Lignes directrices du programme ORSTOM sur la génétique des riz

André CHARRIER * et Gérard SECOND **

Résumé : Après sa première expérience de recherche en Afrique, Jean Pernès a initié et soutenu nombre de travaux sur les ressources phytogénétiques de ce continent. En particulier, il a convaincu la Direction Générale de l'ORSTOM de l'importance de ce thème et jeté les bases d'une Unité de recherche développant son approche conceptuelle des ressources génétiques. C'est de cette volonté qu'est né, au cours des années 70, un programme ORSTOM d'étude des riz africains réalisé en collaboration avec différents instituts nationaux et internationaux.

L'approche de Jean Pernès se fonde sur deux avantages de l'amélioration des plantes en milieu tropical : 1) l'importance du réservoir génétique ; 2) la création possible de types cultivés originaux. Au travers de l'exemple des riz, nous mettons en exergue les stratégies et les méthodologies mises en oeuvre.

Mots-clés : Afrique, riz, ressources génétiques, diversité génétique.

Abstract : After his first experience of research in Africa, Jean Pernès initiated and sustained a number of projects concerned with plant genetic resources on this continent. In particular he has succeeded in convincing the Directors of ORSTOM of the importance of this area and has set up a research unit to develop his conceptual approach to Genetic Resources. One branch of this research was the development in the seventies of an ORSTOM research project carried out in collaboration with different national and international institutes on strains of African rice.

Jean Pernès' approach exploits the ease with which plant breeding is possible in a tropical environment because of : 1) the availability of genetic resources ; 2) the fact that it is possible to breed novel cultivars. Taking rice as an example, we focus on the strategies and methodologies employed.

Key words : Africa, rice, genetic resources, genetic diversity, breeding strategies.

* ORSTOM, UR3A, BP 5045, 911 av. Agropolis, 34032 Montpellier cedex 01, France.
** IRRI, Plant Breeding and Moleculars Genetics, PO Box 933, Manila, Philippines.

Introduction

Au début des années 70, après une dizaine d'années d'activité en Afrique, Jean Pernès s'était forgé une vision originale de l'amélioration des plantes en milieu tropical. Par rapport aux régions tempérées à agriculture intensive, les grands traits de cette différenciation sont résumés dans le Tableau 1.

Tableau 1 : Fondements et orientations de l'amélioration des plantes

	Régions tropicales et méditerranéennes	Régions tempérées
Evolution des plantes	Expansion à partir des zones refuges du Pléistocène	Colonisation progressive soumise à de fortes pressions sélectives
Diversité biologique	Réservoir génétique des formes primitives peu différenciées	Pauvreté spécifique
Domestication	Zones d'origine et de diversification	Diversification secondaire
Objectifs de l'amélioration	Rusticité, adaptation et tolérance aux stress	Spécialisation et amélioration qualitative
Types variétaux	Cultivars diversifiés à structure génétique large	Cultivars typés à base génétique étroite
Stratégies	Exploitation globale de la variabilité (prospections, hybridations larges)	Améliorations ponctuelles (back-cross, transformation génétique)

La polarisation de l'amélioration des plantes entre ces deux voies n'est bien entendu pas aussi schématique. Ainsi, toute source de variation est utilisable partout mais sous différentes modalités ; de même, les théories de la sélection végétale ont une valeur générale mais les stratégies développées sont très diversifiées.

Pour Jean Pernès, l'amélioration des plantes en Afrique devait donc privilégier :

1) le rassemblement au cours des collectes de la variabilité des cultivars locaux, des formes adventices et des espèces spontanées apparentées ;

2) l'exploitation extensive de cette variabilité après étude de la diversité génétique et des hybridations entre les différentes formes ;

3) les changements de programmation génétique entretenus par multiplication végétative.

