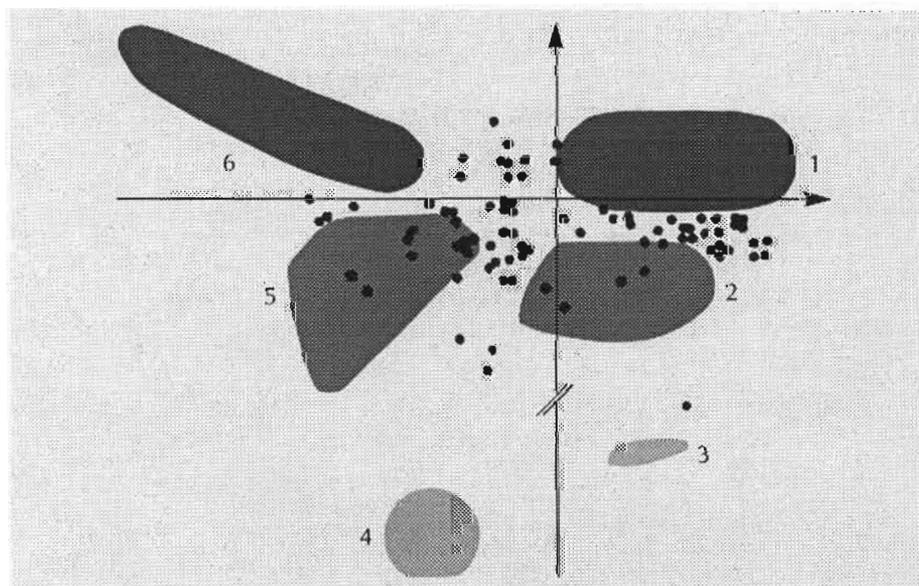


Figure 2. Représentation selon le premier plan de l'analyse factorielle de correspondances, appliquée à la variation isoenzymatique, de 1 688 variétés de riz représentatives de l'espèce asiatique *O. sativa*, d'après GLASZMANN (1987).

Groupe 1 : la plupart des variétés *indica* (900) ; groupe 2 : les variétés *Aus* et *Boro d'Inde* (124) ; groupes 3 et 4 : des variétés flottantes du Bangladesh (6 et 11) ; groupe 5 : les variétés *Basmati* et *Sadri* du Pakistan et d'Iran (106) ; groupe 6 : les variétés *japonica* et *javanica* (451). Les points isolés correspondent à 90 variétés en position intermédiaire.

O. sativa comprend deux groupes principaux : le groupe *indica*, qui rassemble la majorité des variétés de type morphologique *indica*, et le groupe *japonica* « au sens large », qui comprend la plupart des variétés des types morphologiques *japonica* et *javanica*, que l'on tend ainsi à dénommer *japonica* tempéré, pour le premier, et *japonica* tropical, pour le second.

Certaines variétés de type morphologique *indica* forment des groupes à part. Ainsi, les variétés Aus de l'Inde sont proches du groupe génétique *indica* et les variétés Basmati du Pakistan du groupe *japonica*.

L'espèce *O. glaberrima* se distingue nettement de l'espèce *O. sativa*, tout en présentant une richesse allélique plus faible.

Les deux formes que l'on peut considérer comme les plus ancestrales des groupes *O. sativa indica* et *O. sativa japonica* et l'espèce *O. glaberrima* sont génétiquement à peu près équidistantes.

Le genre *Oryza* et l'origine des formes cultivées

LE GENRE *ORYZA*

La classification du genre *Oryza* établie par TATEOKA (1963) identifiait 22 espèces de riz. Les travaux de taxonomie expérimentale et les observations écologiques (SECOND, 1985, pour revue) permettent de considérer dans ce genre quatre groupes d'espèces — *Sativa*, *Latifolia*, *Meyeriana* et *Ridleyi* — et deux espèces isolées, *O. brachyantha* et *O. schlechteri*. Les groupes *Sativa* et *Latifolia* ont une distribution pantropicale et constituent les *Eu-Oryza*. Entre ces deux groupes d'espèces, il est possible d'obtenir des hybrides artificiels. Ceux-ci ont permis d'identifier des génomes différents à partir des appariements chromosomiques observés en F_1 (NAYAR, 1973) : le génome A pour le groupe *Sativa*, dont les espèces sont toutes diploïdes ($2n = 24$) et qui comprend les deux espèces cultivées, *O. sativa* et *O. glaberrima*; les génomes B, C, D et E pour le groupe *Latifolia*, qui rassemble des espèces diploïdes ($2n = 24$) ainsi que des espèces tétraploïdes BBCC et CCDD ($2n = 48$).

Le groupe *Latifolia* comprend des espèces autogames, généralement pérennes et plutôt ombrophiles. Elles se rencontrent le plus souvent dans les zones inondées ou forestières sous forme de petites populations. *O. punctata* est une espèce africaine avec des formes diploïdes (génome BB) et d'autres tétraploïdes (génome BBCC). *O. officinalis* (génome CC) constitue une espèce complexe très largement représentée en Asie et en Chine du Sud. L'espèce *O. minuta* (génome BBCC) est limitée aux Philippines. L'espèce *O. eichingeri* (génome CC) est présente en Afrique de l'Est. *O. australiensis* (génome EE) est le seul représentant du groupe en Australie : il s'agit d'une forme annuelle dont l'analyse par marqueurs a justifié l'inclusion dans ce groupe multispécifique. Enfin, plusieurs espèces tétraploïdes de génome CCDD — *O. grandiglumis*, *O. alta*, *O. latifolia* — sont présentes en Amérique du Sud. L'existence hypothétique

d'un génome DD à l'état diploïde et l'origine sud-américaine des formes tétraploïdes CCDD restent encore à préciser.

Les espèces sauvages du groupe *Sativa* se rencontrent plutôt dans les zones de savane, où elles peuvent former des populations importantes, mais aussi dans les rizières comme adventices. L'espèce sauvage *O. rufipogon* correspond typiquement à une espèce complexe avec différentes formes biologiques et géographiques. En Asie, en Amérique et en Australie, un continuum de formes, des annuelles autogames jusqu'aux pérennes allogames, constitue l'axe principal de différenciation morphologique (MORISHIMA *et al.*, 1984). A l'inverse, en Afrique, on trouve deux formes extrêmes de ce continuum qui correspondent au concept biologique d'espèce : *O. breviligulata*, espèce annuelle et autogame, et *O. longistaminata*, espèce pérenne et allogame.

L'utilisation de marqueurs génétiques neutres éclaire les relations phylogénétiques entre les différentes espèces des groupes *Sativa* et *Latifolia* (DALLY et SECOND, 1990 ; WANG *et al.*, 1991 ; SECOND et WANG, 1992). La confrontation des données génétiques de divergence avec les données paléoclimatiques permet d'envisager les voies possibles de migration, dans le temps et dans l'espace, qui ont conduit à la distribution pantropicale actuelle des espèces (SECOND, 1985).

A partir d'une origine asiatique de l'ancêtre du genre *Oryza*, une évolution remarquablement parallèle est observée entre les génomes, pour le groupe *Latifolia*, et entre les espèces, pour le groupe *Sativa*, en fonction des mêmes barrières géographiques ou climatiques : migration et isolement d'*O. australiensis* et de la forme océanienne d'*O. rufipogon* sur le continent australien ; migration en Afrique des formes à l'origine du génome BB (*O. punctata*) et des formes à l'origine des espèces *O. breviligulata* et *O. longistaminata* ; divergence des formes chinoises et des formes non chinoises d'*O. rufipogon* asiatique liée à la barrière himalayenne ; divergence probablement similaire de formes d'*O. officinalis*. En Afrique, ce sont les modifications climatiques entraînant des migrations différentielles dans le temps des formes sauvages originelles, associées aux adaptations écologiques plus strictes, qui expliquent la compartimentation plus forte entre les formes autogames (*O. breviligulata*) et les formes allogames (*O. longistaminata*). Ainsi, les formes annuelles africaines n'ont pas évolué à partir des formes pérennes africaines mais trouvent leur origine dans de nouvelles introductions en provenance d'Asie. La présence des riz sauvages en Amérique tropicale serait récente à l'échelle de l'évolution.

LA DOMESTICATION DES RIZ

Selon les données fournies par les marqueurs isoenzymatiques, la domestication du riz cultivé asiatique s'est effectuée à partir de deux lignées divergentes d'*O. rufipogon*, en Chine du Nord et en Asie du Sud (figure 3). Si les éléments archéologiques ne manquent pas pour attester la présence de riz

