

OFFICE DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE ET TECHNIQUE OUTRE-MER

CENTRE D'ADIPODOUME
BP.V51 - ABIDJAN - (Côte d'Ivoire)

Laboratoire de Génétique

Etude de la structure génétique des variétés traditionnelles
de riz - en Afrique -

par

A. GHESQUIERE

K. MIEZAN

Séminaire ORSTOM-IRAT
Paris- 1.3 septembre 1982

FIS R.449

Depuis plus de deux ans, une partie des activités du laboratoire de Génétique d'Adiopodoumé a été consacré à l'étude des cultivars traditionnels de riz. C'est ainsi qu'il a été étudié plus de 500 lignées d'*Oryza sativa* correspondant à près de 200 variétés issues des prospections ORSTOM-IRAT tant en Afrique de l'Ouest qu'en Afrique de l'Est ; de même un échantillonnage de 250 lignées d'*Oryza glaberrima* provenant de la prospection de Guinée-Conakry (BEZANCON-KOFFI 1980) a été également étudié dans l'objectif de compléter les travaux menés sur cette espèce depuis 1974 (SECOND, 1982). Cette étude a été conduite sous le double aspect du polymorphisme enzymatique sur gel d'amidon, (SECOND, TROUSLOT 1980) et d'études phénotypiques portant sur de nombreux caractères par des essais de terrain et des analyses de descendance.

1. ETUDE DU POLYMORPHISME ENZYMATIQUE

1.1 Etudes de lignées :

1.1.1 *Oryza sativa*

En 1982, un essai comportant plus de 150 variétés traditionnelles et visant à une représentation la plus objective possible de la diversité géographique et écologique d'*O. sativa* en Afrique ainsi que des types de riziculture a été mené à Adiopodoumé. *O. sativa* présente une variabilité enzymatique très importante, 60% des loci sont polymorphes et l'on mesure une diversité génétique du même ordre de grandeur que celle observée par SECOND (1982) (tab. 1,2). Tous les électromorphes fréquents ont été identifiés et seuls quelques électromorphes très rares n'ont pas été retrouvés dans l'échantillonnage africain. La réaction au phénol (OKA, 1953) qui permet de classer *O. sativa* en type *japonica* et *indica* a été également étudiée sur ces mêmes lignées ; 28% d'entre elles manifestent une réaction négative et sont caractérisées par une diversité génétique faible, au contraire le type *indica* qui est prédominant manifeste une diversité génétique beaucoup plus importante.

Au cours de ces essais, il a été décelé chez certaines lignées des électromorphes plus ou moins fréquemment observés chez *Oryza longistaminata* celles-ci contribuent pour 1,8% de la diversité génétique

Locus	Nombre d' Electromorphes	Diversité Génétique:H		Locus	Nombre d' Electromorphes	Diversité Génétique:H	
		<u>O.glaberrima</u>	<u>O.sativa</u>			<u>O.glaberrima</u>	<u>O.sativa</u>
Adh A	2	0	0,041	Est A	1	0	0
Gdh A	1	0	0	B	2	0	0,206
E		0	0	C	2	0	0,499
Hdh A	1	0	0	D	3	0	0,342
B	3	0,046	0	E	3	0	0,629
C	1	0	0	F	2	0	0,473
Idh A	1	0	0	G	2	0	0,497
Pgd A	3	0,072	0,517	H	3	0,5	0,488
B	1	0	0	I	3	0	0,404
Cat A	2	0	0,195	J	3	0	0,297
Pox A	1	0	0	Ca	2	0	0,482
B	4	0,009	0,663	Pac B	2	0	0,404
C	2	0	0,162	C	2	0	0,398
D	1	0	0	E	1	0	0
E	2	0	0	Lap A	2	0	0,496
Got A	2	0	0,042	B	1	0	0
B	1	0	0	C	3	0	0,095
C	2	0	0,037	D	1	0	0
Pgm A	1	0	0	E	3	0	0,382
				Pgi A	3	0,449	0,498
				B	4	0	0,389

Tableau 1 : Nombre d'électromorphes observés par loci et diversité génétique estimée sur 40 loci chez les riz cultivés.

	Diversité Génétique Totale	Diversité inter-groupe (réaction au phénol)	Diversité intra-groupe
<i>O. sativa</i>	0,2159	0,1003 46,4%	0,1156 53,6%
<i>O. glaberrima</i>	0,0269	0,0045 16,7%	0,0224 83,3%

Tab. 2 : Diversité Génétique chez les riz cultivés

chez *O. sativa* ; l'une d'entre elles a été prospectée à plusieurs reprises en Guinée-Bissau, en Côte d'Ivoire et en Guinée-Conakry et il est donc possible que des introgressions performantes avec *O. longistaminata* se soient réalisées et aient été sélectionnées par la suite. Souvent, ces formes introgressées présentent des phénotypes très convergents avec *O. glaberrima* avec lequel elles peuvent être confondues sur la simple observation de la panicule (nombre de ramifications secondaires, grains courts et aplatis, égrenage, péricarpe coloré).

Chez *O. sativa*, la diversité génétique provient essentiellement de la distinction en deux types *japonica* et *indica* (tab. 2, fig. 1), d'où des modifications plus ou moins importantes des fréquences alléliques et de la diversité génétique qui en résulte suivant la constitution de l'échantillon étudié, ces modifications masquant toute autre source de variation. Ainsi, il est possible avec un faible échantillonnage d'obtenir une diversité génétique aussi élevée que celle mesurée sur un grand nombre de lignées. Il semble cependant qu'en Afrique, un polymorphisme plus important soit entretenu au niveau de certains loci : Lap E, Est Ca, Pgd A.

1.1.2 *Oryza glaberrima*

L'étude des cultivars traditionnels d'*O. glaberrima* en Guinée manifeste un polymorphisme global faible avec 12,5% des loci polymorphes. Deux loci Est H et Pgi A rendent compte de plus de 85% de la diversité génétique totale (Tab. 1,2). *O. glaberrima* montre également des deux types de réaction au phénol avec cependant une fréquence relative beaucoup plus faible des réactions négatives. Il ne semble pas possible de relier la réaction au phénol avec une structure génétique particulière sur la base du polymorphisme enzymatique. Contrairement à *O. sativa*, une contribution importante de la diversité génétique totale (13%) provient d'allèles d'origine introgressive. Ce phénomène a été principalement observé dans la région du Fouta Djallon dans des situations écologiques de mare avec présence d'*Oryza breviligulata* où des populations complexes ont été prospectées et qui montrent une forte variabilité en ce qui concerne la forme et la dimension des grains, l'arrestation, la coloration des caryopses et le port de la plante ; ces populations ont manifestées par ailleurs un polymorphisme enzymatique important avec l'observation de figures hybrides variées pour les loci Pox B, Pgi A,B, Pgd A. La majeure partie du matériel étudié est du type dressé et les quelques formes flottantes observées n'ont pas montré l'électromorphe Io caractéristique de ces formes dans le delta du Niger au Mali. Enfin, deux électromorphes nouveaux Mdh Bo et B5 ont été observés bien que cette