Ainsi, Jean Pernès a mis en avant l'exploitation des ressources phytogénétiques à une époque où cette problématique était surtout développée dans les centres internationaux de recherche agronomique et où fut créé le Conseil international des ressources phytogénétiques (IBPGR). Son principal mérite a été :

1) de convaincre les directions des organismes français de recherche dans les pays tropicaux (ORSTOM et Instituts spécialisés de l'ex-GERDAT) de l'importance de ce thème ;

2) de créer une école de pensée originale et francophone sur les ressources génétiques végétales grâce à l'enseignement dispensé à l'Université de Paris XI et aux recherches conduites au CNRS.

Aujourd'hui, les chercheurs de l'ORSTOM rendent hommage à Jean Pernès qui avait créé le laboratoire de Génétique d'Adiopodoumé en Côte d'Ivoire. Son approche conceptuelle des ressources génétiques y a été développée par ses élèves et ses disciples ; elle demeure le point focal de l'Unité de recherche ORSTOM « Bases biologiques de l'amélioration des plantes tropicales » créée en 1984.

Parmi les programmes réalisés en Afrique, l'étude génétique des riz touchait directement les thèmes de réflexion de Jean Pernès sur la domestication, l'organisation de la diversité génétique, les rapports « cultivé x spontané » au sein des complexes d'espèces des céréales. Nous rappellerons ici les principales orientations de ce programme tel qu'il les avait définies en 1974 et quelques-uns des résultats originaux obtenus.

Le programme riz défini par Jean Pernès

Son intitulé initial était : « Structure de l'espèce *Oryza glaberrima* (riz africain) et ses relations avec les espèces sauvages et le riz cultivé asiatique *O. sativa* ».

L'orientation de ce programme répondait aux principaux centres d'intérêt suivants :

1) Focaliser la recherche sur les riz africains car à cette époque, l'essentiel des efforts internationaux étaient consacrés au riz en Asie (création de l'IRRI en 1964). Certes, l'Afrique ne représente que 2 % de la production mondiale, mais c'est le continent où la consommation se développe le plus, en rapport avec l'urbanisation. En outre, il y a urgence à rassembler les ressources génétiques des riz africains car les variétés traditionnelles disparaissent et les milieux se transforment rapidement.

2) Comprendre l'organisation évolutive du complexe multispécifique des riz en Afrique. Il est constitué de 4 espèces diploïdes (2n = 24) du genre *Oryza* appartenant au groupe *Sativa* (génome commun A) :

- une espèce autogame cultivée et domestiquée localement, *O. glaberrima* Steud. ;
- une autre espèce autogame cultivée, introduite en Afrique à l'époque historique, *O. sativa* L., où l'on distingue habituellement les sous-espèces *indica* et *japonica* ;
- une espèce annuelle autogame spontanée *O. barthii* = *O. breviligulata* A. Chev. et Roehr. caractéristique des mares temporaires des savanes soudano-sahéliennes et du « bush » d'Afrique australe ;
- la seule espèce pérenne allogame spontanée *O. longistaminata* A. Chev. et Roehr. fréquente dans les zones inondées, les mares temporaires et les vallées des grands fleuves africains.

3) Etudier la situation particulière d'*O. glaberrima* associée à :
- sa domestication locale et son couplage avec l'espèce spontanée parente,
- sa disparition au profit des cultivars du riz asiatique,
- la coexistence dans de nombreux champs des deux espèces cultivées.

4) Aborder le rôle du compartiment *O. longistaminata*, le seul représentant africain des formes spontanées pérennes correspondant à l'espèce *O. rufipogon* Griff. en Asie et en Australie.

Pour atteindre ces objectifs, Jean Pernès a donné d'emblée la priorité :
- au choix des pools géniques à explorer et à collecter en Afrique,
- à la nature des échantillonnages et aux équipes de collecteurs,
- à l'analyse de la diversité génétique des populations cultivées et spontanées par les marqueurs enzymatiques,
- à l'importance et la signification des formes adventices et sauvages récoltées,
- à l'étude de l'adaptation et des caractères agronomiques originaux évalués au champ (riz pluvial) et en rizière (riz aquatique),
- à l'élaboration de stratégies d'utilisation des ressources génétiques calquant les processus évolutifs observés *in situ* par l'analyse des populations.