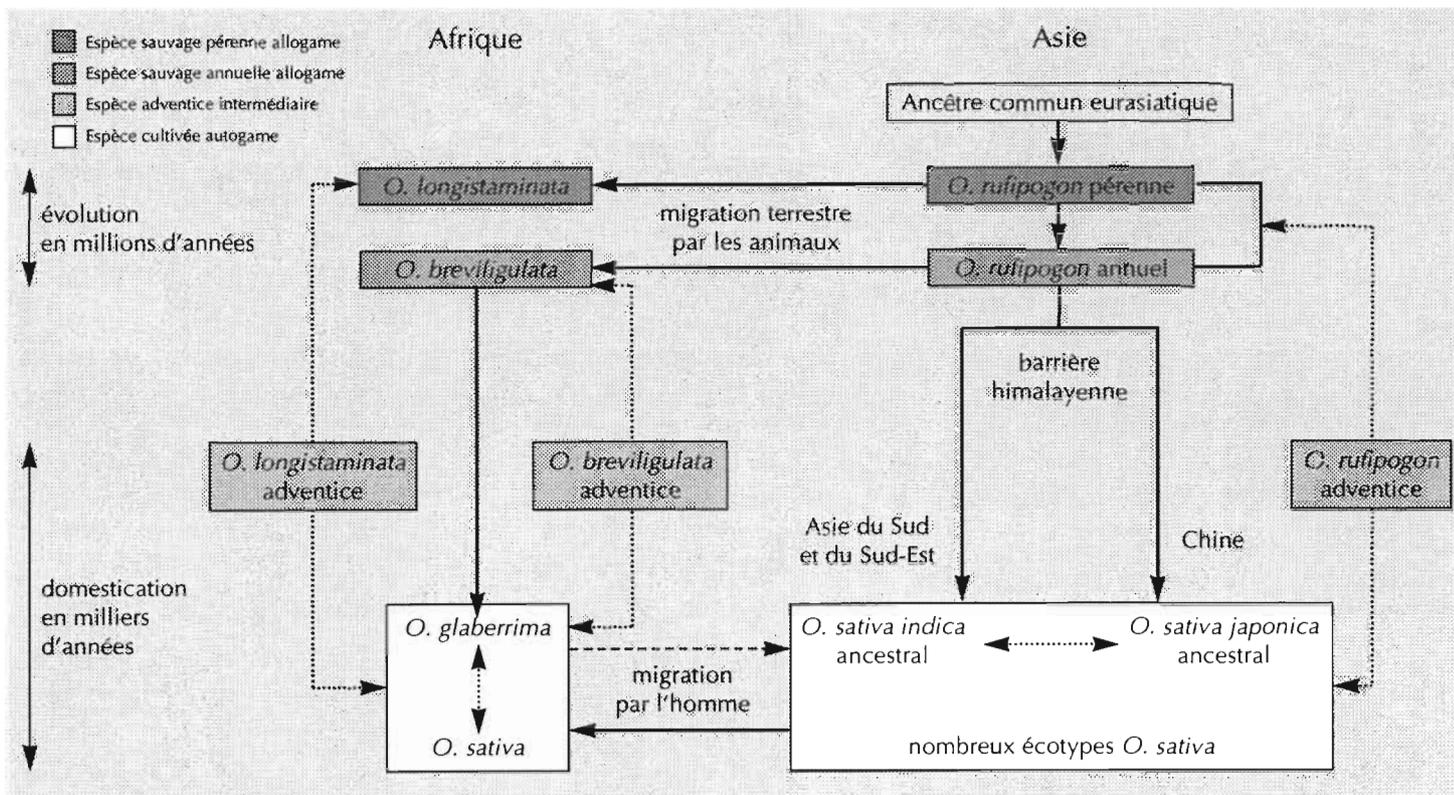


Figure 3. Relations phylogénétiques des deux espèces de riz cultivé, d'après SECOND (1986). Les flèches simples (→) indiquent une descendance directe ; les flèches doubles (↔) indiquent l'introgression par hybridation et rétrocroisements, qui semble exister entre toutes les formes ou espèces sympatriques, sauf, peut-être, entre *O. longistaminata* et *O. breviligulata*, deux espèces séparées par des barrières reproductives particulièrement développées.

cultivé en Chine il y a au moins 6 000 ans, ils sont en revanche plus rares ou beaucoup plus récents en Asie du Sud et en Inde. Néanmoins, la présence de formes annuelles typiques d'*O. rufipogon* dans l'ouest de l'Inde permet d'y situer aussi un centre de domestication. Ce schéma peut rendre compte de la très forte structuration de la diversité génétique d'*O. sativa* en deux groupes variétaux, *indica* et *japonica*, analogues à des sous-espèces (SECOND et GHESQUIERE, 1995). Les deux domestications indépendantes du riz cultivé asiatique associées aux introgressions réciproques entre formes cultivées ou entre formes cultivées et formes sauvages à la suite de la migration des variétés sont vraisemblablement à l'origine de la très grande diversité génétique d'*O. sativa*.

L'analyse des marqueurs isoenzymatiques a également permis de préciser l'origine de l'espèce cultivée africaine *O. glaberrima* : cette espèce est sans ambiguïté issue de la domestication de l'espèce sauvage *O. breviligulata* (figure 3). La domestication d'*O. glaberrima* se situerait en Afrique de l'Ouest, où l'on observe des zones de diversification génétique — ancien delta du Niger au Mali, Guinée, sud du Sénégal.

LA DISPERSION GÉOGRAPHIQUE

La culture du riz d'origine asiatique s'est progressivement répandue en Asie, pour atteindre le Japon, les Philippines et l'Indonésie il y a environ 3 000 ans. Elle a gagné le Moyen-Orient avant notre ère et l'Égypte vers le v^e siècle. Elle est attestée dans le sud de l'Europe vers le xv^e siècle et dans le sud de la Russie au xviii^e siècle. Elle a été introduite en Amérique tropicale vers le xvi^e siècle et aux États-Unis au xvii^e siècle (ARRAUDEAU, à paraître, pour revue). Madagascar a connu, au cours des premiers siècles de notre ère, plusieurs vagues d'introduction de riz par des immigrants qui venaient directement d'Indonésie ou qui avaient transité par l'Inde.

La culture d'*O. glaberrima* s'est étendue en Afrique subsaharienne (PORTERES, 1950). Puis, à partir du xvi^e siècle, des riz de l'espèce *O. sativa* ont été introduits le long des côtes de l'Afrique de l'Est et de l'Afrique de l'Ouest par les navigateurs et se sont propagés dans toute l'Afrique tropicale. Aujourd'hui, l'espèce africaine est encore cultivée dans des systèmes de production traditionnels, mais elle est de plus en plus supplantée par l'espèce asiatique.

LES FLUX DE GÈNES

A l'intérieur de l'ensemble des *Eu-Oryza*, tous les croisements interspécifiques ou intersubspécifiques sont réalisables, grâce éventuellement au sauvetage d'embryons par la culture *in vitro*. Ils peuvent être suivis de rétrocroisements en vue de l'introgression de caractères d'intérêt agronomique. Il n'en va pas de même dans les processus naturels, où les barrières reproductives sont plus ou moins efficaces selon les cas. Aucun hybride naturel entre des représentants des groupes *Sativa* et *Latifolia* n'a été observé.

Dans le groupe *Sativa*, l'espèce *O. longistaminata* est la moins compatible avec les autres espèces, l'albumen des embryons hybrides se détériorant plus ou moins rapidement sous l'effet de deux gènes létaux complémentaires (CHU et OKA, 1970; GHESQUIERE, 1988).

Les hybridations avec *O. rufipogon* ont joué un rôle important dans l'acquisition d'une forte diversité génétique chez *O. sativa*. Ces hybridations expliquent sans doute aussi les formes intermédiaires annuelles-pérennes d'*O. rufipogon* que l'on trouve aujourd'hui en condition d'adventices en Asie. En Afrique, les formes adventices d'*O. breviligulata* introgressées d'*O. glaberrima* — il n'y a pas ou peu de restriction aux flux de gènes entre ces deux espèces malgré une occasionnelle faiblesse des plantes hybrides F₁ (CHU et OKA, 1972; BEZANÇON, 1993) — se distinguent des formes véritablement sauvages d'*O. breviligulata*, qui ne se rencontrent que dans des mares temporaires éloignées des zones de culture.

En revanche, entre *O. sativa* et *O. glaberrima* les introgressions sont extrêmement limitées bien que les deux espèces cultivées se trouvent très souvent en situation sympatrique en Afrique de l'Ouest. Il n'y a pas de preuves que des échanges génétiques importants aient eu lieu entre les deux espèces depuis l'introduction d'*O. sativa* en Afrique. Des gènes de stérilité avec des interactions de nature sporogamétophytique semblent être le plus souvent à l'origine de cette situation (SANO, 1985; PHAM et BOUGEROL, 1989; SANO *et al.*, 1994; GHESQUIERE *et al.*, 1997b).

Chez *O. sativa*, il existe aussi des barrières reproductives entre les groupes *indica* et *japonica* et différents modèles génétiques ont été proposés pour rendre compte de la stérilité pollinique : gènes complémentaires gamétophytiques, sporogamétophytiques ou sporophytiques (OKA, 1974, pour revue).

L'amélioration variétale

Les sélectionneurs du riz utilisent aujourd'hui une large gamme de méthodes d'amélioration variétale. Certaines d'entre elles se révèlent toutefois plus facilement applicables au groupe génétique *indica*, d'autres au groupe génétique *japonica* de l'espèce *O. sativa*. D'autre part, le riz présente à plusieurs titres les caractéristiques d'une plante modèle pour d'autres plantes de la famille des poacées.

Les types variétaux

Les variétés traditionnelles de riz sont des populations relativement homogènes — pour le type de plante, la durée du cycle de culture et les caractéristiques du

grain — constituées de plantes pour la plupart homozygotes. L'agriculteur retient, dans sa récolte, les panicules les plus conformes à sa variété et les plus belles.

Les variétés sélectionnées et diffusées sont généralement des lignées pures. Leurs avantages résident dans la conservation plus aisée de leur identité au cours du temps et dans l'homogénéité du produit de récolte.

Les hybrides F_1 ont été développés en Chine à partir des années 70 à la suite de la découverte de systèmes de stérilité mâle génocytoplasmique, ce qui a conduit à des formules à trois lignées — la lignée mâle stérile, sa lignée mainteneuse et la lignée restauratrice de la fertilité. Des systèmes de stérilité mâle induite soit par des jours longs, soit par des températures élevées sont aussi utilisés. Les formules sont alors à deux lignées et la production de semences doit être réalisée dans un environnement favorable à l'expression de la stérilité, à l'inverse de l'environnement de culture.

Les variétés hybrides F_1 sont réservées à des agricultures organisées et maîtrisées — aux cultures irriguées, en particulier. Les variétés lignées pures s'adressent en revanche à des systèmes de culture diversifiés quant aux conditions d'alimentation hydrique et au niveau d'intensification.

On distingue aussi les variétés selon la destination des grains : utilisation locale (plats régionaux), commerce international (avantages accordés aux grains longs et fins, avec une bonne tenue à la cuisson, et aux riz aromatiques), aptitude à la transformation (étuvage, précuisson...).

Les objectifs de sélection

Les principaux objectifs de sélection sont mentionnés dans le tableau 1. L'un des objectifs prioritaires est l'adaptation de la plante au régime d'alimentation hydrique de la culture. Les recherches dans ce domaine de la physiologie du riz (PUARD *et al.*, 1989) méritent d'être approfondies pour réduire la part d'empirisme dans la démarche du sélectionneur à cet égard. Une résistance variétale durable aux agressions parasitaires, nombreuses chez le riz, est également un objectif majeur. Les qualités culinaires du grain sont également déterminantes. Elles sont estimées d'après le taux d'amylose du grain blanchi, l'un des constituants, avec l'amylopectine, de l'amidon du riz. Ce taux varie de 10 à 30 % selon les variétés. On recherche en général un taux d'amylose compris entre 20 et 25 %, sauf dans le cas particulier des grains glutineux (gluant ou *waxy*), où le grain est dépourvu d'amylose (JACQUOT *et al.*, 1992).

