

## Les riz en Afrique : diversité génétique, relations interspécifiques et évolution

par Gilles BEZANÇON, Matilde CAUSSE, Alain GHESQUIERE,  
Alexandre DE KOCHKO, Jean-Louis PHAM et Gérard SECOND

ORSTOM, 2051 avenue du Val-de-Montferrand, BP 5045, F-34032 Montpellier Cedex

**Résumé.** - Depuis 1974, l'ORSTOM, associé à d'autres instituts de recherche français et étrangers, a entrepris la collecte des riz en Afrique. 14 missions de prospection organisées dans 11 pays d'Afrique et à Madagascar ont permis de rassembler environ 4000 échantillons correspondant pour une grande part à des variétés cultivées traditionnelles et à des espèces sauvages.

Différentes situations originales ont pu être observées :

- coexistence d'une espèce cultivée *O. glaberrima* et de son ancêtre direct sauvage *O. breviligulata* ;
- différenciation de l'espèce asiatique *O. sativa*, introduite depuis plusieurs siècles ;
- présence d'une espèce sauvage, *O. longistaminata*, présentant l'aire de répartition la plus large, mais isolée génétiquement des autres espèces.

L'analyse globale de la diversité génétique observée sur les caractères morphophysologiques et sur les caractères biochimiques, associée à l'étude de descendances d'hybrides contrôlés, a apporté les principaux résultats suivants :

- au sein du complexe des espèces annuelles africaines, la diversité enzymatique se révèle plus importante chez la forme sauvage que chez la forme cultivée, confirmant ainsi l'origine d'*O. glaberrima* à partir d'*O. breviligulata* sous l'effet de sa domestication par l'homme ;

- la variabilité génétique de l'espèce introduite, *O. sativa*, reste égale à celle observée en Asie ; elle s'est cependant réorganisée tout en restant supérieure à celle que montre le groupe des espèces d'origine africaine ;

- des croisements naturels entre *O. longistaminata* et les autres espèces ont été observés ou mis en évidence.

C'est sur la base de ces résultats qu'il est permis d'envisager de nouvelles stratégies :

- en matière de ressources génétiques des riz pour lesquelles le véritable réservoir de variabilité est constitué par *O. longistaminata* ;

- et, en matière de création variétale, en considérant que cette même espèce doit pouvoir jouer le rôle d'intermédiaire dans des confrontations qui, jusqu'ici, s'étaient révélées stériles entre formes éloignées appartenant aux autres espèces.

**Summary.** - Since 1974, ORSTOM, associated with some other research institutes, collected rices in Africa. 4000 strains were collected by visiting 11 different african countries and Madagascar. The most of them are cultivated landraces and wild species. Different original situations can be noted :

- *O. glaberrima*, a cultivated species, and its direct wild ancestor *O. breviligulata* coexist ;

- *O. sativa*, the asian cultivated species, was introduced a long time ago and since then was differentiated in Africa ;

- *O. longistaminata*, the perennial wild species, has the largest geographical distribution but is separated from the other species because of a strong reproductive-barrier ;

Genetic diversity was analysed through morphological and biochemical characteristics, and artificial - within the annual african species complex, isozymic diversity is larger in *O. breviligulata* the wild species than in *O. glaberrima* the cultivated one. That confirms the origin of *O. glaberrima* from *O. breviligulata* as the result of domestication ;

- genetic diversity of *O. sativa* in Africa is equal the one observed in Asia but is differently reorganized. We can note it is larger than for the african species ;  
- hybrids between *O. longistaminata* and the other species can be observed in natural populations or be noticed through biochemical analysis.

Two fields are concerned with these results :  
- about genetic resources, we can consider that *O. longistaminata* is the most important pool of variability ;  
- about plant breeding, it is possible to consider that *O. longistaminata* can be used as a bridge between the species-or-the type whose hybrids are sterils.

**Key words :** genetic diversity - wild and cultivated rices - interspecific relations - breeding strategies.

\*  
\* \*

## INTRODUCTION

Avec 450 millions de tonnes de paddy récoltées sur 145 millions d'hectares, le riz est une des principales productions vivrières au monde. La chine, avec 35 %, est le premier producteur mondial, l'Afrique n'intervenant que pour 2 % (1). Néanmoins, c'est en Afrique que l'augmentation de la consommation est la plus forte du fait d'un exode rural très important. Pour les populations urbaines en pleine expansion, même si cela représente une modification des habitudes alimentaires, le riz constitue alors l'aliment de base.

Le complexe multispécifique des riz en Afrique constitue un support très favorable pour des études portant sur les relations évolutives entre espèces, du fait de certaines particularités que présente sa composition. En effet, on observe :

- un compartiment "cultivé" dans lequel sont regroupées une espèce domestiquée localement et une espèce d'introduction très ancienne ;
- un compartiment "sauvage" composé, d'une part, de l'ancêtre direct de l'espèce cultivée d'origine locale et, d'autre part, d'une espèce à répartition très large mais fortement isolée génétiquement des autres espèces, bien que ménageant des possibilités d'échanges.