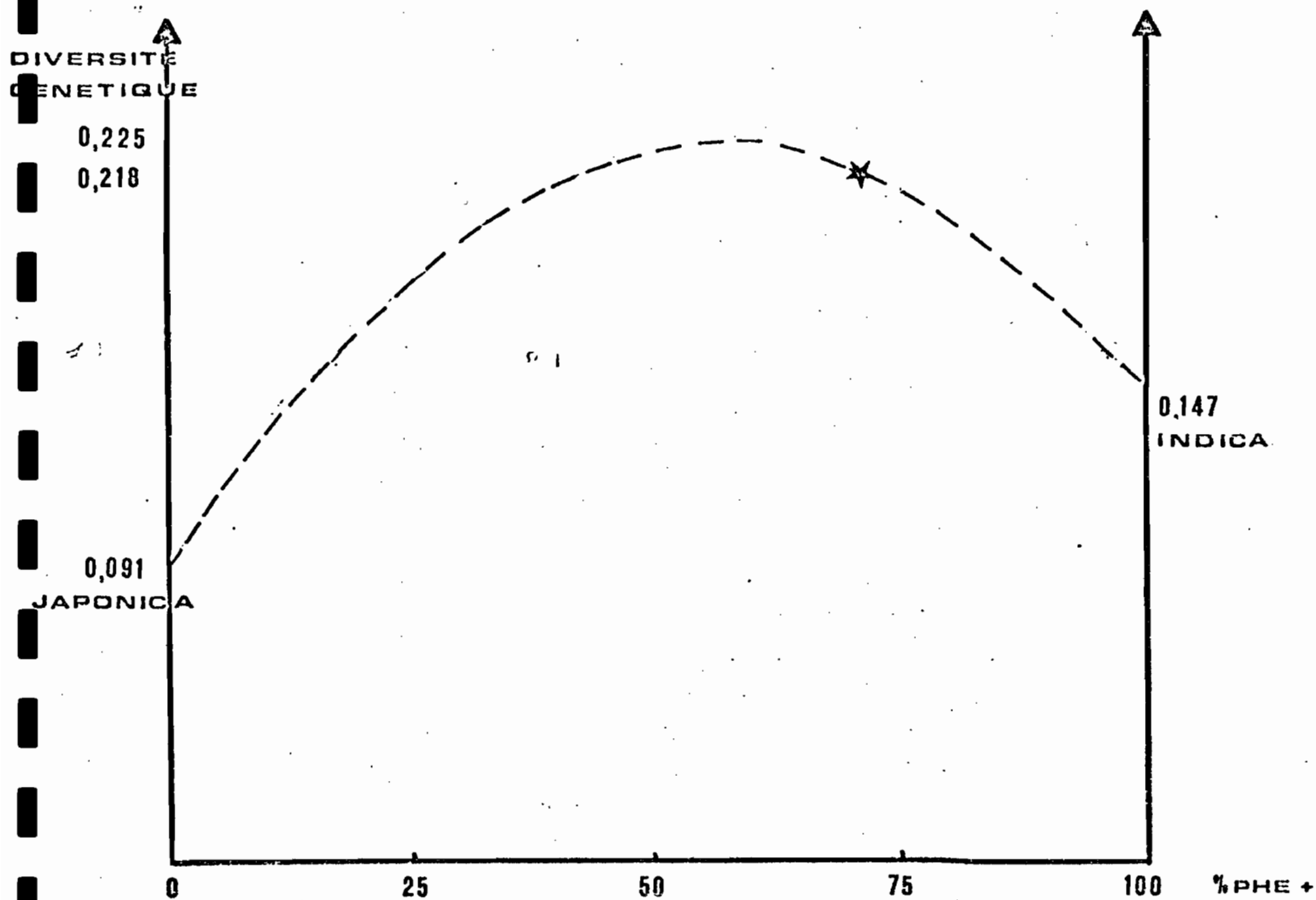


Fig. 1 : Evolution de la diversité génétique totale chez *O. sativa* en fonction de la composition en type de réaction au phénol

★ : position de l'échantillon de cultivars traditionnels mis en essai à Adiopodoumé - 1982.

enzyme soit très peu variable chez les espèces autogames du complexe *sativa*.

L'origine de ce polymorphisme nouveau reste encore à préciser, mais il confirme l'originalité du matériel de Guinée et des situations observées sur le terrain.

1.1.3. Structure génétique chez *O. sativa*

Conformément à la terminologie utilisée par SECOND (1982), il est possible de distinguer les différentes lignées à partir de structures génétiques définies sur le polymorphisme enzymatique de quatre loci : Pgi A,B, Cat A, Est E, (tab. 3). On constate qu'il y a très peu de formes ancestrales *japonica*, par contre les formes *indica* ancestrales et surtout les formes *indica* "hybrides" sont très bien représentées ; la structure 5 qui rassemble toutes les autres combinaisons possibles des types parentaux constitue le groupe le plus important avec près de 50% des lignées. Ainsi d'une manière générale la diversité d'*O. sativa* en Afrique se caractérise par une très grande abondance de formes hybrides et une faible représentation des formes parentales surtout en ce qui concerne *japonica*.

Pour mieux étudier les structures hybrides des riz africains, la totalité des structures observées a été considérée (tab. 4) ; de plus, des scores ont été attribués pour chacune de ces structures suivant le type d'allèle ancestral présent sur les quatre loci : une forme allélique ancestrale *japonica* est notée -1 et de même, une forme allélique ancestrale *indica* est notée +1. Sur les 16 structures possibles 8 seulement sont observées ; il est possible ainsi de définir une seconde structure *japonica* "hybride" de score -2, ainsi que deux nouvelles structures *indica* "hybrides" de score 0 et +2 respectivement. La réaction au phénol définit également très clairement ces nouvelles structures : négative pour *japonica*, positive pour *indica*. Contrairement aux autres structures génétiques qui ne manifestent qu'une seule réaction au phénol possible, la structure n° 6 (2,1,1,+) est la seule qui puisse montrer des réactions positives ou négatives, cette formule est largement représentée en Afrique et constitue près de 50% des formules hybrides totales.

1.1.4. Relation entre structure génétique et cycle

Quatorze loci pour lesquels il est facile de distinguer les formes ancestrales ont été utilisées de la même manière que précédemment afin d'établir des scores discriminants. Les différentes structures

N°	Type d'association	Classification de la lignée	Notation	Réaction au phénol	Electromorphes				SECOND (1980)	O.sativa africain
					PGI A	PGI E	Cat A	Est E		
1	Japonica Parentale	Japonica	○	-	2	1	2	0	0,41	0,028
2	Japonica hybride	Japonica	△	-	2	1	2	+	0,06	0,026
3	Indica hybride	Indica	▲	+	1	1	1	+	0,07	0,279
4	Indica Parentale	Indica	●	+	1	2	1	+	0,21	0,157
5	Autres combinaisons		□						0,25	0,45

Tableau 3 : Type d'association entre les électromorphes appartenant à 4 loci et réaction au phénol correspondante.

Tableau 4 : Ensemble des structures génétiques observées à 4loci
et réaction au phénol correspondante.

Type de Structure	Notation	Réaction au phénol	Score en allèles ancestraux	Électromorphes				Fréquence
				PGI A	PGI B	Cat A	Est E	
1 Japonica Parentale	○	-	-4	2	1	2	0	0,028
2 Japonica hybride	△	-	-2	2	1	2	+	0,086
5 Japonica hybride	▽	-	-2	2	1	1	0	0,114
6 Javanica	{ □ ■ }	{ - + }	-0	2	1	1	+	0,236
7 Indica hybride	▽	+	0	1	1	1	0	0,043
8 Indica hybride	◆	+	+2	2	2	1	+	0,057
3 Indica hybride	▲	+	+2	1	1	1	+	0,279
4 Indica Parentale	●	+	+4	1	2	1	+	0,157

génétiqes identifiées ont été projetées sur un système d'axe (fig. 2) dans lequel les scores en allèles ancestraux ont été portés en abscisses et la date d'épiaison centrée en ordonnées. Cette disposition rend compte d'une manière analogue à une analyse de correspondance de la diversité d'*O. sativa* et de sa structuration en groupes distincts. Les structures génétiques *japonica* ancestrales et "hybrides" sont toujours associées à des scores faibles et donc à une richesse en formes alléliques *japonica*, inversement, les structures *indica* sont liées à des scores élevés et à des allèles ancestraux de type *indica*. D'autre part, ces scores sont d'autant plus élevés en valeur absolue qu'ils correspondent à des structures ancestrales ; il y a donc sur la base des quatre loci étudiés une représentation fidèle de la distinction *indica-japonica* estimée sur un grand nombre de loci.

La durée du cycle permet également d'isoler les formes *japonica* qui constituent un groupe homogène et précoce. Par contre, les structures *indica* manifestent une très forte variabilité pour la durée du cycle ; 30% au moins de ces structures ont montré des réactions de photosensibilité avec des retards plus ou moins importants de la floraison.

Les lignées d'origine introgressive sont présentes partout, certaines sont associées aux allèles ancestraux *japonica* et d'autres aux allèles ancestraux *indica* ; d'une manière générale, elles ont des scores faibles en valeur absolue et souvent manifestent des réactions au phénol non "orthodoxes" par rapport aux groupes auxquels elles appartiennent ; elles présentent enfin une très grande diversité de cycle avec des lignées extrêmement précoces jusqu'à des types très photosensibles.

De toutes les structures, le type d'association n° 6(2,1,1,+) est la seule qui puisse appartenir à l'un et l'autre des deux groupes ; lorsqu'elle présente une réaction au phénol négative, elle est associée à des allèles ancestraux *japonica* et quand elle présente une réaction au phénol positive, elle est liée à des allèles ancestraux *indica*. Cette structure présente toujours des scores plus faibles en valeur absolue que ceux des structures hybrides ancestrales lui correspondant. De nombreuses variétés considérées comme des types *javanica* présentent cette structure particulière, aussi il serait possible de considérer le type *javanica* non pas comme une forme intermédiaire mais comme une structure commune pouvant faire partie intégrante de l'une ou l'autre des deux formes et qui en accord avec l'hypothèse de SECOND (1982) sur l'origine d'*O. sativa* pourrait jouer le rôle de structure de transfert et permettre l'acquisition d'une très grande variabilité chez cette espèce.