Les prospections

Pour Jean Pernès, deux écueils devaient être évités : l'approche du botaniste à la recherche de la variabilité exprimée *in situ* ; celle du sélectionneur avide de cultivars d'intérêt immédiat. Ces deux attitudes réductrices ne prennent pas en compte l'essentiel de la variabilité cachée dans un pool génique bien intégré, réservoir des diversités de toutes origines, source des compatibilités avec les formes différenciées des zones marginales. Ainsi la prospection des riz cultivés, adventices et spontanés d'Afrique a été conçue de façon extensive, sans *a priori*, en couvrant la diversité ethno-écogéographique. Les équipes de collecte ont associé botaniste, généticien et sélectionneur.

Quatorze prospections ont été réalisées depuis 1974 dans onze pays d'Afrique, à Madagascar mais aussi en Inde et en Australie. L'ORSTOM ne pouvait supporter seul de telles missions ; elles ont bénéficié du double soutien :
- de chercheurs extérieurs (IRAT et centres nationaux de recherche agronomique),
- de financements français (CIRAD, CNRS, ORSTOM) et internationaux (IBPGR).

De l'ordre de 4 000 échantillons ont été collectés et représentent (Tableau 2) :
- les variétés traditionnelles locales d'*O. sativa* (2 800) et *O. glaberrima* (770),
- les espèces sauvages et formes adventices (500).

Tableau 2 : Nombre total d'échantillons de riz collectés en Afrique

O. sativa	2816
O. glaberrima	771
O. breviligulata	324
O. longistaminata	173
Autres	36

Ce matériel végétal couvre la variabilité de l'ensemble du groupe *Sativa* en Afrique. Il a été largement diffusé :
- aux banques de gènes désignées par l'IBPGR pour assurer la conservation internationale des riz (IRRI/IITA/WARDA),
- aux collections de travail des centres africains de recherche agronomique,
- aux conservatoires de l'IRAT et de l'ORSTOM (France).

La domestication des riz

Selon Nayar (1973), il y aurait eu une seule domestication du riz en Inde dans la province de Jeypore il y a 10 000 ans ; le riz cultivé se serait ensuite diversifié en Asie dans les formes *indica* (Inde et Asie du Sud-Est) et *japonica* (centre et nord de la Chine, Corée et Japon) ; il aurait été introduit en Afrique il y a 3 000 ans au cours des migrations humaines, pour donner naissance à *O. glaberrima*. Cette vision a été modifiée par Oka (1974) et Chang (1976) en deux domestications indépendantes du riz, l'une en Afrique, l'autre en Asie avec différenciation en deux ou trois sous-espèces.

Les premiers travaux des généticiens ORSTOM ont apporté un éclairage nouveau à ce débat :
- par l'emploi de marqueurs moléculaires de la structure du génome : mise au point de l'électrophorèse d'enzymes (Second et Trouslot, 1980).
- par l'élargissement du marquage moléculaire à l'ensemble des espèces du genre *Oryza* ; outre l'étude approfondie des espèces africaines, une collection représentative de la diversité mondiale des riz a été étudiée en faisant appel, en particulier pour *O. sativa*, aux origines asiatiques.

Ainsi, l'analyse de la variabilité enzymatique pour 40 loci d'une soixantaine de souches de riz présentée sur la figure 1 permet de mettre en évidence une structuration en trois groupes distincts :
- l'espèce cultivée africaine *O. glaberrima* est peu variable (types flottant et non flottant) ; elle est indistinguable enzymatiquement de son ancêtre spontané *O. breviligulata* plus variable. Portères (1950) avait le premier avancé cette filiation.
- l'espèce cultivée asiatique *O. sativa* est beaucoup plus variable ; sa diversité allélique est principalement liée à sa différenciation en deux sous-espèces, *indica* et *japonica*, bien qu'avec certains intermédiaires.