L'expérience du passé

L'amélioration de la productivité a d'abord été obtenue progressivement en régions tempérées, à partir des années 30. Dans le nord de l'Asie (Japon, Chine du Nord...) et du bassin méditerranéen (Italie, France...), la sélection a été

Tableau 1. Objectifs de sélection.

Objectifs de sélection	Critères correspondants
Adaptation au milieu physique	
• Eau	En culture aquatique : tolérance à la submersion, cycle cultural adapté au régime hydrique, pouvoir oxydant de la rhizosphère (transfert passif de l'oxygène des parties aériennes vers les racines), et, selon le type de riziculture, tolérance à une forte submersion ou aptitude à l'élongation rapide et forte des tiges En culture pluviale : tolérance à des périodes de sécheresse, cycle cultural adapté à la saison des pluies, système racinaire à croissance rapide et en profondeur
• Température	Résistance aux températures extrêmes, au froid en particulier
Résistance aux agressions parasitaires	
• Maladies cryptogamiques	Résistance à la pyriculariose (<i>Magnaporthe grisea</i>), à la pourriture des gaines (<i>Sarocladium oryzae</i>)...
• Maladies bactériennes	Résistance au flétrissement bactérien (<i>Xanthomonas oryzae</i>), à la pourriture brune des gaines (<i>Pseudomonas fuscovaginae</i>)...
• Maladies virales	Résistance au tungro en Asie, à la hoja blanca en Amérique latine, à la panachure jaune en Afrique et à Madagascar...
• Insectes	Résistance aux foreurs de tiges (<i>Chilo</i> sp., etc.) et aux insectes des stocks
Aptitude culturale	
• Culture	Installation rapide de la plante, au niveau racinaire et pour la couverture du sol Résistance à la verse Réponse à la fertilisation Maturité groupée Résistance moyenne à l'égrenage
• Productivité	
• Stabilité du rendement	
Qualité du grain	
• Usinage	Rendement au décorticage, au blanchiment, en grains entiers Aptitude à l'étuvage
• Morphologie	Format du grain, translucidité Cas particuliers des riz glutineux et des riz à péricarpe rouge
• Qualité culinaire	Tenue à la cuisson, fermeté, gonflement Saveur, arôme

conduite dans le type *japonica* tempéré. Aux Etats-Unis, des croisements ont été réalisés entre des variétés du type *japonica* tropical et des variétés du type *japonica* tempéré, puis la sélection a porté sur l'amélioration des qualités du grain, en particulier sa longueur et sa finesse. La possibilité de sélectionner des variétés à grain long et fin dans le matériel génétique *japonica* a aussi été exploitée avec succès à partir des années 80 dans les pays à climat méditerranéen — Italie, France, mais aussi Australie, Chili... Le terme « Indica » utilisé pour désigner ce type de grain dans les normes commerciales européennes est donc malencontreux ! Les variétés des régions tempérées ont aujourd'hui une taille d'environ 0,9 à 1 mètre et des rendements potentiels de 10 à 15 tonnes par hectare.

Dans les régions tropicales, l'évolution des variétés a été différente. En culture aquatique, les variétés traditionnelles, de type *indica*, ont une taille de 1,4 mètre. Elles sont dans leur majorité photosensibles et ont un potentiel de rendement limité à environ 5 tonnes par hectare. Après la seconde guerre mondiale, la pression démographique en Asie commandait des variétés productives et aptes à la double culture annuelle. La solution est venue de l'exploitation par l'IRRI, au début des années 60, d'un mutant naturel demi-nain — de 0,8 à 0,9 mètre — du type *indica*, dont l'intérêt venait d'être démontré à Taïwan. Elle a abouti à la création de variétés demi-naines, dont la première a été IR8. Ces variétés ont un potentiel de rendement de 10 tonnes par hectare. Elles ont été par la suite améliorées pour leur résistance aux agressions parasitaires, leur précocité et les qualités de leur grain. Elles ont été à la base de la révolution verte dans les régions tropicales.

On a également tenté d'exploiter la variabilité offerte par les croisements intergroupes, avec des résultats variables. En Asie, dans les années 50, un programme visant à associer les caractères d'adaptation des variétés *indica* et les caractères de productivité des variétés *japonica* tempéré n'a pas abouti aux recombinaisons espérées. D'autres programmes, fondés sur des croisements entre *indica* et *japonica*, ont débouché sur du matériel végétal original et intéressant. Ainsi, à Taïwan, les variétés Ponlaï, obtenues de croisements entre *indica* et *japonica* tempéré suivis de rétrocroisements sur *japonica* tempéré, ont exprimé un potentiel de rendement de plus de 10 tonnes par hectare. De telles variétés *japonica* Ponlaï ont été croisées à Madagascar avec des variétés *indica* locales (ARRAUDEAU, 1975). Au Surinam, des variétés réputées pour la longueur et la qualité de leur grain ont été obtenues de croisements mettant en jeu une large base génétique formée de matériel *indica*, *japonica* tempéré et *japonica* tropical, avec retour sur *indica*. La complexité de leur origine confère à ces variétés une bonne compatibilité hybride avec les divers *japonica*. Cette aptitude à donner des hybrides fertiles dans les croisements intergroupes a aussi été mise en évidence dans de nombreuses variétés des types *japonica* tropical et Aus, qualifiées ainsi de variétés à large compatibilité (IKEHASHI et ARAKI, 1984).

Dans les régions tropicales, pour les variétés traditionnelles *japonica* tropical de culture pluviale, la situation était à peu près la même que celle des variétés

traditionnelles *indica* de culture aquatique : leur taille était élevée et leur potentiel de rendement se limitait à 3 tonnes par hectare. Des solutions ont été apportées par l'IRAT (Institut de recherches agronomiques tropicales et des cultures vivrières, actuellement intégré au CIRAD) dans les années 70, à partir de croisements entre *japonica* tropical et *japonica* tempéré et surtout par mutagenèse induite sur des variétés traditionnelles de riz pluvial (JACQUOT, 1975). Les mutants, tel IRAT13, qui sont de taille moyenne (de 1 à 1,2 mètre) et ont conservé les caractères d'adaptation à la riziculture pluviale — résistance à la sécheresse et à la pyriculariose, en particulier — sont à la base de variétés dont le potentiel de rendement avoisine 6 tonnes par hectare.

Les méthodes d'amélioration variétale

L'amélioration variétale du riz fait aujourd'hui appel, souvent en les combinant, à diverses méthodes de sélection, les unes devenues classiques, les autres relevant des nouvelles biotechnologies.

L'HYBRIDATION

On peut ranger sous ce titre les voies d'obtention de variétés lignées pures recombinées et celles de variétés hybrides F_1 .

Les croisements intragroupes

La sélection de variétés lignées pures est très souvent effectuée à partir de croisements simples entre géniteurs du même groupe génétique, choisis pour leurs caractères complémentaires. Pour un même effectif de plantes F_2 , les sélectionneurs choisissent soit de réaliser un grand nombre de croisements en ne cultivant que quelques centaines de plantes F_2 par croisement, soit d'effectuer un petit nombre de croisements en cultivant plusieurs milliers de plantes F_2 par croisement, soit encore de combiner ces deux méthodes, c'est-à-dire d'utiliser la première pour tester de nombreuses F_2 et la seconde pour exploiter au maximum les meilleures F_2 . Les sélectionneurs ont aussi le choix entre plusieurs méthodes pour conduire les descendance pendant les huit à dix ans nécessaires à la fixation. Avec la méthode généalogique, la sélection, d'abord pour les caractères les plus hérissables, débute à la génération F_2 sur la valeur propre de chaque plante et se poursuit entre et dans les lignées en génération F_3 puis entre et dans les familles dans les générations suivantes. Le taux de sélection en génération F_2 est en général de 5 à 10 % de plantes. La sélection en faveur des lignées et des familles les plus précocement homogènes — et présentant les recombinaisons de caractères recherchées — est opportune pour accélérer la mise en tests multilocaux. Avec la méthode en mélange (*bulk*) et la méthode par filiation unipare (SSD), la sélection ne commence qu'après plusieurs cycles d'autofécondation, donc de fixation. Lorsque la sélection a pour objectif la résistance à une agression et que cette agression ne se manifeste pas réguliè-

ment à chaque culture, la méthode en mélange mais avec une sélection masale en cas d'agression peut se révéler efficace.

Les croisements intergroupes

Lorsque les croisements simples sont effectués entre des géniteurs *indica* et des géniteurs *japonica*, l'effectif de la génération F_2 est porté à quelque 10 000 plantes car le taux de plantes phénotypiquement intéressantes peut alors être inférieur à 1 %. La forte variabilité engendrée par ce type de croisement et l'avantage compétitif que donne l'hétérozygotie ralentissent la fixation. De ce fait, il convient d'effectuer une sélection sur la seule valeur individuelle pendant les trois ou quatre premières générations, et de l'effectuer plutôt comme une élimination des phénotypes désavantageux que comme un choix de génotypes performants. Il est possible de ne pas tenir compte de la stérilité des épillets, fréquente pour ce type de croisement, dans la valeur individuelle : la fertilité se restaurant graduellement pour devenir normale à la quatrième ou cinquième génération (CLEMENT et POISSON, 1986). L'utilisation de géniteurs à large compatibilité n'améliore pas sensiblement le taux des recombinaisons favorables.