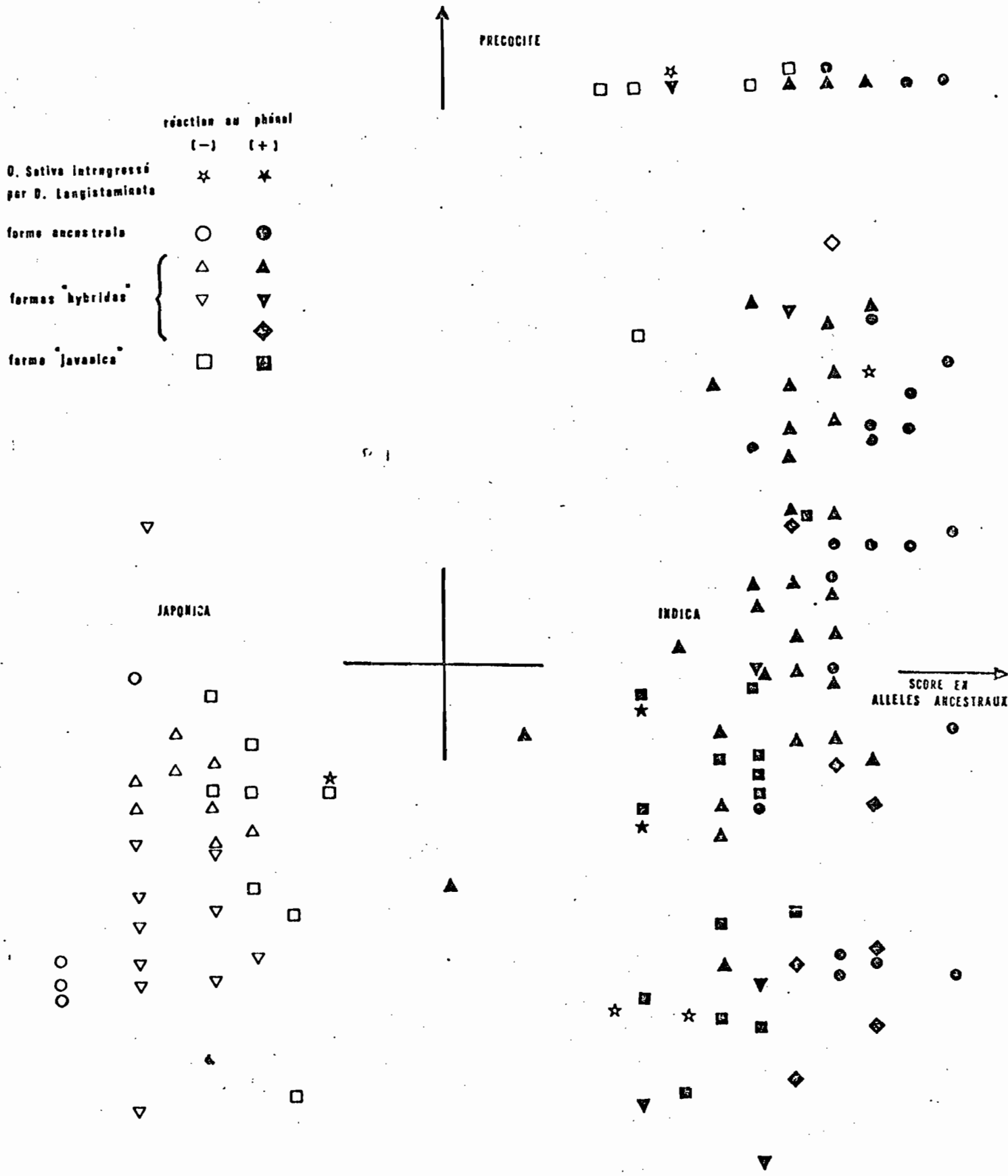


Fig. 2 : Durée du cycle et structure génétique chez *O. sativa*

Sur la figure 3 ont été représentées les valeurs moyennes de chaque structure ainsi que les pays d'origine des différentes lignées étudiées. Les formes *japonica* hybrides constituent la quasitotalité des variétés pluviales de la zone forestière de l'Afrique de l'Ouest : Côte d'Ivoire, Guinée forestière, Fouta Djallon, Guinée Bissau. Dans la région soudano-sahélienne, c'est la structure *javanica* avec une réaction phénol positive qui est très fréquente avec quelques formes *indica* "hybrides" et ancestrales ; la région du lac Tchad et du Nord Cameroun constitue un ensemble homogène avec presque exclusivement des structures *javanica*. L'Afrique de l'Est présente, au contraire, à de très rares exceptions uniquement des formes *indica*, et en particulier la Tanzanie qui est très riche en structures *indica* ancestrales. Une situation exceptionnelle est observée dans les îles de Pemba et de Zanzibar (Tanzanie) où sur une petite zone géographique, une très grande diversité des cultivars traditionnels a été observée (MIEZAN, SECOND, 1978) et où il existe une forte proportion de structures ancestrales des deux types cultivés indifféremment en pluvial ou en rizière.

1.2. Etude des cultivars

1.2.1. *O. sativa*

Les prospections effectuées en Tanzanie (MIEZAN, SECOND, 1979), en Guinée Konakry (BEZANCON, KOFFI, 1980) et en Côte d'Ivoire (GHESQUIERE MIEZAN, 1980) ont permis de constituer de nombreux échantillons à partir de prélèvement de panicules isolées sur le champ ; c'est ainsi que 19 échantillons de Guinée, 25 de Côte d'Ivoire ont été étudiés sur une dizaine de familles par variétés et deux à trois individus par familles.

1.2.1.1. Composantes de la diversité génétique :

Dans plus de 70% des cas, il est observé un polymorphisme dans les variétés, non seulement pour les quatre loci qui ont permis de définir les différentes structures génétiques mais aussi pour d'autres loci : chez les variétés de type *indica* la plus grande variabilité est observée pour loci Est Ca, E, Pox B, Pgi B, par contre chez les variétés *japonica*, ce sont surtout les loci Est D, J, Pgi A, Pgd A, Cat A qui sont concernés. La contribution la plus forte à la diversité génétique totale reste toujours celle attribuée à la différence entre les

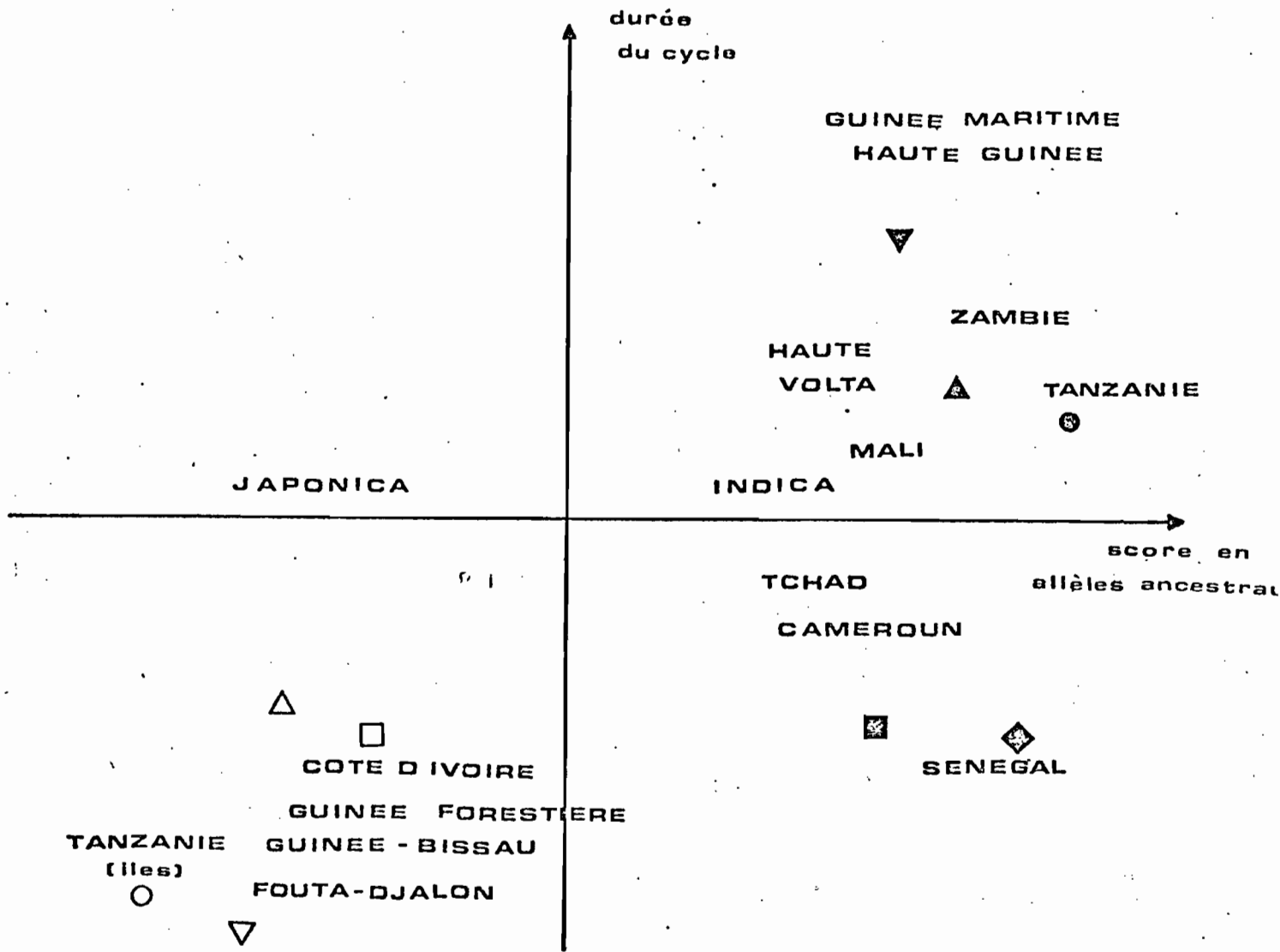


Fig. 3 : représentation des valeurs moyennes pour chaque pays d'origine et pour chaque structure génétique chez *O. sativa*