La nomenclature de certaines espèces sauvages, appartenant au groupe *Sativa* du genre *Oryza*, a été discutée par différents auteurs. A ce sujet, nous voulons citer : Chevalier (1910, 1932a et b), Chevalier et Roehrich (1914), Roschevitz (1931) et Chatterjee (1948). Malgré la nomenclature proposée par Tateoka, lors du Symposium sur la Cytogénétique des Riz qui s'est tenu à l'IRRI en 1964, et reprise par Clayton en 1968 dans "Flora of West Africa", la confusion subsiste puisque l'équipe du N.I.G. de Mishima au Japon, Oka et Morishima (1967), de l'adopte pas.

(1) Ces données proviennent du dossier établi en juin 1986 par les Ministères français de la Coopération et de la Recherche, ainsi que par les organismes français de recherche agronomique (CIRAD-INRA-ORSTOM), intitulé : "Les priorités françaises en matière de recherche sur les cultures vivrières tropicales".

Devant cette situation, l'équipe ORSTOM a opté pour une nomenclature non ambiguë qui avait déjà été proposée par Portères en 1956, et que nous utiliserons pour la suite de l'exposé :

- Espèces cultivées :  
- *O. sativa* L. (asiatique) et *O. glaberrima* Steud. (africaine).
- Espèces sauvages :  
- *O. breviligulata* A. Chev. et Roehr. pour l'espèce annuelle autogame dont la forme spontanée sans rhizomes est caractéristique des mares temporaires de la zone de savane soudano-sahélienne de l'ouest de l'Afrique et du "bush" de l'Afrique australe.  
- *O. longistaminata* A. Chev. et Roehr. pour l'espèce pérenne allogame que l'on observe dans les zones inondées et dans les vallées des grands fleuves en Afrique ainsi qu'à Madagascar.  
- *O. rufipogon* Griff. qui correspond aux formes sauvages non africaines du groupe *Sativa* et dont l'organisation est plus complexe.

Toutes ces espèces sont diploïdes avec un nombre de base de chromosomes égal à 12, et possèdent un génome de type AA. Le tableau 1 (d'après Second, 1985a) résume les principales caractéristiques de ces différentes espèces du groupe *Sativa*.

Tableau 1.- Les espèces du genre *Oryza*, groupe *Sativa* : Répartition géographique - Types biologiques (A : annuel, P : pérenne, I : intermédiaire) - Systèmes de reproduction (U : autogame largement prédominant, L : allogame largement prédominant, I : intermédiaire, V : végétatif) - Nombres chromosomiques - Groupes génomiques (G). (Second, 1985a).

Table 1.- Species of genus *Oryza*.

	Répartition géographique	Types biologiques	Systèmes de reproduction*	2n	G*
Espèces cultivées					
<i>O. sativa</i> <i>indica</i> / <i>japonica</i>	Origine asiatique	I	U	24	AA
<i>O. glaberrima</i>	Origine africaine	A	U	24	AA
Espèces sauvages					
<i>O. rufipogon</i>	Asie et Austr.	A-I-P	U-I-L-V	24	AA
<i>O. longistaminata</i>	Afrique	P	L	24	AA
<i>O. breviligulata</i>	Afrique	A	U	24	AA

Les résultats que nous présenterons ici, ont été obtenus sur la base de l'observation des populations naturelles sur le terrain au cours des missions de prospection, mais surtout sur la base d'études qui ont porté sur la variabilité de caractères morphophysiologiques et sur la variabilité isozymique, ainsi que sur l'analyse d'hybrides intra- et interspécifiques contrôlés et de leurs descendances. Ils nous conduisent à mieux décrire l'étendue et à préciser l'organisation de la variabilité génétique de cet ensemble multispécifique des riz en Afrique.

Ces connaissances pourront alors être mises à profit pour une gestion efficace des ressources génétiques des riz africains, ainsi que pour l'utilisation de ce patrimoine dans la création de formules variétales nouvelles adaptées au contexte de la riziculture africaine. C'est à l'ensemble de cette tâche que depuis maintenant presque quinze ans une équipe de chercheurs de l'ORSTOM consacre ses efforts.

### MATERIELS ET METHODES

Le matériel végétal sur lequel ont porté ces travaux appartient aux collections rassemblées par l'ORSTOM et l'IRAT depuis 1974. C'est au cours de 14 missions de prospection dans 11 pays d'Afrique et à Madagascar qu'ont été réunis près de 4000 échantillons. Ces échantillons correspondent, pour une grande part, à des variétés cultivées traditionnelles (85 %) et à des espèces sauvages (15 %), ce qui fait la valeur et l'originalité de ces collections dont on peut penser qu'elles renferment la presque intégralité de la variabilité génétique des riz du groupe *Sativa* en Afrique.

