

VARIABILITE D'ORYZA LONGISTAMINATA ET DU COMPLEXE SATIVA DES ORYZA EN AFRIQUE ASPECTS ECOLOGIQUES ET EVOLUTIFS

par G. Second *, G. Bezançon* et J. Bozza**

Le génome A définissant le complexe *sativa* des *Oryza* est représenté en Afrique par les espèces *O. longistaminata*, *O. breviligulata* (maintenant nommée *O. barthii*), *O. glaberrima* et, d'introduction probablement plus récente, *O. sativa* (1).

Dans ce complexe, *O. longistaminata* est une espèce allogame, pérenne à rhizomes ; les autres espèces sont autogames et annuelles.

La carte 1 (voir p. 16 article précédent) est celle de la répartition des principales espèces d'*Oryza* endémiques à l'Afrique et à Madagascar (CHANG, 1975).

Les points suivants seront abordés :

- 1 – Observation des populations en place
- 2 – Étude des barrières reproductives
- 3 – Analyse de la variabilité enzymatique
- 4 – Discussion et hypothèses

1 – OBSERVATION DES POPULATIONS EN PLACE

O. longistaminata a de très loin la plus large répartition de toutes les espèces d'*Oryza* sur le continent africain (fig.1)

En Afrique de l'Ouest, cette espèce a été rencontrée fréquemment par les auteurs au Sénégal, en Gambie, au Mali, en Haute-Volta et en Côte d'Ivoire, c'est-à-dire depuis les limites du désert au Nord (zones inondées par le Niger à Tombouctou) jusque dans les régions côtières au Sud. Il est cependant absent dans les zones forestières de Basse Côte bien qu'on le rencontre en bordure des trous d'eau dans les savanes littorales qui longent l'océan en Côte d'Ivoire (GUILLAUMET et ADJANOHOUN, 1971). L'éclairement est élevé au niveau de ces savanes côtières comparé à celui des zones forestières voisines et il est possible que l'intensité lumineuse disponible joue un rôle prépondérant dans la distribution de cette espèce.

(1) Pour la commodité de lecture et bien que n'appartenant à aucune clé cohérente, les dénominations *O. longistaminata* et *O. breviligulata* seront utilisées dans ce texte.

* Centre ORSTOM D'Adiopodoumé, B.P. V51, Abidjan (Côte d'Ivoire)

** Station IRAT, B.P. 635, Bouaké (Côte d'Ivoire)

O.R.S.T.O.m. Forum documentaire
N° : 21633, ex 2
Cpte : A

La niche écologique d'*O. longistaminata* est, de même que son aire de répartition, la plus large comparée à celles des espèces d'*Oryza* en Afrique. Des populations ont en effet été échantillonnées dans des lagunes salées du delta de la Casamance aussi bien que dans les zones inondées (jusqu'à 1 m de hauteur d'eau) du delta intérieur du Niger au Mali et dans des rizières sèches, sablonneuses, au Sénégal. On le rencontre en eau courante et en eau stagnante, dans des marigots asséchés durant la saison sèche comme dans les mares quasi-permanentes.

En comparaison, la forme annuelle *O. breviligulata* a des exigences écologiques beaucoup plus précises. Elle est adaptée aux marigots de zones de savane. Il semble même que cette espèce se rencontre spécifiquement dans les marigots perturbés par les troupeaux qui viennent s'abreuver. On peut supposer que l'enrichissement du sol en matières organiques et minérales de même que l'enfouissement des graines ont joué un rôle important dans l'évolution et la dissémination de cette espèce caractérisée par une abondante production de grosses semences et des épillets très fortement aristés. On rencontre également une forme d'adventice d'*O. breviligulata* qui tend à envahir les rizières cultivées.

Dans les marigots perturbés par les troupeaux où *O. longistaminata* et *O. breviligulata* sont sympatriques, ces deux espèces semblent se partager le territoire ; *O. longistaminata* occupe les zones les plus profondes ou se retrouve sous forme de pieds isolés. De même dans le delta du Niger où les populations d'*O. longistaminata* peuvent couvrir plusieurs kilomètres carrés, c'est *O. breviligulata* qui envahit principalement les rizières au cours de la culture. Après abandon de la rizière, *O. longistaminata* reprend à nouveau possession du terrain. La forme annuelle subsiste sous forme d'îlots de populations avant de disparaître totalement en quelques années.

Bien que les deux espèces se rencontrent fréquemment côte à côte, il semble donc que l'espèce annuelle possède un avantage sélectif dans les habitats perturbés et enrichis.