TABLEAU 5. COMPOSANTES DE LA DIVERSITE GENETIQUE
CHEZ *O. SATIVA*

Tab. 5a : *O. sativa*

	Diversité Génétique Totale	Diversité inter Japonica-indica	Diversité inter variétés	Diversité inter familles
40 loci	0,182	0,0099 (54%)	0,061 (34%)	0,022 (12%)
4 loci (Pgi A,B Cat A, Est E)	0,406	0,199 (49%)	0,132 (33%)	0,075 (18%)

Tab. 5b : *O. sativa japonica*

	Diversité Génétique Totale	Diversité inter variétés	Diversité inter familles
40 loci	0,077	0,065 (84%)	0,012 (16%)
4 loci (Pgi A,B Cat A, Est E)	0,198	0,168 (85%)	0,030 (15%)

Tab. 5c : *O. sativa indica*

	Diversité Génétique Totale	Diversité inter variétés	Diversité inter familles
40 loci	0,090	0,057 (63%)	0,033 (37%)
4 loci (Pgi A,B Cat A, Est E)	0,2155	0,095 (44%)	0,120 (56%)

Tab. 5d : *O. glaberrima*

	Diversité Génétique Totale	Diversité inter variétés	Diversité inter familles
40 loci	0,0269	0,0183 (68%)	0,0086 (32%)

formes *japonica* et *indica*, cependant il reste 12% de la diversité totale qui sont dûs aux différences inter-familiales dans les cultivars (Tab. 5a). Les mêmes composantes calculées sur les quatre loci Pgi A,B, Cat A, Est E, donnent des estimations semblables avec une légère surestimation de la diversité interfamille (Tab. 5a). Dans cette analyse, il n'a pas été tenu compte de la variabilité intrafamille qui correspondrait dans ce cas à l'observation de panicules en ségrégation et donc à une estimation du taux d'allogamie au niveau des populations : en effet si un effectif de trois individus est suffisant au seuil de 5% pour détecter des ségrégations à des loci codant pour des électromorphes migrant à des distances différentes, il est par contre beaucoup trop faible pour des ségrégations du type présence-absence où l'on ne distingue pas les hétérozygotes des homozygotes pour l'électromorphe "présence". Il a été observé dans ce matériel cependant quelques cas de panicules en ségrégation principalement pour les loci Est J et Pgi A ; de même au cours de l'essai à Adiopodoumé, des panicules issues de Guinée et de Tanzanie ont également manifesté ce genre de phénomène accompagné de ségrégations phénotypiques pour la hauteur, l'arrestation, la coloration des glumelles, du caryopse.

Les composantes de la diversité génétique totale sont très différentes suivant que l'on s'adresse à l'un ou l'autre des deux groupes les variétés *japonica* sont beaucoup plus homogènes pour les différentes familles qui les constituent que les variétés *indica* ; il y a donc au niveau des cultivars une importance similaire entre la diversité génétique de tout un groupe et des cultivars qui composent ce groupe (tab. 5b,c).

1.2.1.2. Diversité des structures génétiques dans les cultivars

De la même manière que la variabilité dans les cultivars, la répartition des différentes structures génétiques au sein d'une même variété reflète la diversité de tout un groupe : ainsi dans une même variété *japonica*, il est possible de trouver des formes ancestrales associées à des formes "hybrides" ou différentes formes hybrides associées entre elles ou avec la structure *javanica*. Pour une variété donnée la réaction au phénol est toujours la même et il n'y a jamais d'association entre structures *japonica* et structures *indica*. La position "ubiquiste" de la structure (2,1,1,+) avec ses deux types de réaction au phénol possible confirme encore son appellation de *javanica*.

Certaines situations contradictoires à ces faits peuvent être expliquées par les observations effectuées au cours des prospections :

Dans la région de Bouaflé, en Côte d'Ivoire, où toutes les variétés collectées sont de type *japonica* "hybride", il a été décrit à plusieurs reprises dans toute la région des formes adventices vigoureuses, en général plus précoces, que les agriculteurs essayent de limiter par des tris au moment du semis et de la récolte, or ces plantes présentent toujours la structure *javanica* avec une réaction au phénol positive.

En Tanzanie, principalement dans les îles de Zanzibar et de Pemba où l'on observe beaucoup de structures ancestrales aussi bien *japonica* qu'*indica* et dans des systèmes de culture identiques, MIEZAN et SECOND (1979) observent dans les rizières de nombreuses formes "Pururé" à caryopse rouge, parfois arestées, la plus part du temps à égre-nage facile et pouvant manifester des phénomènes de stérilité partielle : là encore, ces types pururé montrent en très grande majorité la structure *javanica* avec des réactions au phénol positives et négatives. Ainsi il semble bien que l'origine des types "pururé" de Tanzanie soit bien une hybridation entre *japonica* et *indica*. D'ailleurs sur le continent, où il n'y a plus que des types *indica*, la fréquence des types "pururé" devient très faible.

En guinée, il a été observé (BEZANCON, KOFFI, 1980) des situations où plusieurs variétés sont cultivées en mélange, et on constate une très forte variabilité et un grand nombre de zymogrammes, très supérieur en général au nombre de constituants du composite ; or, c'est dans ces mélanges de variétés que l'on trouve des structures présentant des réactions au phénol non "orthodoxes".

1.2.2. *O. glaberrima*

Chez *O. glaberrima*, compte tenu de la faible diversité génétique de cette espèce, le polymorphisme à l'intérieur des variétés est très important, même si l'on exclue les allèles d'origine introgressive. Souvent on observe 2 ou 3 des allèles sur les quatre fréquemment rencontrés au niveau des loci Est H, Pgi A. D'autre part contrairement à *O. sativa* qui présente toujours une réaction au phénol homogène, aux exceptions près décrites précédemment, il est possible d'observer des réactions au phénol positives et négatives dans une même variété.

1.3. Evolution d'*Oryza sativa* en Afrique :

A partir des résultats obtenus, il est possible d'apporter quel-

ques précisions sur l'évolution d'*O. sativa* en Afrique depuis son introduction. Il a été observé une très grande proportion de structures hybrides par rapport aux formes ancestrales surtout en ce qui concerne *japonica*, l'essentiel de ces formes ancestrales étant concentrées en Afrique de l'Est et tout particulièrement dans les îles de Pemba et de Zanzibar. Compte tenu de l'origine de la diversité génétique totale, il n'est pas étonnant que l'introduction d'*O. sativa* ne se soit pas traduite par une perte de variabilité enzymatique ; d'autre part, l'évolution d'*O. sativa* semble avoir été très différente en Afrique de l'Est et en Afrique de l'Ouest.

En Afrique de l'Est, où l'introduction du riz est très ancienne, les îles de Zanzibar et de Pemba qui ont été depuis toujours des zones d'échanges très importantes et où il a été observé de nombreuses formes ancestrales accompagnées de type "Pururé" peuvent être considérées comme des zones reliques où se déroule encore le phénomène qui a prévalu en Asie et qui aurait permis à *O. sativa* d'acquérir toute sa diversité ; par la suite la pénétration sur le continent n'a conservé que les formes ancestrales et quelques formes *indica* "hybrides" toutes cultivées en milieu aquatique.

En Afrique de l'Ouest, où l'introduction du riz par les portugais est beaucoup plus récente, la totalité de la diversité génétique a dû être également importée. Cependant le développement d'une riziculture pluviale en milieu forestier a rapidement éliminé toutes les variétés à cycle trop long ou manifestant des phénomènes de photosensibilité, pour ne garder que les formes *japonica*. La pénétration de cette nouvelle culture s'étant faite de la côte vers l'intérieur du continent, ce phénomène a eu pour conséquence un appauvrissement important des formes *indica* ancestrales, de fait la grande majorité des cultivars traditionnels de la zone Soudano-Sahélienne est constituée par des *javanica* à réaction au phénol positive. Dans la zone forestière, l'essor des formes *japonica* n'a pas été qu'une simple décantation du matériel introduit ; au contraire les types *japonica* ont été très fortement introgressés avec la création de très nombreuses formes *japonica* "hybrides" qui constituent à l'heure actuelle la quasitotalité des variétés traditionnelles cultivées en pluvial.

Enfin dans un deuxième temps, *Oryza longistaminata* a contribué également à l'évolution d'*O. sativa* en permettant l'acquisition de caractères nouveaux, rôle secondaire mais non négligeable compte tenu du temps depuis lequel les deux espèces sont en présence.

-2- ANALYSES PHENOTYPIQUES :

De nombreuses études phéontypiques sur les variétés traditionnelles ont été réalisées à Adiopodoumé ; l'une d'entre elle est présentée ici surtout dans un but méthodologique et de confrontation avec les méthodes d'évaluation du polymorphisme enzymatique.