Concernant l'analyse des caractères morphophysologiques, ce sont les méthodes de taxonomie numérique qui ont été appliquées : elles fournissent une image permettant de donner une interprétation biologique du polymorphisme. C'est la technique d'électrophorèse sur gel d'amidon (Second et Trouslot, 1980) qui a été utilisée pour l'analyse du polymorphisme enzymatique. Certaines améliorations (de Kochko, 1987) ont permis de porter à 16 le nombre de systèmes enzymatiques différents révélés, ce qui correspond, en fonction de la diversité des groupes étudiés, à un nombre de locus pouvant aller jusqu'à 50. Nous pouvons rappeler rapidement que ces marqueurs moléculaires ont un déterminisme génétique simple, que les locus correspondants sont répartis sur les différents chromosomes et qu'ils ségrègent de façon mendélienne. De plus, leur variation est généralement neutre du point de vue de la sélection naturelle, et ils ne sont pas directement soumis à la sélection humaine puisqu'invisibles, d'où leur intérêt pour les études de phylogénèse ou se rapportant à la domestication. Les fréquences alléliques observées et les distances génétiques calculées seront, dans ce cas, utilisées pour transcrire l'image de ce polymorphisme.

### RESULTATS ET DISCUSSION

#### 1 - Le complexe multispécifique des espèces annuelles d'origine africaine

C'est Portères (1950) qui, le premier, a fait la démonstration de l'existence d'une riziculture ouest-africaine datant du Néolithique. Il situe vers 1500 ans avant J.C. les débuts de la culture de l'espèce *O. glaberrima* qui aurait été domestiquée à partir de l'espèce sauvage *O. breviligulata* dans le delta central du fleuve Niger au Mali. C'est dans cette région qu'il observe le maximum de variation d'*O. glaberrima* et, en fait, le centre primaire d'origine et de variation de cette espèce. Du delta central nigérien, les variétés de riz cultivé se sont répandues à travers l'ouest africain jusqu'à la côte guinéenne, mais sans dépasser le lac Tchad à l'est ni les bassins du Chari et du Congo au sud-est. Sur le même principe de la concentration des caractères dominants ou récessifs qui lui avait servi à situer le centre primaire d'origine, Portères (1956) définit alors un premier centre secondaire de diversification dans la région sénégalienne et un deuxième, en cours d'émancipation, au niveau de la dorsale guinéenne.

Les résultats que nous avons obtenus, tant à partir de l'observation des caractères morphophysologiques qu'à partir de l'analyse de la variabilité enzymatique, confirment cette hypothèse en montrant dans les deux cas : que, d'une part, l'espèce *O. breviligulata*, sous sa forme spontanée, présente une variabilité supérieure à celle de l'espèce cultivée et que, d'autre part, la région du delta central nigérien présente le maximum de diversité en ce qui concerne les variétés cultivées.

Les méthodes de taxonomie numérique nous ont permis de constituer des groupes distincts (Fig. 1) qui correspondent à des réalités biologiques telles

que : formes sauvages très précoces avec des panicules peu ramifiées portant de gros épillets peu nombreux, opposées aux formes cultivées souvent moins précoces, avec des panicules plus ramifiées portant des épillets plus nombreux et plus petits, et qui peuvent se diviser en deux types différents selon leur adaptation à la culture en conditions inondées ou pluviales (Bezançon, 1982). Cette distinction entre les deux types cultivés dressé et flottant, basée principalement sur les caractères de longueur de cycle, de couleur et de dimensions des feuilles et de pigmentation des parties végétatives ou du caryopse, peut être reliée aux différences observées au niveau de la fréquence de certains allèles, notamment chez les estérases (Bezançon *et al.*, 1977 et 1978). Mais il ne s'agit ici que d'une différenciation écologique alors que dans le cas d'*O. sativa* on peut affirmer qu'il y a eu deux domestications différentes aboutissant à deux sous-espèces *indica* et *japonica* dont les formes ancestrales typiques sont très inter-stériles (Second, 1986). L'analyse globale de la variabilité enzymatique nous permet simplement de préciser que, dans ce cas, la domestication a réduit la diversité allélique (Tableau 2) tout en conservant des différences régionales mais sans toutefois sélectionner de nouveaux allèles.

Donc, globalement, nos résultats confirment les vues de Portères sur l'origine et l'histoire évolutive du riz cultivé africain. Néanmoins, il nous faut