Les rétrocroisements

Les introgressions de caractères monogéniques ou oligogéniques par croisement suivi de rétrocroisements sur l'un des deux parents sont d'utilisation fréquente. Des gènes de résistance à certaines races du pathogène de la pyriculariose, présents dans du matériel *indica*, ont été introgressés dans des variétés *japonica*, au Japon (KUNIO, 1979). De même, des introgressions ont été réalisées dans *O. sativa* à partir d'espèces sauvages, avec l'appui de la culture *in vitro* pour le sauvetage des embryons hybrides : l'IRRI a transféré dans l'espèce cultivée des gènes de résistance au *grassy stunt virus*, à partir d'*O. nivara*, forme annuelle d'*O. rufipogon* (KHUSH, 1987), tandis que le CIRAD y a transféré le caractère « longs stigmates », qui favorise l'allogamie naturelle, à partir de l'espèce sauvage pérenne allogame *O. longistaminata* (TAILLEBOIS et GUIMARAES, 1987). Depuis le début des années 90, avec l'appui de l'ORSTOM, l'ADRAO a engagé un programme d'introgressions dans *O. sativa javanica* de gènes d'*O. glaberrima* qui accélèrent la croissance végétative et améliorent la résistance à la sécheresse. L'IRRI réalise aussi des introgressions à partir du groupe *Latifolia* : des résistances à certaines cicadelles qui transmettent le virus du *tungro* ont été transférées à partir d'*O. officinalis* et d'autres gènes de résistance — au virus du *tungro*, au flétrissement bactérien et à des insectes foreurs des tiges — sont en cours de transfert à partir d'*O. australiensis* et d'*O. minuta*.

La sélection récurrente

Lorsque les caractères recherchés sont sous contrôle polygénique, une sélection récurrente peut avantageusement être exercée. Cette méthode, tradition-

nellement utilisée pour l'amélioration de plantes allogames, a été appliquée au riz à l'initiative de l'IRAT, avec un système génique de stérilité mâle. Le gène d'androstérilité utilisé est celui d'un mutant récessif de la variété *indica* IR36.

Le programme de sélection récurrente appliqué au riz a débuté en 1984 au Brésil, dans le cadre d'une convention de coopération établie entre l'IRAT et l'EMBRAPA (Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária). Depuis cette date, une trentaine de populations récurrentes ont été développées. Elles ont été constituées en collaboration avec les sélectionneurs de différents pays et de plusieurs institutions, qui sont actuellement réunis au sein d'un réseau international animé par le CIRAD et le CIAT (CHATEL et GUIMARAES, 1995). On peut citer quelques exemples d'amélioration fondée sur cette méthode : celle du riz irrigué au Brésil et du riz pluvial par le CIAT, l'amélioration des résistances polygéniques à la pyriculariose et au virus de la panachure jaune, en Côte d'Ivoire, et celle de l'adaptation à la culture en haute altitude, à Madagascar.

L'hybridation somatique

Avec la fusion de protoplastes, c'est-à-dire une hybridation somatique, on a tenté de recombinaison des génomes très distants. Dans les programmes de création de variétés hybrides de riz, on a également cherché à transférer un cytoplasme qui confère une stérilité mâle : c'est un cas fréquent d'utilisation de la fusion de protoplastes, qui a déjà donné des résultats positifs (AKAGI *et al.*, 1995).

L'utilisation de l'hétérosis

La sélection de variétés hybrides F_1 tient une place de plus en plus importante dans les programmes d'amélioration du riz. Actuellement, en Chine, plus de 50 % des 33 millions d'hectares cultivés en riz le sont avec des variétés hybrides, principalement de type *indica* (YUAN et MAO, 1991). Avec l'aide de l'IRRI, qui a fourni en particulier le matériel végétal de base, plusieurs pays tels que le Japon, les Etats-Unis, l'Inde et la Thaïlande ont entrepris des sélections de riz hybrides. Pour sa part, le CIRAD a engagé un programme de création variétale avec un partenaire brésilien.

On attend en général des variétés hybrides une supériorité de rendement de 20 à 30 %. Une telle hétérosis pour le rendement s'observe dans le groupe *indica* et dans le groupe *japonica* au sens large. Cependant, les variétés hybrides sont encore majoritairement du type *indica* ; le matériel *japonica* étant à la fois peu apte à l'allogamie naturelle et exempt d'allèles de restauration de la fertilité pour les systèmes géocytoplasmiques de stérilité mâle utilisés.

L'haplodiploïdisation

L'haplodiploïdisation est un outil de sélection très utile dans les programmes de sélection qui font intervenir l'hybridation, en particulier si le matériel végétal est de type *japonica*, plus apte à la culture *in vitro* que le type *indica*.

L'obtention directe de plantes homozygotes puis de lignées pures — dont l'évaluation est plus aisée que celle des lignées en disjonction — favorise l'exploitation des croisements simples ou multiples, ainsi que la sélection entre deux cycles de sélection récurrente. L'haplodiploïdisation est aujourd'hui largement intégrée aux programmes de sélection menés en Chine, au Japon, par le CIAT, par le CIRAD... En Chine, une centaine de variétés haploïdes doublées sont cultivées sur plus de 500 000 hectares.

Chez le riz, l'haplodiploïdisation s'effectue en général par androgenèse, avec un retour spontané au niveau diploïde. Après un traitement par le froid, des anthères au stade de pollen uninucléé sont mises en culture *in vitro*. Des cals ou des proliférations cellulaires se développent à partir de microspores. La néoformation de plantes est obtenue à partir de ces cals transférés en conditions de régénération. Parmi les plantes régénérées, on observe un taux souvent élevé de plantes albinos : 60 % en moyenne, avec une variation de 10 à 100 %. Parmi les plantes vertes, on relève 30 à 60 % d'haploïdes, 60 à 30 % de diploïdes spontanés et environ 10 % d'aneuploïdes ou de polyplloïdes. Le rendement de la technique — exprimé par le nombre de cals néoformant des plantes vertes pour 100 anthères mises en culture — est compris entre 0,1 et 10 %. Selon les études génétiques conduites pour déterminer la représentativité des lignées androgénétiques par rapport aux descendances sexuées obtenues à partir des mêmes croisements, la sélection gamétique lors du processus androgénétique apparaît comme relativement neutre (GUIDERDONI, 1991 ; COURTOIS, 1993). Cela confère un avantage supplémentaire aux lignées d'haploïdes doublés, qui peuvent être utilisées comme support d'étude pour la constitution de cartes moléculaires et pour la cartographie de gènes ou de QTL d'intérêt agronomique (HUANG *et al.*, 1997).

La sélection assistée par marqueurs

La sélection assistée par marqueurs est aussi un outil à large vocation pour la conduite des descendances d'hybridation. Un exemple d'application est fourni par XIAO *et al.* (1996), qui, à partir d'un matériel *O. sativa* introgressé d'*O. rufipogon*, ont mis en évidence deux allèles de cette seconde espèce qui augmentent significativement le rendement de la première. Ils ont ainsi démontré que, même pour la productivité, les espèces sauvages peuvent constituer des ressources génétiques.

Une population de lignées d'haploïdes doublés a été réalisée entre une variété de l'IRRI à haut rendement, IR64, et une variété pluviale traditionnelle des Philippines, Azucena, sur laquelle plus de 250 marqueurs ont été cartographiés (HUANG *et al.*, 1997). Dans le cadre d'une collaboration internationale, cette population sert de référence pour la cartographie de gènes d'intérêt agronomique : caractères de résistance à la sécheresse (YADAV *et al.*, 1997), arôme du riz (LORIEUX *et al.*, 1996), résistance partielle au virus de la panachure jaune (GHESQUIERE *et al.*, 1997a), gènes majeurs de résistance à la pyriculariose (GHESQUIERE *et al.*, 1995).

L'identification de marqueurs étroitement liés à des gènes simples comme le gène de nanisme *sd-1* (CHO *et al.*, 1994) permet également de faciliter et d'accélérer la sélection classique.

LA MUTAGENÈSE

On regroupera sous ce titre à la fois la mutagenèse induite au sens habituel et les variations provoquées par la culture *in vitro*, c'est-à-dire les diverses voies par lesquelles on peut obtenir des modifications directes de génotypes donnés.

Les mutants

Les mutants naturels sont parfois d'un grand intérêt agronomique, témoin le mutant naturel demi-nain *indica* à l'origine des variétés modernes de riziculture irriguée tropicale. L'induction de mutations par des traitements physiques — rayons gamma... — ou chimiques — méthylsulfonate d'éthyle... — sur les grains est souvent efficace (MARIE, 1974), surtout lorsqu'on s'adresse au matériel *japonica*, plus réceptif que le matériel *indica* à ces traitements. La mutagenèse induite a permis de sélectionner des variétés comme Reïmeï, au Japon, et Delta, en France. Elle a aussi permis d'obtenir plusieurs mutants de taille moyenne chez des variétés *japonica* tropical, ce qui a ouvert la voie à la sélection des variétés modernes de culture pluviale, telle la variété IRAT216 (planche XXII, 2).

Les variants

En culture *in vitro*, des variants peuvent apparaître parmi les plantes régénérées à partir de cals, d'embryons somatiques ou de protoplastes. Certains de ces variants se révèlent intéressants du point de vue agronomique et stables au cours des générations (MEZENCEV *et al.*, 1995). De nombreux laboratoires de recherche ont tenté d'exploiter le potentiel de variation des cultures *in vitro* de tissus somatiques en exerçant des pressions de sélection (chlorure de sodium, polyéthylèneglycol, froid, toxines...) dans les milieux de culture en vue de cribler les variants résistants aux agressions correspondantes (salinité, sécheresse, froid, pathogènes...). En général, lorsque ces résistances sont sous contrôle polygénique, les résistances constatées dans les plantes régénérées à partir de telles cultures s'avèrent instables au cours des générations.

LA TRANSFORMATION GÉNÉTIQUE

La transformation génétique est réalisée chez le riz depuis 1988. La première méthode de transfert de gènes a consisté à traiter des protoplastes par voie chimique, grâce à un agent fusionnant le polyéthylèneglycol, ou physique, par électroporation, pour permettre l'entrée de l'ADN (HODGES *et al.*, 1991). Depuis 1991, on a appliqué au riz la méthode, dite biolistique, de transfert par bombardement de microparticules enrobées d'ADN sur des tissus, des cals ou des amas cellulaires en suspension (FAUQUET *et al.*, 1996). Une autre technique de transformation, jusqu'alors réservée aux dicotylédones, est actuellement mise

en œuvre sur le riz : il s'agit de la coculture de jeunes cals d'embryons avec *Agrobacterium tumefaciens*. Cette technique est en pleine expansion après les premiers succès qu'elle a connus en 1994 (HIEI *et al.*, 1994).