- 2.1.- Matériel

Quinze cultivars traditionnels (10 d'*O.sativa*, 5 d'*O.glaberrima*) ont été choisis au hasard dans la prospection de Guinée (BEZANCON, KOFFI 1980) pour réaliser un essai comportant 2 blocs où chaque population a été représentée par 5 familles et chaque famille par trois individus.

Douze caractères ont été mesurés :

- date d'épiaison
- hauteur du drapeau
- nombre de talles utiles
- longueur du drapeau
- longueur de la panicule
- nombre de ramifications primaires
- nombre de ramification secondaires
- nombre d'insertions d'épillets par panicule
- longueur du grain
- largeur du grain
- poids de 100 grains

- 2.2.- Méthode d'analyses et résultats

Des analyses en composantes principales ont été effectuées sur tous les individus mesurés en utilisant les individus supplémentaires. Dans un premier temps, l'analyse a été effectuée sur les seuls *O.sativa*, *O. glaberrima* étant projeté sur les différents plans définis par les axes 1,2,3, puis l'analyse a été faite uniquement sur *O. glaberrima* avec *O. sativa* en individus supplémentaires. Ce type d'analyse est plus intéressante qu'une analyse globale car elle permet d'étudier la position de chaque espèce sur les axes d'organisation de la variabilité définie par l'autre espèce.

A partir des coordonnées sur les trois premiers axes des différentes A.C.P., des analyses de variance hierarchisées ont été faites pour mesurer les différentes composantes de la variance totale :

variance inter-groupe, variance interpopulation/intragroupe, variance interfamille/intrapopulation, variance intrafamille. Ces variances ont été exprimées en pourcentage de la variance totale afin de pouvoir les comparer. Enfin, toujours dans un but comparatif, il a été défini pour chaque axe de nouveaux indices d'inertie ou indices d'inertie corrigés définis par $\frac{\lambda_1}{\lambda_1+\lambda_2+\lambda_3}$, $\frac{\lambda_2}{\lambda_1+\lambda_2+\lambda_3}$, $\frac{\lambda_3}{\lambda_1+\lambda_2+\lambda_3}$: ces nouveaux indices dont la somme fait 100% permettent d'estimer la variabilité non plus en fonction de la variabilité totale mais en fonction de la variabilité expliquée et interprétée dans l'analyse (les trois premiers axes, dans le cas présent).

-2.3. Résultats

-2.3.1. Interprétation des axes

-2.3.1.1. Analyse I : *O. glaberrima* en individus supplémentaires

Les trois premiers axes correspondent respectivement à 45%, 18, 3%, et 8,2% de l'inertie totale soit 71,5% pour l'ensemble de ces trois axes (Fig. 5).

L'axe 1 est principalement concerné par la longueur de la panicule, la longueur du drapeau, la largeur des grains et le poids de 100 grains, puis par le nombre de ramifications primaires et le nombre de talles utiles ; cet axe oppose des plantes à panicules longues et fournies avec des grains larges et bien remplis, et à tallage faible aux plantes à tallage élevé mais à panicules moins denses.

Au niveau de l'axe 2, deux variables sont fortement explicatives le nombre de ramifications secondaires et le nombre d'insertion d'épillets qui sont d'ailleurs très liés ($r = 0,88$). Enfin l'axe 3 ne rend compte que de la variabilité sur la hauteur au drapeau.

-2.3.1.2. Analyse II : *O. sativa* en individus supplémentaires

Les trois premiers axes correspondent respectivement à 32%, 25%, et 12% de l'inertie totale soit 69% pour l'ensemble des trois premiers axes (Fig. 6), cette valeur est du même ordre que celle de l'analyse I avec cependant une décroissance plus faible des inerties successives.

L'axe 1 associe essentiellement la longueur de la panicule, le nombre de ramifications primaires et secondaires ainsi que le nombre d'insertion d'épillets, cet axe est donc également un axe de structure paniculaire opposant les individus à haute densité d'épillets aux

axe 2

axe 1

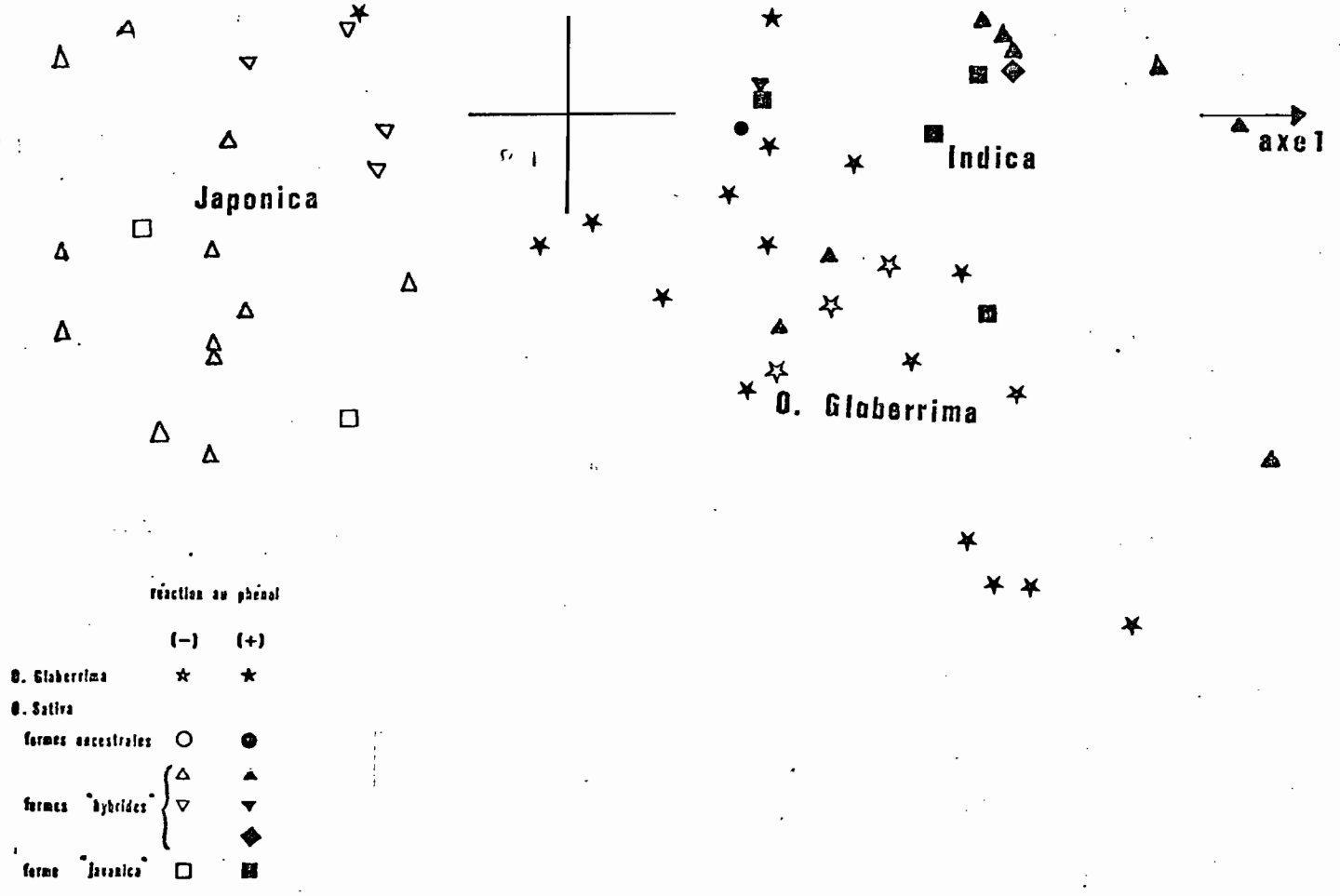


Fig. 5 : Projection des structures génétiques sur le plan défini par les axes (1,2) d'une A.C.P. effectuée avec *O. sativa* (*O. glaberrima* en supplémentaire).