Cette structuration en trois groupes équidistants (distances génétiques) a été interprétée par Second (1982) comme le résultat de trois domestications indépendantes. Les quelques formes intermédiaires d'*O. sativa* et les formes

adventices s'expliqueraient par les recombinaisons entre types *indica* et *japonica*, et par les introgressions à partir des riz sauvages *O. rufipogon* en Asie et des différentes espèces en Afrique.

Un modèle de la domestication des riz était proposé, selon le processus suivant :

- une domestication « primaire » des formes *indica*, *japonica* et *glaberrima* respectivement, en Chine, Asie du Sud et Afrique de l'Ouest. Ces formes domestiquées ont une diversité limitée.
- une domestication « secondaire » continue d'*O. sativa* à partir des introgressions réciproques entre formes *indica* et *japonica* (l'hybridation entraîne un retour à des formes égrenantes et aristées proches des riz sauvages. Le retour à la fertilité des hybrides s'effectue spontanément par croisement en retour sur l'une des formes parentales. La diversité génétique est créée par recombinaison, et probablement aussi par une augmentation des taux de mutation, occasionnée par l'hybridation entre formes éloignées. Le succès de la forme domestiquée entraîne sa confrontation génétique avec de nouvelles formes sauvages.

Ce nouveau modèle de domestication a d'abord été combattu par les généticiens qui avaient formulé des hypothèses contradictoires, et par la plupart des sélectionneurs qui avaient généralement observé que les hybrides *indica/japonica* ne produisent pas de combinaisons favorables, mais aussi par ceux qui n'acceptaient pas que l'on puisse transposer à l'Asie un modèle africain.

L'accumulation des données isozymiques sur une collection plus importante d'*O. sativa* d'Afrique (Kochko, 1987) et la collection mondiale IRRI (Glaszmann, 1987) n'a pas remis en cause les premières données rappelées ci-dessus. Elle est en accord avec une limitation des flux géniques entre les deux sous-espèces d'*O. sativa* (Pham, 1990) avec des distorsions de ségrégation.

Afin de mieux comprendre les relations phylogénétiques des riz et répondre aux critiques, nous avons alors étendu notre domaine d'étude aux riz sauvages et cultivés dans le monde, ainsi qu'à l'ensemble de la tribu des Oryzées, tout en tirant parti de l'évolution des techniques de détection des marqueurs moléculaires et des nouvelles prospections, de formes sauvages en particulier. Ces activités ont pu être développées grâce aux relations tissées avec des laboratoires de biologie moléculaire (Dr Delseny et Tanksley) et les centres de recherche impliqués dans la génétique des riz (NIG, IRRI).

Des marqueurs, cartographiés ou non, sont maintenant disponibles en nombre illimité : RFLP pour copies uniques ou répétées ; RAPD.

Wang et Tanksley (1989) ont publié une étude au niveau RFLP en utilisant 10 sondes et 5 enzymes de restriction pour analyser 70 variétés d'*O. sativa :* 62 variétés sont identifiées et il y a une corrélation claire avec la variabilité isozymique organisée en groupes de I à VI selon Glaszmann (1987). L'Analyse en Composantes Principales montre que les variétés des groupes I et VI sont les plus distants alors que les variétés des groupes II, III, IV et V sont intermédiaires en termes de distances génétiques. Les groupes I et VI correspondent clairement à la distinction *indica* et *japonica*.

Des analyses non publiées du même matériel, plus 8 variétés d'*O. glaberrima*, ont porté le nombre de sondes utilisées à 57, avec un seul enzyme de restriction, EcoRI. L'analyse des résultats par ACP nous indique que :

- la différenciation *indica/japonica* représente un continuum, mais toutes les variétés classées groupes I et VI se trouvent aux extrêmes de la distribution (elles représentent l'immense majorité des variétés de riz dans le monde). Noter que les groupes « satellites » III et IV, variétés flottantes, font partie de ce continuum.
- Les groupes I et VI et *O. glaberrima* apparaissent par l'examen des distances calculées comme remarquablement équidistants.