L'évolution des méthodes a apporté des perfectionnements à la transformation génétique du riz (AYRES et PARK, 1994). Le rendement en plantes transgéniques a augmenté, même si les performances du matériel *indica* reste très en deçà de celles du matériel *japonica*. La qualité des plantes transgéniques a elle aussi été améliorée : meilleure conformité, moins d'anomalies de stérilité, moins de copies du transgène dans le génome de l'hôte, ce qui garantit une meilleure stabilité des transgènes au fil des générations.

Les programmes d'obtention de variétés transgéniques ont des objectifs divers. Ils visent, en premier lieu, une meilleure protection contre les agressions biologiques : tolérance aux principaux virus, par le transfert de gènes issus de ces virus ; résistance aux lépidoptères foreurs, grâce au transfert soit de gènes d'inhibiteurs de protéases de plantes, soit de gènes synthétiques d'endotoxines de *Bacillus thuringiensis*. Des travaux de transformation génétique sont également conduits afin de conférer au riz une tolérance à certaines contraintes abiotiques, telles que la salinité, la sécheresse et l'anoxie, ou pour améliorer les qualités de son grain (TOENNISSSEN, 1991).

Aucune variété transgénique de riz n'est utilisée pour la production, mais des descendances de plantes transgéniques sont soumises à des tests en serre et au champ, afin d'établir leur conformité avec les réglementations en vigueur.

Le riz comme plante modèle

Le riz peut être considéré, au moins à trois titres, comme une plante modèle.

D'une part, dans le domaine des relations plante-pathogène, le couple formé par le riz et l'agent de la pyriculariose est un couple modèle, avec ses systèmes de résistance totale et de résistance partielle, mais aussi du fait des méthodes — épidémiologiques ou relevant de la biologie moléculaire — qui lui sont appliquées.

D'autre part, le fait que le riz soit la poacée la plus aisément transformable a conduit à étudier dans des riz transgéniques la fonction de nombreux promoteurs homologues ou hétérologues, dont l'activité s'est révélée constitutive, spécifique de certains tissus ou organes, régulée dans le développement ou inductible (MC ELROY et BRETTELL, 1994, pour revue).

Enfin, au cours des dernières années, le riz s'est aussi imposé comme une plante modèle pour étudier le génome des poacées. Son génome, diploïde, est parmi ceux des poacées cultivées celui qui contient le moins de séquences d'ADN répétées et non codantes : moins de 40 % contre près de 80 % chez le blé. Du fait de cette relative simplicité d'organisation, le génome du riz est de taille réduite. Il est 6 fois moins grand que celui du maïs et 34 fois moins grand que

celui du blé. Un centimorgan correspond en moyenne à 270 000 paires de bases pour le riz, contre 1 500 000 chez le maïs et près de 4 000 000 chez le blé.

Dans ce domaine, la construction de cartes de liaison génétique saturées pour lesquelles les marqueurs sont régulièrement répartis sur les chromosomes a été une avancée décisive. Le riz est l'une des toutes premières plantes pour lesquelles de telles cartes saturées ont été établies en utilisant des croisements entre génotypes plus ou moins éloignés. La première carte a été réalisée à l'université Cornell, aux Etats-Unis, à partir d'un rétrocroisement interspécifique développé par l'ORSTOM et dérivé d'un croisement F_1 entre *O. sativa* et l'espèce sauvage *O. longistaminata* (CAUSSE *et al.*, 1994). La seconde a été établie sur la descendance F_2 d'un croisement entre les variétés Nipponbare (*japonica*) et Kasalath (*indica*) dans le cadre du projet sur le génome du riz à Tsukuba, au Japon (KURATA *et al.*, 1994). Ces deux cartes de référence ont été alignées (XIAO *et al.*, 1992), ce qui permet de disposer maintenant d'un très grand nombre de marqueurs moléculaires cartographiés pour des usages variés.

Les marqueurs cartographiés sont particulièrement utiles pour identifier les bases génétiques de caractères simples ou gouvernés par des gènes à effet quantitatif, les QTL (YANO et SASAKI, 1997). Les marqueurs sont également utilisés dans le cadre de la cartographie physique du génome du riz pour ordonner des fragments de grande taille — YAC, *yeast artificial chromosomes*, et BAC, *bacterial artificial chromosomes* — sous forme chevauchante, ou *contigs* (UMEHARA, 1996). Le test systématique de ces banques de grands fragments permet de ne retenir que les clones identifiant un gène particulier préalablement repéré par cartographie génétique et de s'affranchir de la difficulté des approches successives par marche sur le chromosome (ZHANG et WING, 1997). C'est cette dernière méthode qui a été utilisée pour isoler le gène *Xa-21* de résistance à la bactériose du riz provoquée par *Xanthomonas oryzae* pv. *oryza* (RONALD *et al.*, 1992) et dont la fonction a été vérifiée par transformation génétique (SONG *et al.*, 1995). Dans le même temps, la cartographie comparée des génomes des poacées, rendue possible grâce aux marqueurs moléculaires communs à plusieurs espèces (synténie), a révélé des similitudes importantes entre les cartes moléculaires, malgré les grandes différences dans la taille des génomes. L'intérêt premier de ces études est de reconstituer le génome ancestral des poacées à partir duquel auraient dérivé ceux des céréales d'aujourd'hui par une succession de remaniements qui ont accompagné l'évolution adaptative de cette famille. A ces homologies d'agencement correspondent des homologies de séquence, de fonction et de position de ces gènes. Ainsi, les exemples se multiplient de gènes d'intérêt conservés dans les mêmes positions d'une espèce à l'autre et encadrés par les mêmes marqueurs (DEVOS et GALE, 1997). Cette conservation de position conduit à utiliser le génome simple et de petite taille du riz pour isoler de façon *a priori* plus facile le gène correspondant à un gène d'intérêt repéré chez une autre céréale. Par exemple, la forte synténie existant entre le bras court du chromosome 1 de l'orge et la région télomérique du chromosome 6

du riz a permis d'intensifier le marquage du gène de résistance à la rhynchosporiose de l'orge, *Rh-2*, et d'identifier les clones YAC de riz couvrant la zone synténique (KILIAN *et al.*, 1995). Le croisement entre IR64 et Azucena servira de référence dans le cadre d'un projet européen de cartographie comparée, qui mettra l'accent sur l'identification des gènes de résistance.

La concentration d'efforts sur le génome du riz renforce la valeur d'acquis en matière de génétique classique, comme les très nombreux mutants ou les stocks d'aneuploïdes. Ce sont, à terme, les fondements moléculaires des différences phénotypiques correspondantes et ceux de la structure des chromosomes qui pourront être élucidés. Enfin, l'origine hybride du riz cultivé asiatique constitue un modèle applicable à d'autres plantes domestiquées au niveau diploïde. Il peut inspirer les stratégies d'adaptation à des environnements nouveaux (conservation, domestication, amélioration) pour les espèces diploïdes. Il permet de prédire que la plus grande part de la diversité génique des riz cultivés peut être cartographiée à partir d'un seul croisement (SECOND et GHESQUIERE, 1995).

Les progrès génétiques et la diffusion des cultivars

Deux exemples d'amélioration variétale sont présentés : la sélection de variétés résistantes à la pyriculariose et l'amélioration de l'adaptation à la riziculture à haute altitude.

La sélection pour la résistance à la pyriculariose

La pyriculariose, due à *Magnaporthe grisea*, est la maladie fongique la plus grave pour le riz compte tenu de sa répartition mondiale et des dommages qu'elle occasionne. Les attaques foliaires précoces, avant la fin du tallage, peuvent entraîner la mort des plantes, tandis que les attaques sur les tiges paniculaires et sur les racèmes des panicules empêchent la formation ou la maturation des grains. Cette maladie sévit dans tous les types de riziculture, mais s'avère plus préjudiciable en riziculture pluviale stricte.

Les deux types de résistance, totale et partielle, existent chez le riz et correspondent, dans la plupart des cas, au modèle théorique : résistance totale, spécifique, monogénique avec, entre l'hôte et le pathogène, une relation de type gène-pour-gène ; résistance partielle, non spécifique, oligogénique ou polygénique. Les variétés combinent en fait ces deux types de résistance.

La pyriculariose provoque rarement de graves dommages sur les variétés traditionnelles dans leurs systèmes de culture respectifs. Des dégâts importants apparaissent en revanche fréquemment lorsqu'on veut intensifier la production en utilisant des engrais azotés ou lorsqu'on utilise des variétés dont la résistance est

peu durable ou insuffisante. Au Japon, où l'amélioration variétale pour la résistance à la pyriculariose a commencé dès le début du siècle, la sélection a d'abord porté sur le choix de variétés ayant un niveau de résistance modéré. Avec l'emploi croissant d'engrais azotés, la résistance de ces variétés a été jugée insuffisante. La sélection s'est alors orientée vers l'obtention de variétés pourvues d'une résistance totale en utilisant des gènes de résistance identifiés dans des variétés *indica* exotiques. Mais l'émergence, en un à cinq ans, de nouvelles races de *M. grisea* capables de surmonter ce type de résistance a toujours réduit ces efforts à néant (TORIYAMA, 1975). De telles faillites de résistance ont été observées, pour la même raison, dans bien d'autres régions de riziculture irriguée. Elles sont d'autant plus spectaculaires que les variétés ainsi sélectionnées n'ont en général pas gardé le niveau de résistance partielle des variétés traditionnelles (VAN DER PLANK, 1968). Les exemples sont également nombreux en riziculture pluviale. Ainsi, dans le sud du Sénégal, des variétés *indica* demi-naines, introduites d'Asie, productives et au départ indemnes de pyriculariose ont été totalement détruites par des attaques foliaires après quelques années de multiplication.