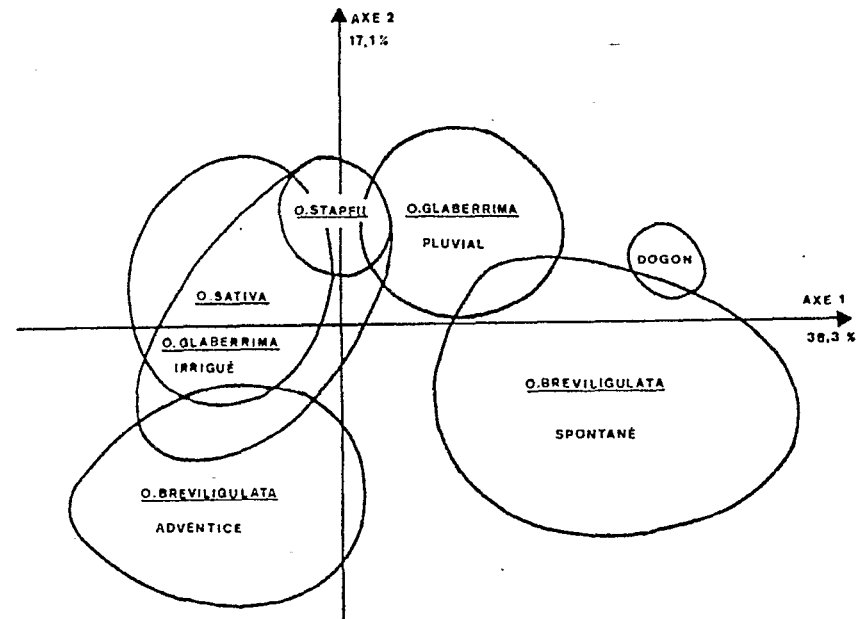


Fig. 1.- Représentation, dans le plan défini par les axes 1 et 2, d'une analyse en composantes principales effectuée sur 20 caractères morphologiques d'un échantillonnage des variétés cultivées et des formes sauvages annuelles de riz en Afrique (Bezançon, 1982).

Fig. 1.- Statistic analysis of twenty morphological characters in *Oryza*.

Tableau 2.- Diversité génétique dans le complexe multispécifique des espèces annuelles d'origine africaine (Bezançon, à paraître).

Table 2.- Genetic diversity in the multispecific complex of *Oryza*.

Pays*	BS**	BA**	GL**	T**
S	0,26	0,10	0,07	0,15
Y	0,22	0,14	0,10	0,14
M	0,23	0,14	0,13	0,235
L	---	0,17	0,13	0,144
I	0,046	---	0,07	0,08
H	0,023	0,11	0,03	0,139
K	0,12	0,056	---	0,17
T	0,30	0,00	0,05	0,24
U	0,23	0,06	0,05	0,15
E	0,22	---	---	0,22
Z+W	0,30	---	---	0,30

\* Nom codé des pays : S = Sénégal, Y = Guinée-Conakry, M = Mali (région hors delta), L = Mali (région du delta), I = Côte d'Ivoire, H = Burkina Faso, K = Nigéria, T = Tchad, U = Cameroun, E = Tanzanie, Z + W = Zambie et Botswana.

\*\* Groupes définis à partir de l'observation des populations naturelles : BS = *O. breviligulata*, formes spontanées. A = *O. breviligulata*, formes adventices, GL = *O. glaberrima*, T = Ensemble des trois groupes.

relever un point qui a eu une grande importance dans la recherche et l'échantillonnage des populations spontanées de l'espèce *O. breviligulata*. Portères (1950) écrit : "la biogénie d'origine du riz est de caractère aquatique ; son ancêtre *O. breviligulata* possède une réaction de même nature, on le trouve communément dans les rizières peu profondes car le caractère *fluitans* n'y paraît pas ou peu présent". En effet, nous avons pu nous-mêmes observer qu'*O. breviligulata* n'existe pas, à l'état spontané, dans les grandes zones inondables du delta central nigérien, mais qu'on le rencontre dans les petites mares temporairement inondées en périphérie du delta et isolées géographiquement de tout champ cultivé.

Dans ces zones, les échanges géniques entre l'espèce sauvage et l'espèce cultivée ne paraissent donc pas être possibles. Seuls les animaux, qui vont s'abreuver dans ces mares temporaires et aux pattes desquels peuvent s'accrocher les épillets fortement aristés d'*O. breviligulata*, semblent par leurs longs déplacements, pouvoir permettre la mise en présence des deux espèces. Alors, les recombinaisons génétiques sont possibles. Nous avons pu montrer par des hybridations contrôlées que la barrière reproductrice entre *O. breviligulata* et *O. glaberrima* est pratiquement inexistante contrairement à ce qu'avait observé Chu et Oka (1971). Les descendances hybrides obtenues montrent tous les états

intermédiaires entre forme spontanée et forme cultivée pour les principaux caractères de la domestication tels que l'égrenage, l'aristation, le nombre de ramifications des panicules, le nombre d'épillets ou la synchronisation de la floraison.

C'est dans cet ensemble de formes intermédiaires que l'on peut classer *O. stapfii* dont certains auteurs ont voulu faire une espèce à part entière (Chatterjee, 1948 ; Hutchinson et al., 1936), alors que d'autres l'ont incluse soit dans *O. glaberrima* (Chevalier, 1932a), soit dans *O. breviligulata* (Portères, 1956 ; Tateoka, 1964).