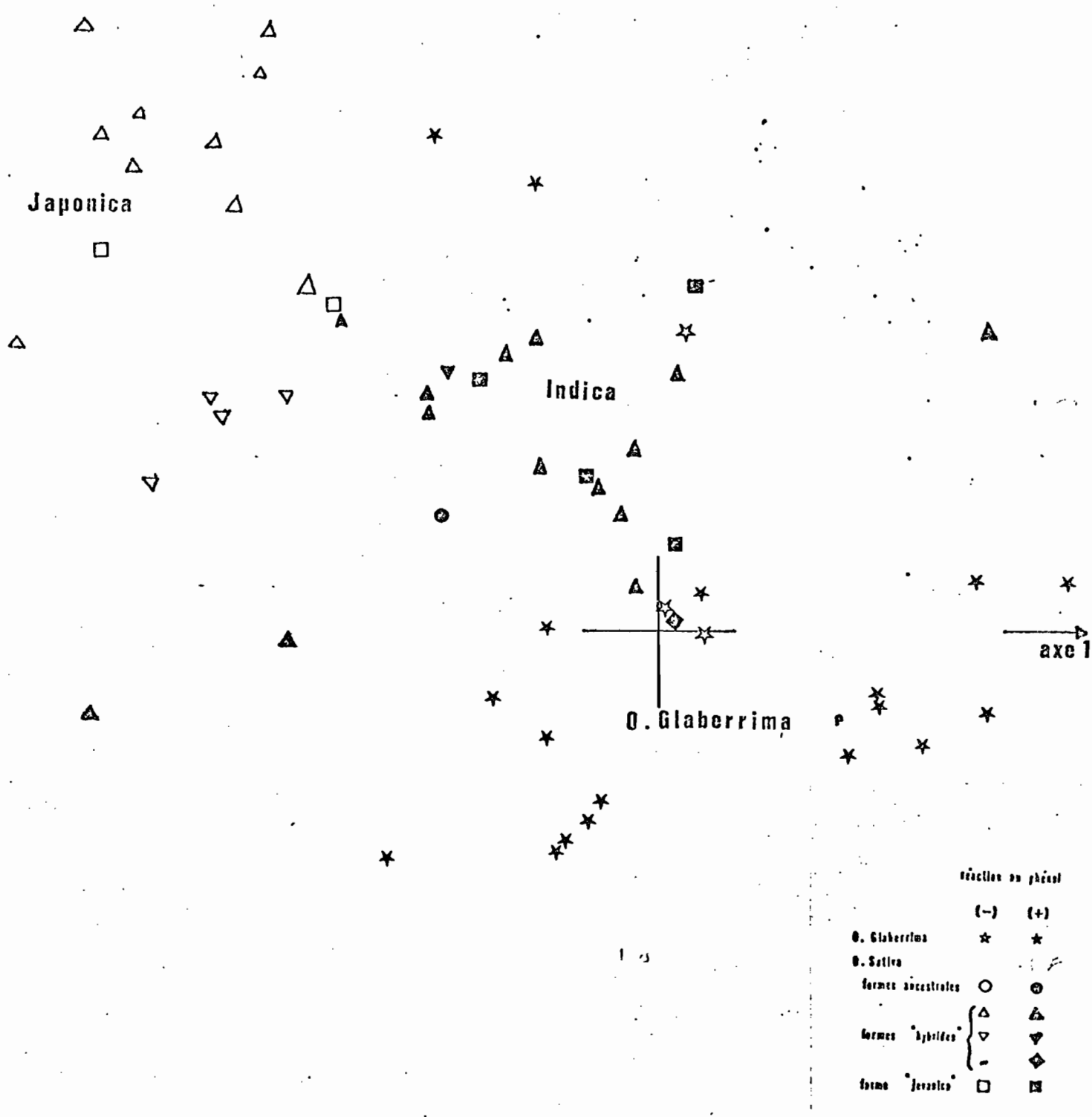


Fig. 6 : Projection des structures génétiques sur le plan défini par les axes (1,2) d'une A.C.P. effectuée avec *O. glaberrima* (*O. sativa* en supplémentaire).

individus à petites panicules, peu ramifiés et portant peu de grains.

L'axe 2 regroupe la longueur du drapeau, la date d'épiaison et le poids de 100 grains et oppose les individus précoces à longues feuilles et à fort remplissage des grains aux individus plus tardifs et à feuilles courtes.

Quant à l'axe 3, celui-ci est uniquement lié à la largeur du grain.

Les deux analyses montrent une forte similitude quant à la signification des axes. Il y a une très grande importance des composantes de la structure paniculaire, celles-ci sont toujours associées aux deux premiers axes des analyses, principalement pour l'analyse II. D'autres variables qui sont plus dépendantes de variations intraspécifiques, comme la largeur du grain, les dimensions du drapeau ont des degrés d'association avec les différents axes qui sont fonction de l'analyse effectuée.

-2.3.2. Etudes des composantes de la variabilité

Sur le tableau ont été représenté pour chacune des deux analyses les contributions des différents facteurs en % de la variance totale ; d'autre part, chaque facteur a été exprimé en fonction du taux d'inertie corrigé pour chaque axe et globalement sur l'ensemble des trois axes (tab. 6, 7, 8).

- 2.3.2.1. Comparaisons intergroupes

La répartition des individus dans le système des trois axes est relativement peu expliqué (40% pour l'analyse II) par une distinction entre *O. sativa* et *O. glaberrima*. Si l'on classe *O. sativa* en type *japonica* et *Indica* à partir de la réaction au phénol, il y a une différence très nette entre *O. glaberrima* et *Japonica* concentrée principalement sur l'axe 1 de l'analyse I et sur les axes 1 et 2 de l'analyse II. *O. glaberrima* se différencie beaucoup moins bien d'*Indica* (12,7% et 16,7%) ; ces différences étant attribuables en majeure partie à l'axe 2 des deux analyses (ramifications secondaires et longueur du drapeau respectivement). Enfin, la séparation entre les types *Japonica* et *Indica* chez *O. sativa* est aussi bonne quelque soit l'analyse, cette séparation est associée uniquement avec l'axe 1 de l'analyse I et avec l'ensemble des trois axes pour l'analyse II.

		Inertie Brute		
		Axe 1 (45%)	Axe 2 (18,3%)	Axe 3 (8,2%)
Groupes	<u>O.glaberrima-O.sativa</u>	44,9%	2,3%	9,2%
	<u>O.glaberrima-O.sativa indica</u>	1,8%	41,2%	8,7%
	<u>O.glaberrima-O.sativa japonica</u>	90,3%	0%	4,6%
	<u>O.sativa indica-japonica</u>	82,4%	25%	0%
Populations	<u>O.sativa</u>	82,2%	42,9%	5,6%
	<u>O.sativa indica</u>	30,9%	31,8%	0%
	<u>O.sativa japonica</u>	32,4%	27,7%	12,4%
	<u>O.glaberrima</u>	0%	0%	0%
Familles	<u>O.sativa</u>	3,1%	15%	0%
	<u>O.sativa indica</u>	23,6%	23,6%	34,7%
	<u>O.sativa japonica</u>	6,4%	11,2%	0%
	<u>O.glaberrima</u>	0%	72,3%	68,8%
"résiduelles"	<u>O.sativa</u>	14,6%	12,1%	94,4%
	<u>O.sativa indica</u>	45,5%	27,7%	65,3%
	<u>O.sativa japonica</u>	61,2%	44,9%	87,3%
	<u>O.glaberrima</u>	100%		31,2%

$$\text{Contribution du facteur } x : C_x = \frac{\sigma_x^2}{\sigma_t^2} \times 100$$

Tableau 6 : Contribution des différents facteurs sur les 3 premiers axes
A.C.P. O.sativa (O.glaberrima en supplémentaire)

		Inertie Brute		
		AXE 1 (32%)	AXE 2 (25%)	AXE 3 (12%)
Groupes	<u>O. glaberrima-O. sativa</u>	37%	47%	28%
	<u>O. glaberrima-O. sativa indica</u>	- 0%	- 46%	- 0%
	<u>O. glaberrima-O. sativa japonica</u>	76%	68%	72%
	<u>O. sativa indica-japonica</u>	61%	50%	64%
Populations	<u>O. sativa</u>	49%	60%	82%
	<u>O. sativa indica</u>	30%	12%	68%
	<u>O. sativa japonica</u>	0%	65%	69%
	<u>O. glaberrima</u>	0%	7%	66%
Familles	<u>O. sativa</u>	17%	13%	11%
	<u>O. sativa indica</u>	32%	24%	20%
	<u>O. sativa japonica</u>	13%	6%	12%
	<u>O. glaberrima</u>	66%	72%	16%
"résiduelles"	<u>O. sativa</u>	34%	27%	7%
	<u>O. sativa indica</u>	38%	64%	12%
	<u>O. sativa japonica</u>	87%	29%	19%
	<u>O. glaberrima</u>	34%	21%	18%

$$\text{Contribution du facteur } x = C_x = \frac{\sigma_x^2}{\sigma_t^2} \times 100$$

Tableau 7 : Contribution des différents facteurs sur les 3 premiers axes:

A.C.P. O. glaberrima-O. sativa en supplémentaire

		A.C.P.: <u>O.sativa</u> (<u>O.elaberrina</u> en supplémentaire)				A.C.P.: <u>O.elaberrina</u> (<u>O.sativa</u> en supplémentaire)			
		INERTIE CORRIGEE				INERTIE CORRIGEE			
		Axe 1 (62,9%)	Axe 2 (25,6%)	Axe 3 (11,5%)	Total (100%)	Axe 1 (46,4%)	Axe 2 (36,3%)	Axe 3 (17,4%)	Total (100%)
Groupes	<u>O.elaberrina-O.sativa</u>	3,1%	0%	1,7%	4,8%	17,6%	17,1%	4,9%	39,6%
	<u>O.elaberrina-O.sativa indica</u>	1,1%	10,5%	1%	12,7%	0%	16,7%	0%	16,7%
	<u>O.elaberrina-O.sativa japonica</u>	57,3%	0%	0%	57,3%	35,3%	24,7%	12,5%	72,5%
	<u>O.sativa indica-japonica</u>	51,8%	6,2%	0%	58%	28,3%	18,2%	11,1%	57,6%
Populations	<u>O.sativa</u>	51,7%	11%	0%	62,8%	22,7%	21,8%	14,3%	58,8%
	<u>O.sativa indica</u>	19,4%	38,1%	0%	27,5%	13,9%	4,3%	11,8%	30%
	<u>O.sativa japonica</u>	20,4%	7,1%	1,5%	29%	0%	23,6%	12%	35,6%
	<u>O.elaberrina</u>	0%	0%	0%	0%	0%	2,5%	11,5%	14%
Familles	<u>O.sativa</u>	1,9%	3,8%	0%	5,7%	7,9%	4,7%	1,9%	14,5%
	<u>O.sativa indica</u>	14,8%	6%	4%	24,8%	14,8%	8,7%	3,5%	27%
	<u>O.sativa japonica</u>	4%	2,9%	0%	6,9%	6%	2,2%	2,1%	10,3%
	<u>O.elaberrina</u>	0%	18,5%	7,9%	26,4%	20,6%	26,1%	2,8%	59,5%
"résiduelles"	<u>O.sativa</u>	9,2%	10,8%	10,8%	30,8%	15,8%	9,6%	1,2%	26,6%
	<u>O.sativa indica</u>	28,6%	11,5%	17,5%	47,1%	17,6%	23,2%	2,1%	42,9%
	<u>O.sativa japonica</u>	38,5%	15,8%	10%	64,3%	40,4%	10,5%	3,3%	54,2%
	<u>O.elaberrina</u>	62,9%	7,1%	3,6%	73,6%	15,8%	7,6%	3,1%	26,5%

Tableau 8 : Comparaison de deux A.C.P.

Contribution du facteur x : $C_x = \frac{6_x^2}{6_t^2} \times 100$ Inertie corrigée

-2.3.2.2. Comparaison intragroupes

La répartition des différentes composantes de la variabilité chez *O. glaberrima* est très sensible à l'analyse effectuée. En ce qui concerne l'analyse I, aucune variabilité n'est attribuable aux différences entre les populations, seule, une variabilité interfamille représentant 26% de la variabilité totale est mise en évidence au niveau des axes 2 et 3. Dans l'analyse II, les populations n'interviennent que sur l'axe 3 où elles expliquent 66% de la variabilité interglaberrima ; au contraire, les différences interfamilles sont associées principalement aux axes 1 et 2 où elles rendent compte de 66% et 72% respectivement de la variabilité chez *O. glaberrima*. Globalement, pour cette analyse, les contributions des populations et des familles sont de 14% et 59,5% ; ainsi chez cette espèce, on met surtout en évidence une variabilité intrapopulation.

Chez *O. sativa*, la contribution des populations est très importante, cette contribution est essentiellement due à l'appartenance des populations à l'un ou l'autre des deux types ; au contraire, au niveau des familles, la variabilité mise en évidence est beaucoup plus faible (5,7% et 14,5% de la variabilité totale chez *O. sativa*). Paradoxalement, l'analyse II permet une meilleure discrimination des familles que l'analyse I pourtant effectuée sur les seuls *O. sativa* ; en fait, ceci est du à l'importance de la distinction en *indica* et *japonica* chez *O. sativa* qui a tendance à rejeter les composantes interpopulation et interfamille sur des axes d'ordre plus élevé et donc d'inertie plus faible. Si l'on considère *indica* et *japonica* séparément, l'importance due aux différences entre les populations est du même ordre (27% et 30%) bien que les contributions sur les différents axes soient très différentes suivant le type considéré et l'analyse effectuée. Au contraire, au niveau des familles, il y a une contribution plus importante des familles chez *indica* que chez *Japonica* : 24,8% et 6,9% pour l'analyse I, 27% et 10,3% pour l'analyse II.

-2.4. Discussion

Les analyses mettent bien en évidence la très forte structuration d'*O. sativa* en deux groupes *indica* et *japonica* qui constitue le phénomène principal dans cette espèce avec une forte association avec l'axe 1 de l'analyse I, et des trois premiers axes de l'analyse II ; ce phénomène a tendance à masquer les autres sources de variabilité bien que des différences entre les familles chez *O. sativa indica* soient très supérieure à celle d'*O. sativa japonica* pour les deux analyses.

Il est également clairement montré l'évolution beaucoup moins poussée d'*O. glaberrima* avec sa composante interfamille très supérieure aux différences entre les populations ; cependant, la comparaison des deux analyses et la très bonne répartition des formes *indica* et *japonica* sur les axes 1 et 2 déterminés par *O. glaberrima* amènerait à considérer que pour la structure paniculaire, fortement explicative de l'inertie des premiers axes, il y aurait la même tendance évolutive d'organisation de la variabilité au niveau des familles d'*O. glaberrima* qu'au niveau des populations d'*O. sativa* à s'associer en formes *japonica* et *indica*. Quand *O. glaberrima* est pris en compte séparément, ce phénomène n'est pas visible à cause de la forte variabilité interfamille chez cette espèce, et seule l'utilisation des structures beaucoup plus différenciées d'*O. sativa* en projection permet d'apprécier l'état final vers lequel tendrait à se diversifier *O. glaberrima*.

-2.5. Confrontation des études enzymatiques et des analyses phénotypiques

Sur les figures 5 et 6, les différentes structures génétiques ont été projetées sur les plans définis par les axes 1 et 2 des deux analyses en composantes principales ; dans le cas de l'analyse I, ces structures s'ordonnent parfaitement le long de l'axe 1 qui oppose sans ambiguïté possible les structures *japonica* à réaction au phénol négative aux structures *indica* à réaction au phénol positive, pour l'analyse II, ce sont les deux premiers axes qui permettent de séparer les deux formes et qui rendent compte de la même manière que l'analyse phénotypique de la distinction en *O. sativa indica* et *O. sativa japonica*.

Chez *O. glaberrima*, la réaction au phénol négative de certaines familles d'une des variétés ne caractérise pas leur position sur les plans définis par les axes 1 et 2 des deux analyses ; ceci n'exclut pas la possibilité de relier la réaction au phénol à un sens d'organisation de la variabilité chez *O. glaberrima*. Cependant, compte tenu du faible polymorphisme enzymatique de cette espèce et de la forte contribution de la composante interfamille tant sur le plan diversité génétique que variabilité phénotypique, ce phénomène est difficile à mettre en évidence, cela nécessiterait un grand nombre d'individus et des analyses de correspondance avec utilisation d'*O. glaberrima* en individus supplémentaires sur des axes définis par *O. sativa*.

Compte tenu de l'origine de la diversité génétique, l'échantillonnage de cultivars traditionnels d'*O. sativa* peut être considéré comme représentatif de la diversité génétique d'*O. sativa*, en effet ces