De nombreux gènes de résistance spécifique ont été identifiés et des gammes différentielles de variétés de riz et d'isolats du pathogène ont été élaborées (ATKINS *et al.*, 1967 ; KIYOSAWA *et al.*, 1986). Les populations de *M. grisea* sont étudiées en fonction de leur origine géographique et du type de riziculture (CORREA-VICTORIA *et al.*, 1994). Les résistances spécifiques des variétés sont analysées en fonction de la classification génétique et de leur origine géographique (GLASZMANN *et al.*, 1996). Les pathologistes et les sélectionneurs connaissent ainsi de mieux en mieux les gènes de résistance spécifique les plus intéressants pour une situation rizicole donnée. Ces gènes peuvent être utilisés de diverses manières : accumulation de plusieurs gènes dans une même variété, exclusion de lignées clonales du pathogène (ZEIGLER *et al.*, 1994), rotation de variétés possédant des gènes différents, culture en mélange de lignées isogéniques ou de variétés pourvues de gènes différents.

La résistance partielle est le plus souvent sous contrôle polygénique. Son action apparaît décisive dans les variétés de culture pluviale et explique sans doute la stabilité de la résistance au champ de nombre d'entre elles. Un dispositif de test au champ facilite la sélection des lignées résistantes (NOTTEGHEM, 1977). Pour la culture pluviale, cette sélection a été conduite en deux étapes par le CIRAD. Dans la première étape, l'objectif a été pour le moins de conserver le niveau et la stabilité de la résistance des meilleures variétés traditionnelles au cours des processus d'amélioration pour d'autres caractères, en particulier la productivité, la résistance à la verse et les qualités du grain. L'obtention de mutants de taille moyenne à partir de variétés traditionnelles s'est révélée particulièrement intéressante au début de cette étape. Dans la seconde étape, l'objectif a été d'améliorer le niveau de résistance. A cet effet, un schéma de sélection récurrente a été appliqué, après avoir pris soin de choisir les variétés fondatrices et la souche du pathogène de façon à exclure des tests les réactions de résistance totale, qui interdiraient l'évaluation de la résistance partielle.

Les recherches actuelles permettent d'envisager à moyen terme l'apparition de nouvelles méthodes de lutte. Des gènes d'avirulence de *M. grisea* (VALENT et CHUMLEY, 1994 ; DIOH *et al.*, 1996 ; LEONG *et al.*, 1996) et des gènes impliqués dans le pouvoir pathogène (TALBOT, 1995) ont déjà été clonés et séquencés. Parallèlement, des gènes de résistance spécifique sont en cours de clonage (KAWASAKI *et al.*, 1996 ; WU *et al.*, 1996 ; XIE *et al.*, 1996) et leur caractérisation moléculaire paraît proche. La connaissance de ces gènes devrait permettre de mieux comprendre les interactions entre la plante et le pathogène, donc d'identifier des étapes clés sur lesquelles il sera peut-être possible d'agir, soit chez l'agent pathogène, soit dans la plante. Enfin, l'étude des autres gènes — non spécifiques — impliqués dans les réactions de défense de la plante offre d'intéressantes perspectives de progrès.

La sélection pour la riziculture à haute altitude

A Madagascar, la riziculture, qui fournit l'aliment de base de la population, occupe plus du tiers des superficies cultivées. Au-dessus de 1 000 mètres et jusqu'à près de 2 000 mètres — altitude limite pour la riziculture à Madagascar —, le riz est, de façon presque exclusive, cultivé en conditions irriguées dans les plaines et les bas-fonds (planche XXII, 1). La riziculture pluviale y est marginale du fait de la faible fertilité des sols de colline mais surtout en raison du manque de variétés adaptées.

Dans le cadre d'un projet partiellement financé par l'Union européenne, le CIRAD et le FOFIFA (Centre national de recherche agronomique appliquée au développement rural) ont retenu deux objectifs, qui correspondent aux besoins les plus impérieux de recherche.

Le premier concerne l'amélioration de la riziculture irriguée entre 1 600 et 2 000 mètres. Les variétés traditionnelles y sont d'un type assimilable au type *japonica* tempéré. Les contraintes majeures de la culture sont la pourriture brune des gaines due à la bactérie *Pseudomonas fuscovaginae* et le froid — les températures minimales à Vinaninony, à 1 950 mètres, restent inférieures à 15 °C pendant toute la culture. Ces deux contraintes se traduisent, plus ou moins selon l'année, par une mauvaise exsertion des panicules et par une stérilité des épillets. Les rendements en essais peuvent varier de 3 à 7 tonnes par hectare d'une année à l'autre. Les tentatives antérieures d'amélioration variétale avaient échoué.

Le second porte sur le développement de la riziculture pluviale entre 1 200 et 1 600 mètres. On ne peut parler dans ce cas de variétés traditionnelles puisque les tentatives de culture du riz y ont toujours été sans lendemain ; les rendements moyens étant inférieurs à 1 tonne par hectare et de plus très fluctuants. Les contraintes majeures de la culture sont le froid, responsable d'une très forte stérilité des épillets, et la pyriculariose, capable, comme c'est généralement le cas en culture pluviale, d'attaques destructrices du feuillage ou des panicules.

LA SÉLECTION POUR LA RIZICULTURE IRRIGUÉE

A la suite des prospections réalisées par l'ORSTOM, dans le cadre d'un projet de l'IBPGR, et par le CIRAD, une centaine de variétés locales ont été retenues par le programme de sélection pour la riziculture irriguée à haute altitude. En outre, des variétés *japonica*, choisies dans la collection mondiale de l'IRRI pour leur aptitude à résister au froid, ont été introduites à Madagascar. Ces variétés n'ont pas résisté à la bactériose et seules quelques variétés du Népal ont été conservées, en particulier pour leur précocité. La sélection a donc porté essentiellement sur des descendance de croisements entre variétés locales. La conduite des descendance a été effectuée de préférence selon la méthode en mélange avec une sélection massale. Les travaux ont abouti à la sélection de deux descendance, dont le rendement est supérieur de plus d'un tiers à celui de la variété témoin Latsidahy et aussi plus stable. Ces résultats constituent le premier indice objectif d'un progrès génétique réalisé dans cet environnement particulièrement difficile (DECHANET *et al.*, 1996).

LA SÉLECTION POUR LA RIZICULTURE PLUVIALE

Le programme de sélection pour la riziculture pluviale à haute altitude a commencé par l'introduction de nombreuses variétés de culture pluviale originaires d'autres régions de Madagascar et d'autres pays, et aussi de variétés du programme pour la riziculture irriguée. Trois variétés créées auparavant pour la riziculture pluviale à altitude moyenne (de 800 à 1 000 mètres) à Madagascar ont d'abord été sélectionnées pour leur aptitude au rendement (3 à 4 tonnes par hectare) et la stabilité de leur rendement à plus haute altitude. Par la suite, parmi les nombreux croisements réalisés entre les variétés introduites, ceux qui mettaient en jeu des variétés de culture pluviale de moyenne altitude et des variétés de culture irriguée à haute altitude se sont révélés les plus fructueux. Dans les expérimentations réalisées chez des agriculteurs entre 1 500 et 1 600 mètres, les meilleures descendance ont exprimé à la fois des potentiels de production très élevés (5 à 6 tonnes par hectare) et une bonne régularité du rendement. Ces résultats sont à l'origine de la diffusion en 1994 et en 1995 de cinq nouvelles variétés. Ils constituent aussi une expérience utile pour le développement de la riziculture pluviale à haute altitude dans d'autres régions du monde (DECHANET *et al.*, 1996).

La production et le contrôle des semences

La production de semences comprend à la fois la multiplication des semences et le maintien de l'identité, ou pureté, de la variété. Cette pureté variétale est compromise par de nombreux phénomènes — biologiques ou physiques — qui aboutissent à une pollution variétale. Le contrôle des semences a pour objectifs, entre autres, de garantir cette identité.

Parmi les causes de pollution variétale, on trouve les allofécondations naturelles — le taux d'allogamie dépend du génotype, des conditions d'environnement et de la proximité d'autres variétés — et les mutations spontanées, qui se produisent avec une fréquence variable selon le génotype. On peut sans doute ranger dans cette dernière catégorie les formes qui constituent des retours vers le type sauvage, pour un ou plusieurs caractères (sensibilité à l'égrenage, barbe, péricarpe rouge...). Ces formes adventices apparaissent dans les rizières irriguées, que les variétés soient de type *indica* ou *japonica*, même en l'absence de tout riz sauvage à proximité. Les mélanges mécaniques sont aussi à l'origine de pollutions, en particulier ceux qui sont dus aux repousses dans les champs : les repousses sont encore plus redoutables si elles proviennent de riz sauvages ou adventices à fort égrenage spontané. Enfin, au cours des générations de culture d'une variété, il peut se produire une dérive, qui conduit, sinon à une pollution, du moins à une non-conformité avec le matériel d'origine. Malgré leur homogénéité satisfaisante sur le plan pratique et leur qualification de lignées pures, les variétés d'espèces autogames — et particulièrement celles de riz — maintiennent en effet une hétérozygotie et une hétérogénéité résiduelles.

Le dispositif de production des semences de riz et le contrôle de leur qualité sont détaillés dans plusieurs manuels (FAO, 1979 ; VANDEVENNE, 1984 ; GNIS, 1996). Le coefficient de multiplication de la plante est d'environ 30.

Les normes de qualité, et surtout les modalités de contrôle, ne peuvent toutefois pas être les mêmes dans tous les pays (VANDEVENNE, 1984). Beaucoup de pays en développement ne disposent pas de services officiels de contrôle, ni même de catalogue d'inscription des variétés. Il convient donc d'adapter le dispositif de production et de contrôle de qualité à chaque situation, tout en maintenant le maximum de rigueur dans ces domaines, seul moyen de garantir la qualité marchande des récoltes destinées à la commercialisation. Dans le cas du riz, il est d'ailleurs possible de pallier en partie l'insuffisance de contrôle au champ en examinant des échantillons de récolte au laboratoire : le grain de riz présente en effet des caractéristiques très variables (couleur des glumelles, format, pilosité...), qui permettent de distinguer les variétés. L'examen d'échantillons de récolte au laboratoire peut ainsi compenser en partie une insuffisance de contrôle au champ.