Ce continuum de types intermédiaires se rencontre très fréquemment sous la forme d'adventices dans les rizières mal entretenues où il constitue de véritables essais d'hybrides. C'est en ce sens que l'on peut imaginer que leur origine puisse être de nature multiple :

- passage évolutif de la forme sauvage à la forme cultivée (Portères, 1965) ;
- hybridations entre les formes sauvage et cultivée ;
- hybridations également possibles et que l'on peut observer sur le terrain entre les deux espèces cultivées *O. glaberrima* et *O. sativa* (Borgel et Second, 1977) et dont les descendances ressemblent à ces formes intermédiaires adventices.

## 2 - La structure génétique d'*O. sativa* en Afrique

Nous résumerons ici les principaux résultats obtenus par Second (1982), de Kochko (1987), Ghesquière et Miézan (1982) et Ghesquière et Second (1983). Le tableau 3 nous montre l'importance de la diversité génétique estimée sur la base de la variabilité enzymatique de l'espèce *O. sativa* comparée à celle des autres espèces du groupe *Sativa*. Le fait le plus marquant est la cohérence de la distinction *indica/japonica* qui reste le facteur principal de structuration chez *O. sativa* et sur laquelle se superposent la répartition géographique des variétés et des types de riziculture. Ainsi, les variétés *indica* s'apparentent à une riziculture de type aquatique au sens large et semblent spécifiques de l'Afrique de l'est alors qu'en Afrique de l'ouest elles n'existent que dans la zone soudano-sahélienne ; au contraire, les variétés *japonica* sont limitées aux zones forestières de l'Afrique de l'ouest où l'on pratique une riziculture pluviale plus ou moins stricte, et sont également bien représentées dans les variétés de montagne de Madagascar alors qu'elles n'existent qu'à l'état relictuel dans les îles tanzaniennes de Zanzibar et de Pemba qui renferment par ailleurs pratiquement tous les types rencontrés en Afrique.

L'analyse globale des résultats observés par Oka (1958), sur la base de 115 échantillons d'Asie concernant la réponse au test phénol ainsi que l'observation de caractères quantitatifs et de la stérilité d'hybrides F1, avec ceux obtenus concernant le polymorphisme enzymatique sur la base d'une collection mondiale (468 échantillons) de l'espèce *O. sativa*, a permis à Second (1982) de définir des formules enzymatiques ancestrales établies à partir de 4 locus : PGI-A et B, CAT-A et EST-E. Aussi, un autre aspect intéressant de la distinction *indica/japonica* en Afrique est la fréquence élevée des types intermédiaires entre ces combinaisons ancestrales. Cette situation suggère que la diversité d'*O. sativa* en Afrique n'est pas qu'une simple importation des variétés asiatiques mais qu'au

contraire, l'introduction de ce matériel s'est traduite par un brassage permettant la création d'une variabilité originale. Une des conséquences de ce phénomène est le polymorphisme intravariétal important observé en particulier chez les variétés *indica*, ainsi que dans les zones de contact des deux rizicultures où des hybridations entre formes *indica* et *japonica* ont pu se produire en occasionnant ainsi une variabilité nouvelle. Cette diversité des cultivars traditionnels s'exprime également par une forte variabilité au niveau des caractères impliqués dans les composants du rendement et, notamment, en ce qui concerne la structure paniculaire.

Tableau 3.- Variabilité enzymatique comparée pour 20 locus des différentes espèces sauvages et cultivées du groupe *Sativa* en Afrique (Ghesquière, 1988).

Table 3.- Enzyme variability in twenty loci of different wild and cultivated species of *Oryza sativa* in Africa.

	Diversité génétique totale	% de locus polymorphes	Nb d'allèles par locus	Composantes de la diversité génétique	
				Inter population	Intra population
Espèces cultivées					
<i>O. sativa</i>	0,223	60	1,90	88%	12%
Sep <i>indica</i>	0,181	50	1,75	83%	37%
Sep <i>japonica</i>	0,104	30	1,35	85%	15%
<i>O. glaberrima</i>	0,026	10	1,10	88%	32%
Espèces sauvages					
<i>O. breviligulata</i> *	0,099	35	1,55	72%	28%
<i>O. longistaminata</i>	0,193	85	3,25	20%	80%

\* = d'après Second (1985a).

L'ensemble de ces observations nous conduit à souligner ici une particularité de la riziculture africaine qui consiste, pour de très nombreux paysans, à semer dans un même champ non pas une variété pure, mais un mélange de types qui sont homogènes pour les caractères tels que la hauteur et la précocité, mais qui se distinguent sur les autres descripteurs morphologiques. Cette pratique n'est pas le résultat de négligences comme on pourrait le penser, mais plutôt le reflet d'un "savoir-faire" du riziculteur qui crée ce mélange car il le juge meilleur par sa rusticité et sa résistance aux agressions parasitaires, tout en pensant que si la récolte n'est pas exceptionnelle au moins elle sera assurée.