En outre, l'utilisation de marqueurs cartographiés devrait en fournir une preuve directe, en montrant que dans une variété à dominante « *indica* », les marqueurs « *japonica* » ne sont pas distribués au hasard sur tous les chromosomes, et réciproquement.

Les résultats préliminaires RAPD donnent aussi une distinction *indica-japonica* parmi les riz *O. sativa*. Enfin l'examen de la diversité au niveau de l'ADN chloroplastique a également conforté l'hypothèse d'une domestication des sous-espèces *indica* et *japonica* à partir de riz sauvages pré-différenciés ainsi que l'existence des hybridations, avec échange cytoplasmique, entre *indica* et *japonica* (Second, 1991).

A ce propos, la multiplicité des formes intermédiaires et adventices a été recherchée dans les introgressions entre les espèces cultivées et les riz sauvages. L'étude des riz en Afrique apporte des informations originales. Un premier exemple est fourni par le couple d'espèces annuelles autogames *O. glaberrima* (cultivé) — *O. breviligulata* (spontané). Au Mali, cette dernière occupe de petites mares temporaires isolées à la périphérie des zones inondables de culture d'*O. glaberrima*. Ces 2 espèces qui ne manifestent pas de barrières reproductives rentrent en contact grâce à la dispersion des graines fortement aristées d'*O. breviligulata* à l'occasion des déplacements des troupeaux. Il en résulte un continuum de types intermédiaires très fréquents sous forme d'adventices dans les zones de rizières mal entretenues (Bezançon *et al.*, 1989).

Un deuxième exemple de phénomènes introgressifs naturels a été mis en évidence entre *O. sativa* et l'espèce sauvage *O. longistaminata* (Ghesquière, 1988). Celle-ci se caractérise par sa pérennité (rhizomes) et un mode de reproduction allogame. Il existe entre ces 2 espèces une barrière reproductive efficace à déterminisme génétique simple qui entraîne l'avortement des albumens hybrides. Néanmoins, quelques cas d'introgressions ont été détectés par les marqueurs enzymatiques aussi bien chez les cultivars locaux d'*O. sativa* que dans les populations d'*O. longistaminata*. Ces échanges génétiques sont très clairs chez des plantes spontanées particulières appelées « Obake », caractérisées par l'absence de rhizome et une autocompatibilité partielle.

Stratégies d'utilisation des ressources génétiques

Elles sont fondées sur les relations évolutives et l'organisation génétique des ressources génétiques évaluées. Dans le complexe *Sativa* du genre *Oryza*, nous présenterons deux exemples de stratégies de l'amélioration génétique des riz cultivés fondées sur les ressources génétiques.