Les perspectives de l'amélioration

Les sélectionneurs ont joué et peuvent continuer à jouer un rôle important dans le développement de la riziculture. L'avenir de celle-ci dépend d'une part de l'augmentation de la productivité, d'autre part du maintien de la diversité des types de production.

La voie de la productivité est illustrée par le programme actuel de l'IRRI en faveur d'un « nouveau type de plante » pour la riziculture irriguée en régions tropicales, qui présente un tallage modéré, des tiges réduites et toutes fructifères, un système racinaire vigoureux et des panicules portant un nombre élevé de grains. On attend de ce nouveau type de plante une productivité d'une quinzaine de tonnes de paddy par hectare. La base génétique identifiée pour parvenir à ces résultats est constituée essentiellement de matériel *japonica* tropical et tempéré.

La voie de la diversité, soutenue en particulier par le CIRAD et le CIAT, a pu être difficile à maintenir il y a quelques décennies face aux partisans d'une riziculture uniformément irriguée et intensive. Aujourd'hui, les différents types de riziculture — d'aquatique à pluviale — sont reconnus comme utiles d'un point de vue agronomique et socio-économique. Les améliorations qui leur ont été apportées dans un passé récent, en particulier sur le plan variétal, augurent bien des progrès que l'on peut encore envisager pour l'avenir.

Références bibliographiques

- AKAGI H., NAKAMURA A., SAWADA R., OKA M., FUSIMURA T., 1995. Genetic diagnosis of cytoplasmic male sterile plants of rice. *Theoretical and Applied Genetics*, 90 : 948-951.
- ARRAUDEAU M., 1975. Réflexions sur le choix des géniteurs et sur certaines voies d'obtention de variétés nouvelles chez le riz. *L'Agronomie tropicale*, 30 : 7-18.
- ARRAUDEAU M. Le riz. Paris, France, Maisonneuve et Larose (à paraître).
- ATKINS J.G., ROBERT A.L., ADAIR C.R., GOTO K., KOZAKA T., YANAGIDA R., YAMADA M., MATSUMOTO S., 1967. An international set of rice varieties for differentiating races of *Pyricularia oryzae*. *Phytopathology*, 57 : 297-301.
- AYRES N.M., PARK W.D., 1994. Genetic transformation of rice. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 13 : 219-239.
- BEZANÇON G., 1993. Le riz cultivé d'origine africaine *Oryza glaberrima* Steud. et les formes sauvages apparentées : diversité, relations génétiques et domestication. Thèse de doctorat, université Paris XI, Orsay, France, 231 p.
- CAUSSE M.A., FULTON T.M., CHO Y.G., 1994. Saturated molecular map of the rice genome based on an interspecific backcross population. *Genetics*, 138 : 1251-1274.
- CHANG T.T., BARDENAS E.A., 1965. The morphology and varietal characteristics of the rice plant. Los Baños, Philippines, IRRI, IRRI Technical Bulletin, 40 p.
- CHATEL M., GUIMARAES E.P., 1995. Selección recurrente con androsterilidad en arroz. Cali, Colombie, CIAT, CIAT Document n° 246, 70 p.
- CHO Y.G., EUN M.Y., MCCOUCH S.R., CHAE Y.A., 1994. The semi-dwarf gene, *sd-1*, of rice (*Oryza sativa* L.). 2. Molecular mapping and marker-assisted selection. *Theoretical and Applied Genetics*, 89 : 59-59.

- CHU Y.E., OKA H.I., 1970. The genetic basis of crossing barriers between *Oryza perennis* subsp. *barthii* and its related taxa. *Evolution*, 24 : 135-144.
- CHU Y.E., OKA H.I., 1972. The distribution and effects of genes causing F₁ weakness in *Oryza breviligulata* and *O. glaberrima*. *Genetics*, 70 : 163-173.
- CLEMENT G., POISSON C., 1986. Les problèmes de la stérilité dans les croisements *indica* × *japonica* pour l'amélioration du riz (*O. sativa*). 2. L'évolution de la stérilité initiale au cours des générations d'autofécondation. *L'Agronomie tropicale*, 41 : 37-49.
- CORREA-VICTORIA F.J., ZEIGLER R.S., LEVY M., 1994. Virulence characteristics of genetic families of *Pyricularia grisea* in Colombia. In : *Rice blast disease*, R.S. Zeigler et al. éd., Wallingford, Royaume-Uni, CAB International, p. 211-229.
- COURTOIS B., 1993. Comparison of single seed descent and anther culture-derived lines of three single crosses of rice (*Oryza sativa* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 85 : 625-663.
- DALLY A., SECOND G., 1990. Chloroplast DNA diversity in wild and cultivated species of rice (genus *Oryza* section *Oryza*): cladistic-mutation and genetic-distance analysis. *Theoretical and Applied Genetics*, 80 : 209-222.
- DECHANET R., RAZAFINDRAKOTO J., VALES M., 1996. Résultats de l'amélioration variétale du riz d'altitude malgache. In : *La riziculture d'altitude*, C. Poisson et J. Rakotoarisoa éd., Montpellier, France, CIRAD, collection Colloques, p. 43-48.
- DEVOS K.M., GALE M.D., 1997. Comparative genetics in the grasses. *Plant Molecular Biology*, 35 : 3-15.
- DIOH W., THARREAU D., GOMEZ R., ROUMEN E., ORBACH M., NOTTEGHEM J.L., LEBRUN M.H., 1996. Mapping avirulence genes in the rice blast fungus, *Magnaporthe grisea*. In : *IIIrd International rice genetics symposium*, G.S. Khush éd., Los Baños, Philippines, IRRI, p. 916-920.
- FAO, 1979. Technologie des semences de céréales. Rome, Italie, FAO, collection Production végétale et protection des plantes n° 10, 266 p.
- FAUQUET C.M., ZHANG S., CHEN L., MARMEY P., DE KOCHKO A., BEACHY R.N., 1996. Biolistic transformation of rice: now efficient and routine for *japonica* and *indica* rices. In : *IIIrd International rice genetics symposium*, G.S. Khush éd., Los Baños, Philippines, IRRI, p. 153-167.
- GHESEQUIERE A., 1988. Diversité génétique de l'espèce sauvage de riz *Oryza longistaminata* A. Chev. et Roehr et dynamique des flux de gènes au sein du groupe *Sativa* en Afrique. Thèse de doctorat, université Paris XI, Orsay, France, 228 p.
- GHESEQUIERE A., ALBAR L., LORIEUX M., AHMADI N., FARGETTE D., MCCOUCH S., HUANG N., NOTTEGHEM J.L., 1997a. A major QTL for rice yellow mottle virus (RYMV) resistance is lying in a cluster of blast resistance genes on chromosome 12. *Phytopathology*, 87 (sous presse).
- GHESEQUIERE A., LORIEUX M., ROUMEN E., ALBAR L., FARGETTE D., GUIDERDONI E., HUANG N., NOTTEGHEM J.L., 1995. *Indica* × *japonica* doubled haploid populations: a model for mapping RYMV and blast resistance genes. In : *IIIrd International rice genetics symposium*. Los Baños, Philippines, IRRI, International Rice Research Notes n° 21, p. 47-49.

- GHESEQUIERE A., SEQUIER J., SECOND G., LORIEUX M., 1997b. First steps towards a rational use of African rice, *Oryza glaberrima*, in rice breeding through a contig line concept. *Euphytica*, 96 : 31-39.
- GLASZMANN J.C., 1987. Isozymes and classification of Asian rice varieties. *Theoretical and Applied Genetics*, 74 : 21-30.
- GLASZMANN J.C., MEW T., HIBINO H., KIM C.K., VERGEL DE DIOS-MEW T.I., VERA-CRUZ C.H., NOTTEGHEM J.L., BONMAN J.M., 1996. Molecular variations as a diverse source of disease resistance in cultivated rice. *In* : IIIrd International rice genetics symposium, G.S. Khush éd., Los Baños, Philippines, IRRI, p. 460-467.
- GNIS, 1996. Règlement technique de la production, du contrôle et de la certification. 1. Plantes de grande culture. Paris, France, GNIS, 200 p.
- GUIDERDONI E., 1991. Gametic selection in anther culture of rice (*Oryza sativa* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 81 : 406-412.
- HIEI Y., OHTA S., KOMARI T., KUMASHIRO T., 1994. Efficient transformation of rice (*Oryza sativa* L.) mediated by *Agrobacterium* and sequence analysis of boundaries of the T-DNA. *The Plant Journal*, 6 : 271-282.
- HODGES T.K., PENG J., LYZNIK L.A., KOETJE D.S., 1991. Transformation and regeneration of rice protoplasts. *In* : Rice biotechnology, G.S. Kush et G.H. Toenniessen éd., Wallingford, Royaume-Uni, CAB International-IRRI, p. 157-174.
- HUANG N., PARCO A., MEW T., MAGPANTAY G., MCCOUCH S., GUIDERDONI E., XU J., SUBUDHI P., ANGELES E., KHUSH G.S., 1997. RFLP mapping of isozymes, RAPD and QTLs for grain shape, brown planthopper resistance, in a doubled haploid rice population. *Molecular Breeding*, 3 : 105-113.
- IKHASHI H., ARAKI H., 1984. Varietal screening of compatibility types revealed in F₁ fertility of distant crosses in rice. *Japanese Journal of Breeding*, 34 : 304-313.
- JACQUOT M., 1975. Taille courte de la plante et bonne exsertion de la panicule chez le riz. *L'Agronomie tropicale*, 30 : 241-244.
- JACQUOT M., ARNAUD M., 1979. Classification numérique de variétés de riz. *L'Agronomie tropicale*, 34 : 157-173.
- JACQUOT M., CLEMENT G., GUIDERDONI E., PONS B., 1992. Le riz. *In* : Amélioration des espèces végétales cultivées, A. Gallais et H. Bannerot éd., Paris, France, INRA, p. 71-88; 118-119.
- KAWASAKI S., RYBKA K., MIYAMOTO M., TANAKA Y., KATAOKA M., SAITO A., ANDO I., 1996. Positional cloning of rice blast resistance genes. *In* : IIIrd International rice genetics symposium, G.S. Khush éd., Los Baños, Philippines, IRRI, p. 675-680.
- KHUSH G.S., 1987. Rice breeding: past, present and future. *Journal of Genetics*, 66 : 195-216.
- KILIAN A., KUDMA D.A., KLEINHOFES A., YANO M., KURATA N., STEFFENSON B., SASAKI T., 1995. Rice-barley synteny and its application to saturation mapping of the barley *Rpg1* region. *Nucleic Acids Research*, 23 : 2729-2733.
- KIYOSAWA S., MACKILL D.J., BONMAN J.M., TANAKA Y., LING Z.Z., 1986. An attempt of classification of world's rice varieties based on reaction pattern to blast fungus strains. *Bulletin of the National Institute of Agrobiological Resources*, 2 : 13-37.