Enfin, un dernier point, que nous signalons rapidement ici mais que nous développerons dans le paragraphe suivant, est la mise en évidence d'électromorphes d'*O. longistaminata* dans certaines variétés d'*O. sativa*, apportant ainsi la preuve de la possibilité d'échanges génétiques entre le compartiment "cultivé" représenté par l'espèce *O. sativa* et le compartiment "sauvage" représenté par l'espèce *O. longistaminata*.

3 - L'espèce sauvage *O. longistaminata*, sa diversité génétique et les introgressions avec les autres espèces (l'ensemble des travaux et résultats succinctement résumés dans ce paragraphe sont développés dans Ghesquière, 1988).

Cette espèce sauvage peut être définie par les trois caractéristiques suivantes :

- la présence remarquablement constante de rhizomes qui lui confère une forte pérennité ;
- un système d'autoincompatibilité régissant une allogamie qui cependant laisse subsister certaines formes autocompatibles ;
- et enfin une barrière reproductive très stricte vis-à-vis des espèces autogames.

La diversité morphologique étant pratiquement absente des populations d'*O. longistaminata*, c'est l'effort reproductif par graines qui sera le principal facteur de leur caractérisation. Ainsi, les grandes populations spontanées présentent une autoincompatibilité stricte avec peu de grains et présence de rhizomes, alors que les populations plus ou moins adventices présentent une autoincompatibilité faible, mais avec une forte potentialité de production grainière.

Au niveau isozymique, la variabilité de l'espèce *O. longistaminata* est caractéristique de celle d'une espèce allogame, avec une diversité génétique élevée, une forte hétérozygotie et un grand nombre d'allèles rares. La forte composante intrapopulation de cette diversité laisse tout de même transparaître une structuration géographique dans laquelle la région du lac Tchad apparaît comme une zone centrale de variabilité (Tableau 4). Il faut remarquer que, dans cette région ainsi qu'en Afrique de l'est, les populations de type adventice, parfois réduites à un nombre très limité d'individus, conservent une variabilité élevée témoignant ainsi d'un flux génétique important en provenance des grandes populations spontanées.

Ceci nous conduit tout naturellement à aborder le cas des plantes "obake", plantes totalement dépourvues de rhizomes et qui sont issues du développement de caryopses dont l'albumen est très déficient. Ces types de caryopses sont fréquemment observés dans les échantillons de grains provenant de plantes adventices. D'autre part, l'association systématique des formes "obake" avec des plantes à rhizomes, autocompatibles, suggère d'attribuer l'origine de l'autocompatibilité partielle à des introgressions avec les riz cultivés.

La figure 2 représente la distribution des espèces sauvages et cultivées dans le premier plan d'une analyse en composantes principales, réalisée à partir des fréquences alléliques sur 15 locus polymorphes. Les flèches font correspondre les plantes "obake" et les plantes à rhizomes issues d'échantillons de grains prélevés sur les mêmes plantes adventices, montrant ainsi que ces dernières se situent bien dans le groupe représenté par les populations naturelles et qu'elles y sont apparentées. Enfin, la position intermédiaire des plantes "obake" oriente leur origine introgressive vers le groupe *indica*, ce qui pourrait expliquer en partie le plus grand polymorphisme intravariétal de ce groupe par rapport au groupe *japonica*.

Les introgressions naturelles observées chez *O. longistaminata* conduisent à s'intéresser au contrôle des échanges génétiques interspécifiques.

Les hybridations contrôlées ont montré que les hybrides F1 obtenus

Tableau 4.- Composantes de la diversité génétique observée sur 20 locus en fonction de l'origine géographique ou du type écologique des populations d'*O. longistaminata* (Ghesquière, 1988).

Table 4.- Constituents of genetic diversity in twenty loci according to the geographical origin or ecological type of populations of *O. longistaminata*.

	Diversité génétique totale	Différentiation entre populations en %	Diversité génétique
Afrique de l'Est	0,164	19,1	0,133
Lac Tchad	0,178	10,1	0,160
Delta du Niger	0,212	01,4	0,209
Sénégal - Guinée	0,215	20,9	0,178

Grandes populations	0,179	12,2	0,157
Populations de mares temporaires	0,161	07,4	0,149
Populations de zones cultivées	0,184	19,6	0,148
Plantes adventices	0,196	16,3	0,164

avec *O. sativa* sont très stériles du point de vue pollinique et complètement dépourvus de rhizomes ; en outre, ils présentent un énorme potentiel de floraison. Au contraire, les hybrides réalisés avec *O. breviligulata* et *O. glaberrima* montrent des caractéristiques de plantes faibles confirmant leur isolement reproductif plus accusé vis-à-vis d'*O. longistaminata*.

L'étude du couplage barrière reproductive-présence de rhizomes souligne que les hybridations interspécifiques sont l'objet de remaniements génétiques affectant l'expression des rhizomes et que cette dernière ne répond plus à des modèles simples. Cette hypothèse est confirmée par l'étude de l'hérédité des marqueurs électrophorétiques, et l'ensemble de ces observations a conduit Ghesquière (1988) à proposer un modèle de couplage impliquant l'intervention d'éléments mobiles.