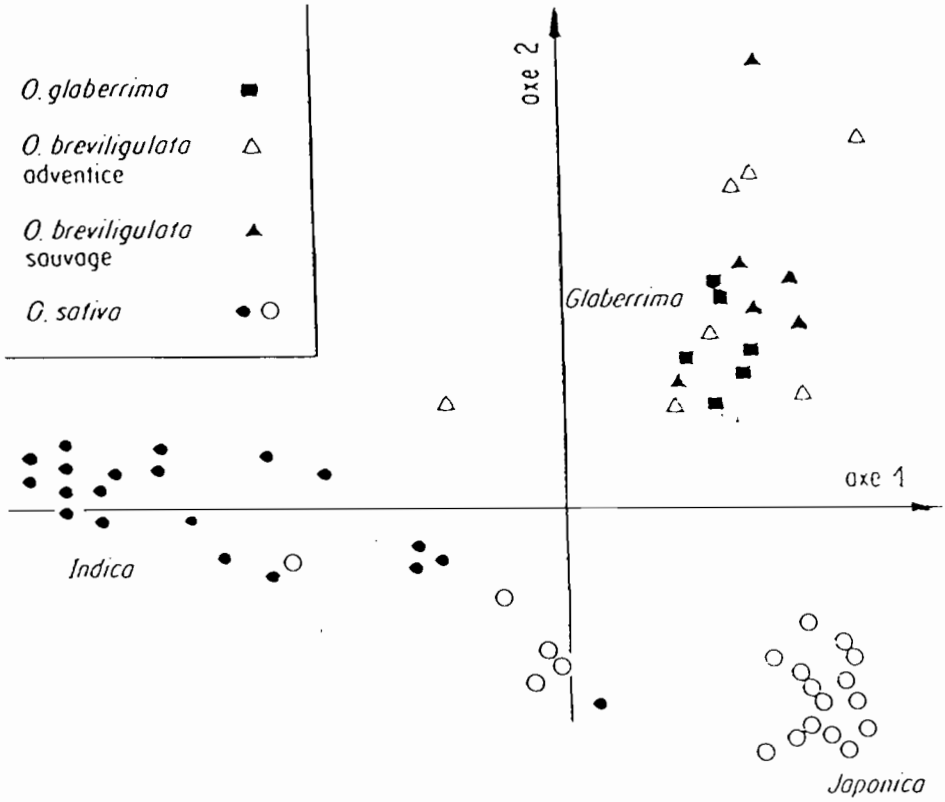

Fig. 1. — Distribution, dans le premier plan d'une analyse factorielle des correspondances, de 60 lignées décrites par 32 locus polymorphes considérés comme autant de caractères avec différents états selon l'électrothermomorphe (Second, 1982).

Le premier se rapporte à la différenciation au sein d'*O. sativa* : expérimentalement, le nombre de croisements *indica/japonica* est étudié (Clément et Poisson, 1984 ; Pham, 1990). Une diversité énorme est généralement observée parmi les lignées fixées obtenues par haploïdie ou autofécondation, avec de nombreux exemples de transgressions déjà décrits par Arraudeau (1975). Ce n'est donc pas un manque de recombinaison (comme le prouve la carte génétique) qui rend l'utilisation des croisements *indica/japonica* délicate ! Il faut considérer ces croisements comme « semi-éloignés » et utiliser les rétrocroisements en exploitant des effectifs importants.

Les croisements *indica/japonica* ayant conduit à des variétés importantes ne sont pas rares :

1) Mashuri est la variété probablement la plus cultivée en Asie du Sud. Elle fut obtenue à la suite d'un rétrocroisement *indica/japonica*.

2) Les variétés coréennes Tongil sont considérées comme les records de rendement en riz dans le monde. Elles furent obtenues à partir de croisements *indica/japonica* (variétés japonaises/variétés de l'IRRI).

3) Les variétés les plus connues de l'IRRI sont considérées comme des *indica* ; elles ont toutes dans leur pedigree des variétés américaines, elles-mêmes sélectionnées à partir de variétés philippines dont l'origine *japonica* n'est pas reconnue par tous.

Si tel est le cas, l'examen de la structure génétique des variétés modernes devrait mettre en évidence au niveau de nombreux marqueurs un positionnement intermédiaire dans la différenciation *indica/japonica*.

Le second exemple concerne l'utilisation des ressources génétiques d'*O. longistaminata* : elle nécessite le transfert de sa variabilité sous forme de populations-sources proches des riz cultivés. Les modalités d'exploitation de la diversité générée par ce type de croisement ont été étudiées (Causse, 1989). L'existence de l'allogamie permet la construction de formes introgressées et l'augmentation des recombinaisons entre les types *indica* et *japonica* d'*O. sativa*. L'évolution de la fertilité entraîne rapidement une réduction des taux d'intercroisement et un retour rapide vers le phénotype cultivé.