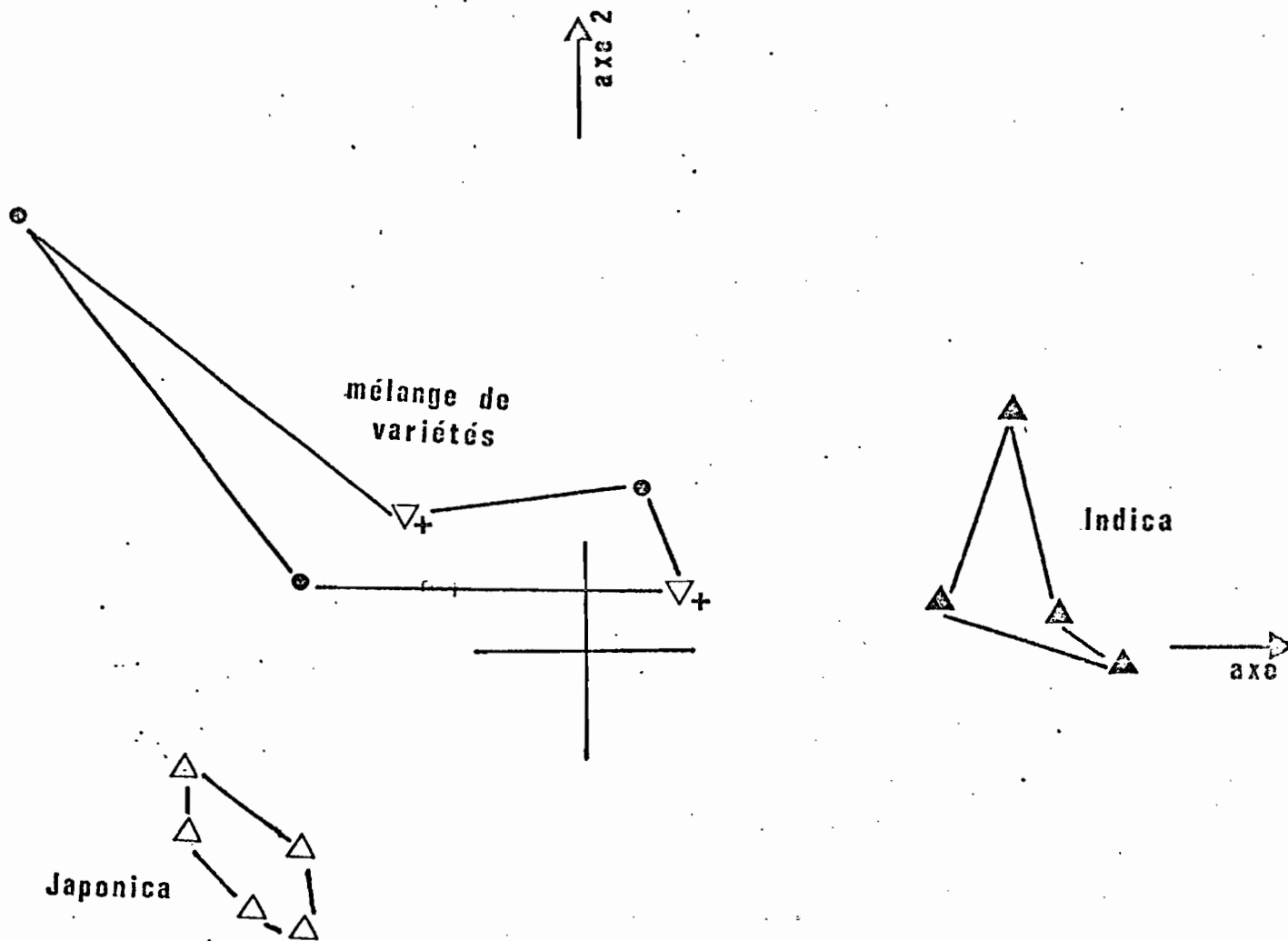


Fig. 7 : Projection des structures génétiques de deux variétés et d'un mélange de variétés sur le plan défini par les axes (1,2) d'une A.C.P. effectuée avec *O. sativa* (*O. glaberrima* en supplémentaire).

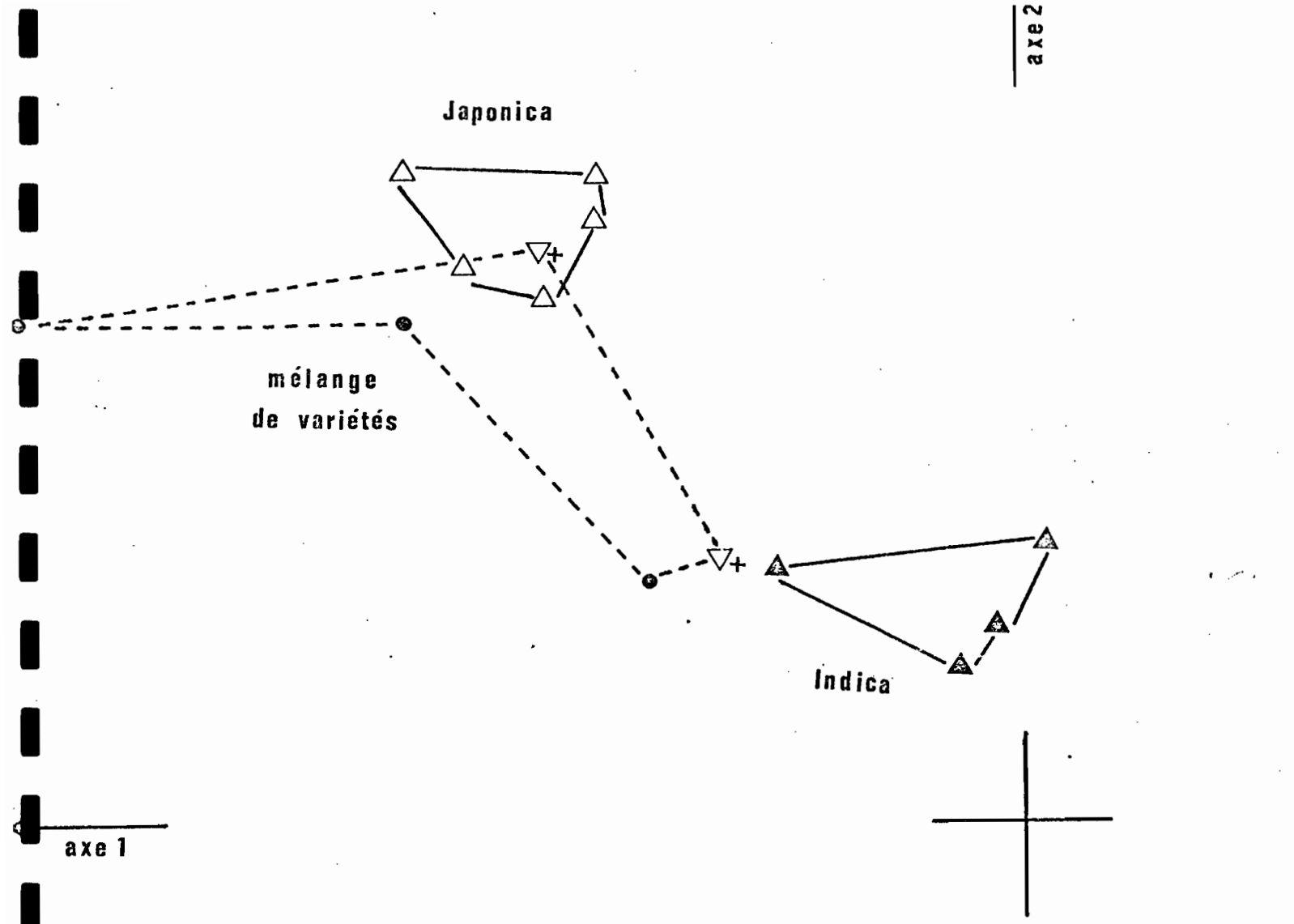


Fig. 8 : Projection des structures génétiques de deux variétés et d'un mélange de variétés sur le plan défini par les axes (1,2) d'une A.C.P. effectuée avec *O. glaberrima* (*O. sativa* en supplémentaire).

10 cultivars représentent 81% de la diversité génétique maximum mesurable au niveau des 40 loci. Il y a d'ailleurs une très bonne relation entre les composantes de la diversité génétique mise en évidence par le polymorphisme enzymatique (tab. 5a,b,c) et celle révélée par les analyses en composantes principales (tab. 6,7,8).

Dans les deux cas, la part prédominante de la séparation en *indica* et *japonica* ressort très clairement, de même les différences entre les populations plus importantes chez *O. sativa japonica* et la forte contribution des familles chez *O. sativa indica* sont bien mises en évidence. Chez *O. glaberrima*, les deux approches rendent compte également de l'importance de la diversité interfamille.

L'utilisation des structures génétiques définies sur le polymorphisme de 4 loci chez *O. sativa* constitue un moyen facile et très performant d'appréciation précise de toutes les composantes de la variabilité des cultivars traditionnels et d'étude des situations de mélanges de variétés ou de maintien de formes adventices. En effet, l'une des populations qui a servi à l'analyse phénotypique, était constituée d'un mélange de variétés et a été étudié séparément ici. Sur les figures 7 et 8, les familles de certaines variétés ont été projetées sur les plans définis par les axes 1 et 2 des deux analyses en composantes principales ; deux variétés, l'une de type *indica* et l'autre de type *japonica* montrent une bonne homogénéité pour l'axe 1 de l'analyse I et pour les deux premiers axes de l'analyse II ; au contraire, le mélange de variétés présente au niveau de ses familles une très forte variabilité pour les axes distinguant *japonica* d'*indica*, cependant il ne s'agit pas d'une simple juxtaposition de structures *indica* et *japonica* on observe en effet des structures *indica* "aberrantes" dans la mesure où elles ont des valeurs faibles sur l'axe 1 des deux analyses qui caractérisent en principe *japonica*, et d'autre part ce mélange renferme aussi des structures *japonica* plus ou moins bien placés sur l'axe 1 mais qui manifestent alors des réactions au phénol anormales, positives dans le cas présent, ce qui n'est jamais observé dans des variétés homogènes. Cette situation montre encore une fois l'ajustement rigoureux entre les structures génétiques identifiées par électrophorèse et la diversité phénotypique ainsi que la convergence des deux méthodes d'approche de l'étude des cultivars traditionnels ; enfin dans le cas présent, elle souligne de manière particulièrement claire l'importance des phénomènes d'hybridation entre forme *indica* et *japonica* dans les variétés traditionnelles africaines.

REFERENCES :

BEZANCON G., KOFFI G.(1980). Prospection des variétés traditionnelles et des espèces sauvages de riz en République Révolutionnaire de Guinée.

Rapport de Mission ORSTOM

GHEQUIERE A., MIEZAN K.(1980). Prospection des variétés traditionnelles de riz des régions de Bouaflé, Sinfra, Zuénoula et Vavoua en Côte d'Ivoire, 16-22 octobre 1980

Rapport de Mission ORSTOM

GHEQUIERE A.(1981) - Rapport d'Elève ORSTOM

MIEZAN K., SECOND G.(1979). Prospections des variétés traditionnelles et des espèces sauvages de riz en Tanzanie.

Rapport de Mission ORSTOM

SECOND G.(1982). Origin of the Genic diversity of cultivated rice (*Oryza Spp.*) study of the polymorphisme scored at 40. Isozyme loci Jpn. J. Genet. (1982) 57 pp. 25-57