KUNIO T., 1979. National program of rice breeding in Japan. Japanese Agricultural Research Quarterly, 13 : 1-8.

KURATA N., NAGAMURA Y., YAMAMOTO K., 1994. A 300 kilobase interval genetic map of rice including 883 expressed sequences. Nature Genetics, 8 : 365-372.

LEONG S.A., FARMAN M.L., NITTA N., 1996. Genetic and molecular analysis of a cultivar specificity locus from the rice blast fungus *Magnaporthe grisea*. In : 3rd International rice genetics symposium, G.S. Khush éd., Los Baños, Philippines, IRRI, p. 846-852.

LORIEUX M., PETROV M., HUANG N., GUIDERDONI E., GHESQUIERE A., 1996. Aroma in rice: genetic analysis of a quantitative trait. Theoretical and Applied Genetics, 93 : 1145-1151.

MARIE M., 1974. La mutagenèse expérimentale. L'Agronomie tropicale, 29 : 829-900.

MATSUO T., 1952. Genecological studies on cultivated rice. Bulletin of the National Institute for Agricultural Sciences of Japan, D3 : 1-111 (en japonais).

MCÉLROY D., BRETTELL R., 1994. Foreign gene expression in transgenic cereals. Trends in Biotechnology, 12 : 62-68.

MEZENCEV N., CLEMENT G., GUIDERDONI E., 1995. Variation among progenies of diploid plants regenerated from haploid, microspore-derived cell-suspension protoplasts of rice (*Oryza sativa* L.). Plant Breeding, 114 : 149-154.

MORISHIMA H., SANO Y., OKA H.I., 1984. Differentiation of perennial and annual types due to habitat conditions in the wild rice *Oryza perennis*. Plant Systematics and Evolution, 144 : 119-135.

NAYAR N., 1973. Origin and cytogenetics of rice. Advances in Genetics, 17 : 153-292.

NOTTEGHEM J.L., 1977. Mesure au champ de la résistance horizontale du riz à *Pyricularia oryzae*. L'Agronomie tropicale, 32 : 400-412.

OKA H.I., 1958. Intravarietal variation and classification of cultivated rice. Indian Journal of Genetics and Plant Breeding, 18 : 78-89.

OKA H.I., 1974. Analysis of genes controlling F_1 sterility in rice by the use of isogenic lines. Genetics, 77 : 521-534.

PHAM J.L., BOUGEROL B., 1989. Abnormal segregation patterns in crosses between *Oryza sativa* and *O. glaberrima*. Rice Genetics Newsletter, 6 : 80-82.

VAN DER PLANK J.E., 1968. Disease resistance in plants. New York, Etats-Unis, Academic Press, 206 p.

POISSON C., 1996. La diversité des types de production en riz, une réponse aux besoins alimentaires. Comptes rendus de l'Académie d'agriculture de France, 82 : 69-78.

PORTERES R., 1950. Vieilles agricultures de l'Afrique intertropicale : centres d'origine et de diversification variétale primaire et berceaux de l'agriculture antérieure au XVI^e siècle. L'Agronomie tropicale, 5 : 489-507.

PUARD M., COUCHAT P., LASCEVE G., 1989. Etude des mécanismes d'adaptation du riz (*Oryza sativa* L.) aux contraintes du milieu. 1. Modification anatomique des racines. 2. Effets de la nutrition azotée sur la consommation d'oxygène par les racines et l'évolution de l'acidité. L'Agronomie tropicale, 44 : 165-178.

RONALD P.C., ALBANO B., TABIEN R., ABENES L., WU K., 1992. Genetic and physical analysis of the rice bacterial blight resistance locus *Xa-21*. *Molecular and General Genetics*, 236 : 113-120.

SANO Y., 1985. Sterility barriers between *Oryza sativa* and *O. glaberrima*. In : International rice genetics symposium. Los Baños, Philippines, IRRI, p. 109-118.

SANO Y., SANO R., EIGUCHI M., HIRANO H., 1994. Gametic eliminator adjacent to the *wx* locus as revealed by pollen analysis in rice. *Journal of Heredity*, 85 : 310-312.

SECOND G., 1982. Origin of the genic diversity of cultivated rice (*Oryza* spp.): study of the polymorphism scored at 40 isozyme loci. *Japanese Journal of Genetics*, 57 : 25-57.

SECOND G., 1985. Relations évolutives chez le genre *Oryza* et processus de domestication des riz. ORSTOM, Paris, France, collection Etudes et thèses, 189 p.

SECOND G., 1986. La domestication en régime autogame : exemple des riz (*Oryza* spp.). *Bulletin de la Société botanique de France, actualités botaniques*, 133 : 35-44.

SECOND G., GHESQUIERE A., 1995. Cartographie des introgressions réciproques entre les sous-espèces *indica* et *japonica* de riz cultivé (*Oryza sativa* L.). In : Techniques et utilisations des marqueurs moléculaires. Paris, France, INRA, Les Colloques de l'INRA n° 72, p. 83-93.

SECOND G., WANG Z.Y., 1992. Mitochondrial DNA RFLP in genus *Oryza* and cultivated rice. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 39 : 125-140.

SONG W.Y., WANG G.L., CHEN L.L., KIM H.S., PI L.Y., HOLSTEN T., GARDNER J., WANG B., ZHAI W.X., ZHU L.M., FAUQUET C., RONALD P., 1995. A receptor kinase-like protein encoded by the rice disease resistance gene, *Xa-21*. *Science*, 270 : 1804-1806.

TAILLEBOIS J., GUIMARAES E.P., 1987. Obtention chez le riz de lignées femelles permettant une production économique de semences hybrides. *L'Agronomie tropicale*, 42 : 121-125.

TALBOT N.J., 1995. Having a blast: exploring the pathogenicity of *Magnaporthe grisea*. *Trends in Microbiology*, 3 : 9-16.

TATEOKA T., 1963. Taxonomic studies of *Oryza*. 3. Key to the species and their enumeration. *Botanical Magazine Tokyo*, 76 : 165-173.

TOENNISSSEN G.H., 1991. Potentially useful genes for rice genetic engineering. In : Rice biotechnology, G.S. Kush et G.H. Toenniessen éd., Wallingford, Royaume-Uni, CAB International-IRRI, p. 253-280.

TORIYAMA K., 1975. Recent progress of studies on horizontal resistance in rice breeding for blast resistance in Japan. In : Seminar on horizontal resistance to the blast disease of rice. Cali, Colombie, CIAT, p. 65-100.

UMEHARA Y., 1996. An ordered yeast artificial chromosome library covering half of rice chromosome 6. *Genome Research*, 6 : 935-942.

VALENT B., CHUMLEY F.G., 1994. Avirulence genes and mechanisms of genetic instability in the rice blast fungus. In : Rice blast disease, R.S. Zeigler *et al.* éd., Wallingford, Royaume-Uni, CAB International, p. 111-134.

VANDEVENNE R., 1984. Production et contrôle des semences de riz en zone tropicale. Paris, France, IRAT, Mémoires et travaux de l'IRAT n° 4, 497 p.

- WANG Z.Y., SECOND G., TANKSLEY S.D., 1991. Polymorphism and phylogenetic relationships among species in the genus *Oryza* as determined by analysis of nuclear RFLPs. *Theoretical and Applied Genetics*, 83 : 565-581.
- WU K.S., MARTINEZ C., LENTINI Z., TOHME J., CHUMLEY F.H.G., SCOLNIK P.A., VALENT B., 1996. Cloning a blast resistance gene by chromosome walking. *In* : IIIrd International rice genetics symposium, G.S. Khush éd., Los Baños, Philippines, IRRI, p. 669-674.
- XIAO J.H., FULTON T., MCCOUCH S.R., TANKSLEY S.D., KISHIMOTO N., OHSAWA R., UKAI Y., SAITO A., 1992. Progress in integration of the molecular maps of rice. *Rice Genetics Newsletter*, 9 : 124-128.
- XIAO J.H., GRANDILLO S., AHN S.N., MCCOUCH S.R., TANKSLEY S.D., LI J.M., YUAN L.P., 1996. Genes from wild rice improved yield. *Nature*, 384 : 223-224.
- XIE M., GU H., BEACHY R.N., FAUQUET C., CHEN Z.L., 1996. Molecular cloning of a rice blast resistance gene and its genetic transformation. *In* : IIIrd International rice genetics symposium, G.S. Khush éd., Los Baños, Philippines, IRRI, p. 681-688.
- YADAV R., COURTOIS B., HUANG N., MCLAREN G., 1997. Mapping gene controlling root morphology and root distribution in a doubled-haploid population of rice. *Theoretical and Applied Genetics*, 94 : 619-632.
- YANO M., SASAKI T., 1997. Genetic and molecular dissection of quantitative traits in rice. *Plant Molecular Biology*, 35 : 143-153.
- YUAN L.P., MAO C.X., 1991. Hybrid rice in China, techniques and production. *In* : *Bio-technology in agriculture and forestry: rice*, Y.P.S. Bajaj éd., Berlin, Allemagne, Springer-Verlag, p. 128-150.
- ZEIGLER R.S., TOHME J., NELSON R., LETY M., CORREA-VICTORIA F.J., 1994. Lineage exclusion: a proposal for linking blast population analysis to resistance breeding. *In* : *Rice blast disease*, R.S. Zeigler *et al.* éd., Wallingford, Royaume-Uni, CAB International, p. 267-292.
- ZHANG H.B., WING R.A., 1997. Physical mapping of the rice genome with BACs. *Plant Molecular Biology*, 35 : 115-127.