Bibliographie

ARRAUDEAU M., 1975 — Réflexions sur le choix des géniteurs et sur certaines voies d'obtention de variétés nouvelles chez le riz (*O. sativa* L.). *Agronomie Tropicale*, **XXX-1** : 8-17.

BEZANÇON G., CAUSSE M., GHESQUIERE A., DE KOCHKO A., PHAM J.L. et SECOND G., 1989 — Les riz en Afrique : diversité génétique, relations interspécifiques et évolution. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, **136**, Actual. Bot., 251-262.

CAUSSE M., 1989 — Evolution de la diversité et de l'allogamie dans une population artificielle entre le riz cultivé *Oryza sativa* L. et l'espèce sauvage *O. longistaminata* A. Chev. et Roehr. *Thèse ès Sciences, Univ. Paris XI*, Orsay. 242 p.

CHANG T.T., 1976 — Rice. *In Evolution of Plants*. N. W. Simmonds (ed) Univ. of California, Berkeley Press. 98-104.

CLEMENT G. et POISSON C., 1984 — Analyse de croisements intra et intergroupes chez *O. sativa* L. Applications à la sélection du riz pluvial en Côte d'Ivoire. *Mémoires et Travaux de l'IRAT*. n° **8**, 78 p.

GHESQUIERE A., 1988 — Diversité génétique de l'espèce sauvage de riz *Oryza longistaminata* A. Chev. et Roehr., et dynamique des flux géniques au sein du groupe *Sativa* en Afrique. *Thèse Etat, Univ. Paris XI, Orsay*. 228 p.

GLASZMANN J.C., 1987 — Isozymes and classification of Asian rice varieties. *Theor. Appl. Genet.*, **74**, 21-30.

KOCHKO (De) A., 1987 — Isozymic variability of traditionnal rice *Oryza sativa* L. in Africa. *Theor. Appl. Genet.*, **73**, 675-682.

NAYAR N.M., 1973 — Origin and cytogenetics of rice. *Adv. Genet.*, **17**, 153-292.

OKA H. I., 1974 — Experimental studies on the origin of cultivated rice. *Genetics*, **78**, 153-292.

PHAM J.L., 1990 — Genetic diversity and intervarietal relationships in rice (*Oryza sativa* L.) in Africa. *Communication au 2nd Rice Genetics Symposium*, IRRI, Philippines.

PORTERES R., 1950 — Vieilles agricultures de l'Afrique intertropicale. Centre d'origine et de diversification variétale primaire et berceaux d'agriculture antérieurs au XVIème siècle. *Agronomie Tropicale*, **V**, 489-507.

SECOND G., 1982 — Origin of the genetic diversity of cultivated rice (*Oryza* spp.), study of the polymorphism scored at 40 isozyme loci. *Jap. J. Genet.*, **57**, 25-57.

SECOND G., 1986 — La domestication en régime autogame : exemple des Riz (*Oryza* spp.). *Bull. Soc. bot. Fr.*, 133, Actual. bot., (1) : 35-44.

SECOND G., 1990 — Molecular markers in rice systematics and the evaluation of genetic resources. in *Rice*. Series Biotechnology in agriculture and forestry, **14**. Bajaj Y.P.S. (Ed). Springer Verlag. New York.

SECOND G. et TROUSLOT P., 1980 — Electrophorèse d'enzymes de riz (*Oryza* spp.) *Trav. et Doc. ORSTOM*, n° **120**, ORSTOM, Paris, 88 p.

WANG Z.Y. et TANKSLEY S.D., 1989 — Restriction fragment length polymorphism in *Oryza sativa*. *Genome*, **32**.

Charrier André, Second Gérard.

Lignes directrices du programme ORSTOM sur la génétique des riz.

In Complexes d'espèces, flux de gènes et ressources génétiques des plantes.

Paris (FRA) : Bureau des Ressources Génétiques, 1992, p. 37-46