## CONCLUSION

Dans une interprétation de l'évolution au sein du groupe *Sativa*, Second (1985b) propose que l'existence en Afrique des représentants du genre *Oryza* serait due à leur introduction sur ce continent à partir de l'Asie, introduction interrompue par des modifications du paléoenvironnement, mais à des périodes différentes pour *O. longistaminata* et *O. breviligulata* du fait de leurs exigences écologiques non identiques.

L'exploitation des milieux favorables aurait permis le développement de la pérennité, grâce à la production de rhizomes, et la superposition des distribu-

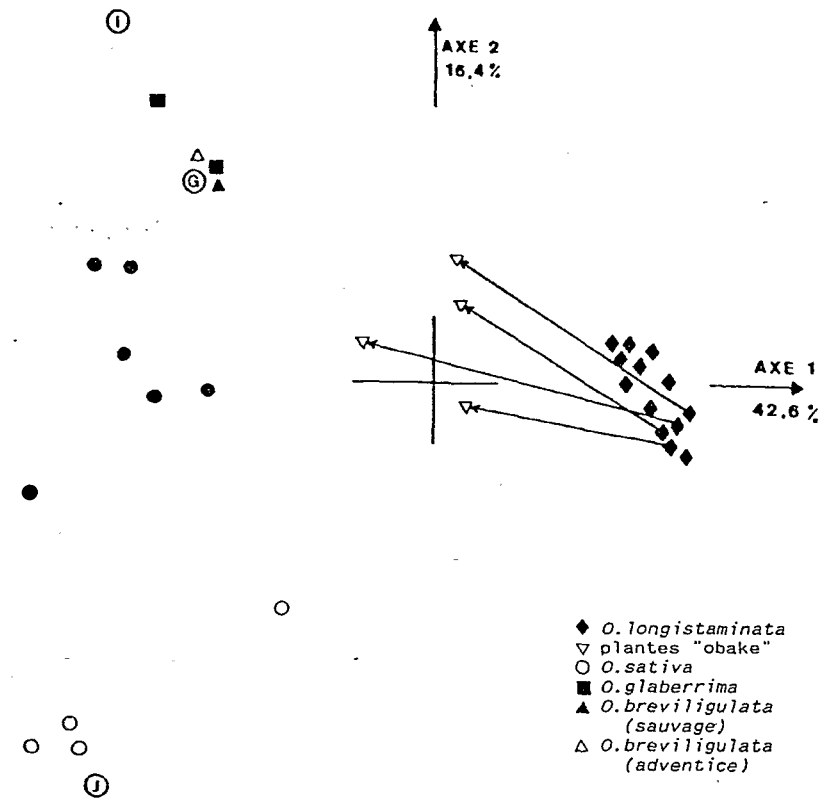


Fig. 2.- Positionnement, dans le premier plan, d'une analyse en composantes principales d'un échantillonnage de variétés traditionnelles (riz cultivés) et de populations naturelles (riz sauvages) représentatif de la diversité génétique des espèces du groupe *Sativa* en Afrique sur 15 locus polymorphes. Les formules isozymiques ancestrales sont représentées par un symbole : G = *glaberrima* ; I = *indica* et J = *japonica*. Un cercle vide indique une réaction au phénol négative et caractérise les variétés *japonica* alors qu'un cercle plein indique une réaction au phénol positive et caractérise les variétés de type *indica* (Ghesquière, 1988).

Fig. 2.- Detailed analysis of genetic diversity in *Oryza*.

tions géographiques des deux espèces serait à l'origine du renforcement de la barrière reproductive que nous observons aujourd'hui.

Cette situation semble pouvoir expliquer la faible diversité génétique du pool composé des espèces annuelles africaines et la faible valeur agronomique de l'espèce cultivée *O. glaberrima* par manque de variabilité à exploiter lors de sa domestication.

L'essentiel de la diversité génétique, utilisable en amélioration des plantes en ce qui concerne les espèces africaines de riz, serait donc concentré chez *O. longistaminata*, et pourrait être utilisé sous la forme de populations-sources

accessibles aux riz cultivés. L'existence de l'allogamie permet d'envisager la construction de formes introgressées pouvant jouer le rôle de pivot et permettant d'augmenter et d'optimiser les recombinaisons entre les types *indica* et *japonica* d'*O. sativa*, mais aussi entre *O. sativa* et *O. glaberrima*.

## BIBLIOGRAPHIE

- BEZANÇON G., J. BOZZA, G. KOFFI et G. SECOND, 1977.- Diversité génétique d'*Oryza glaberrima* et *O. breviligulata* en observation directe et par électrophorèse d'isozymes. In : Réunion sur les Espèces Africaines de Riz (25-26 janv.). IRAT-ORSTOM, Paris, 15-46.
- BEZANÇON G., J. BOZZA, G. KOFFI et G. SECOND, 1978.- Genetic diversity of indigenous rice in Africa. In : Rice in Africa, J.W. Buddenhagen et G.J. Persley (ed.). Acad. Press, Londres, New York, San Francisco.
- BEZANÇON G., 1982.- Analyse du complexe des espèces annuelles de riz d'origine africaine, relations entre formes sauvages, adventices et cultivées. ORSTOM-IRAT, Réunion du 1-3 sept. 1982, Paris.
- BORGEL A. et G. SECOND, 1977.- Prospections des variétés traditionnelles et des espèces sauvages de riz au Tchad et au Cameroun. Rapp. Mission du 19 oct. au 23 déc. 1977. Rapport multigr. ORSTOM, 18p.
- CHATTERJEE D., 1948.- A modified key and enumeration of the species of *Oryza* Linn. Indian J. Agric. Sci., 18 (3), 185-192.
- CHEVALIER A., 1910.- Le riz sauvage de l'Afrique tropicale. Bull. Mus. Hist. Nat., Paris, 16 (7), 404-408.
- CHEVALIER A., 1932a.- Productions végétales du Sahara et de ses confins nord et sud. Rev. Bot. Appl., 134, 754-756.
- CHEVALIER A., 1932b.- Nouvelle contribution à l'étude systématique des *Oryza*. Rev. Bot. Appl., 136, 1014-1032.
- CHEVALIER A. et O. ROEHRICH, 1914.- Sur l'origine botanique des riz cultivés. C. R. Acad. Sci. Paris, 159.
- CHU Y.E. et H.I. OKA, 1971.- The distribution and effects of genes causing F1 weakness in *Oryza breviligulata* and *O. glaberrima*. Genetics, 70, 163-173.
- CLAYTON W.D., 1968.- In : Flora of West Africa. J. Hutchinson (ed.), vol. III, part. 2, 28-31.
- 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, 228p.
- GHEsqUIERE A. et K. MIEZAN, 1982.- Etude de la structure génétique des variétés traditionnelles de riz en Afrique. ORSTOM-IRAT, Réunion du 1-3 sept. 1982, Paris.
- GHEsqUIERE A. et G. SECOND, 1983.- Polymorphisme enzymatique et évolution d'*Oryza sativa*. Coll. "Électrophorèse et Taxonomie". Mém. n° 42 Soc. Zool. France, 1985, 263-272.
- HUTCHINSON J. et J.M. DALZIEL, 1936.- In : Flora of West Africa, Vol. II, part. 2.
- KOCHKO (de) A., 1987.- Isozymic variability of traditional rice *Oryza sativa* L. in Africa. Theor. Appl. Genet., 73, 675-682.
- OKA H.I., 1958.- Intervarietal variation and classification of cultivated rice. Ind. J. Genet. and Pl. Breed, 18, 78-89.
- OKA H.I. et H. MORISHIMA, 1967.- Variations in the breeding systems of a wild rice *O. perennis*. Evolution, 21, 249-258.
- PORTERES R., 1950.- Vieilles agricultures de l'Afrique intertropicale. Centres d'origine et de diversification variétale primaire et berceaux d'agriculture antérieurs au XVIème siècle. L'Agronomie Tropicale, V, 489-507.
- PORTERES R., 1956.- Taxonomie agrobotanique des riz cultivés *O. sativa* et *O. glaberrima* Stendel. J. Agro. Trop. Bot. Appl., 7-12, 1-856.
- PORTERES R., 1965.- Quelques nouvelles formes agrobotaniques singulières dans le riz africain (*O. glaberrima*). Rev. Bot. Appl., 6-7-8, 338-341.
- ROSCHEVICZ R.J., 1931.- A contribution to the knowledge of rice. Bull. Appl. Bot. Genet. Pl. Breed, 27, 3-133.
- SECOND G., 1982.- Origin of the genetic diversity of cultivated rice (*Oryza spp.*), study of the polymorphism stored at 40 isozyme loci. Jap. J. Genet., 57, 25-57.
- SECOND G., 1985a.- Relations évolutives chez le genre *Oryza* et processus de domestication des riz. Thèse Etat, Univ. Paris XI, Orsay. Coll. Etudes et Thèses, ORSTOM, Paris, 1985. 189p.
- SECOND G., 1985b.- Evolutionary relationship in the *Sativa* group of *Oryza* based on isozymes data. Génét. Sél. Evol., 17, 89-114.
- SECOND G., 1986.- Isozymes and phylogenetic relationship in *Oryza*. In : Rice Genetics. Proc. of the Int. Rice Res. Symp., 27-39.
- SECOND G. et P. TROUSLOT, 1980.- Electroforèse d'enzymes de riz (*Oryza spp.*). Trav. et Doc. ORSTOM, n° 120, ORSTOM, Paris, 88p.
- TATEOKA T., 1964.- Taxonomic studies of the genus *Oryza*. In : Rice Genetics and Cytogenetics. Elsevier Publ. Co., Amsterdam. Proc. Symp. Los Baños, Philippines, 1963, 15-21 ; 251-252.