La fertilité d'*O. longistaminata* est élevée (> 50 %) dans les grandes populations du delta du Niger où les semences sont occasionnellement récoltées pour la consommation. Par contre, la fertilité tend à diminuer dans les populations isolées bien qu'il faille citer des exceptions, en particulier, une population homogène ayant envahi une rizière abandonnée au Sénégal et dont les plantes, de petite taille, étaient normalement fertiles.

La destruction des grains par une forme de charbon augmente encore la stérilité de certaines populations qui se reproduisent végétativement. Toutes les plantes observées ont des rhizomes qui semblent pouvoir subsister dans le sol pendant la saison sèche. Le travail du sol après la décrue est une pratique utilisée dans le delta du Niger pour les éliminer. Le sol est retourné, puis à la saison suivante, on fauche les jeunes plantes avant la crue. Les rhizomes sont en grande partie détruits et les jeunes plantes qui ont poussé avec les pluies sont asphyxiées par la montée rapide des eaux après faucardage.

Si le caractère rhizomateux est constant, une grande variabilité a par contre été observée au niveau de nombreux caractères. La coloration anthocyanique de certains organes tels qu'arêtes, péricarpes du caryopse, gaines des feuilles, est variable dans une même population. La présence des clones imbriqués dénote l'importance de la multiplication végétative. Dans l'ensemble, une large variabilité intra et interpopulation existe au niveau de caractères tels que grosseur des graines, largeur des feuilles, taille des panicules, etc.

Dans les germinations, il se présente assez fréquemment des hors types albinos ou faible qui sont l'indice d'une lourde charge génétique. De nombreux hybrides interspécifiques peuvent également être trouvés dans les descendance de population sympatriques.

2 – ÉTUDE DES BARRIÈRES REPRODUCTIVES

Des barrières reproductives qui isolent *O. longistaminata* des autres espèces du groupe *sativa* avec lesquelles il partage le génôme A ont été décrites (CHU, MORISHIMA et OKA, 1969, CHU et OKA, 1970a, 1970b). Après en avoir rappelé les éléments principaux, nous interpréterons sur cette base quelques observations de terrain.

Des échecs à la libre circulation des gènes entre les compartiments autogames et allogames du groupe *sativa* se situent d'après les auteurs cités, à différents niveaux. En particulier :

- Détérioration de l'albumen F1
- Faiblesse des F1
- Stérilité des sacs embryonnaires et surtout des microspores de la F1.

La détérioration de l'albumen se rencontre uniquement dans les croisements impliquant *O. longistaminata*. Au contraire, la faiblesse et la stérilité gamétophytique se rencontrent dans les croisements impliquant les différentes formes d'*O. perennis*.

Ces barrières reproductives isolent en Afrique beaucoup plus efficacement qu'en Asie les formes pérennes des formes annuelles. Les formes intermédiaires recherchées entre *O. breviligulata* et *O. longistaminata* n'ont jamais été rencontrées. Par contre, en Asie (CHU et OKA, 1967), il existe une variation continue entre les formes typiquement pérennes et annuelles.

La détérioration de l'albumen qui apparaît en croisement avec *O. longistaminata* entraîne en effet la perte d'au moins 97 % des embryons formés. 50 % donneront une plante faible. Une stérilité gamétique plus ou moins forte apparaît ensuite dans les plantes F1 obtenues qui peut s'amenuiser dans les descendance issues d'autofécondation ou de croisements en retour. La possibilité d'introgression entre les compartiments autogames et allogames est établie ; on remarque cependant que le taux d'échange possible se trouve à un niveau très bas entre les compartiments africains. L'échange semble même plus facile entre *O. sativa* et *O. longistaminata* qu'entre ce dernier et *O. glaberrima*.

La détérioration de l'albumen est contrôlée par un couple de gènes létaux dominants complémentaires appelés D1 et D2 par les auteurs précédemment cités. Ce couple de gènes intervient de façon différentielle dans les croisements réciproques selon leur dosage respectif dans l'albumen triploïde.

CHU et OKA (1970b) ont montré que les populations d'*O. longistaminata* peuvent être hétérozygotes pour les deux allèles du gène D1. Des hybrides, appelés «obakes» ont été rencontrés qui présentent une fertilité supérieure à celle d'*O. longistaminata* dont les croisements avec les espèces autogames. Les formes «obakes» représentent donc des «ponts interspécifiques».

A la lumière de ces données bibliographiques, nous nous sommes intéressés sur le terrain aux populations plurispécifiques complexes.

De nombreux essais d'hybrides entre *O. breviligulata* et *O. glaberrima* ont été observés ainsi que de nombreuses plantes, isolées ou par petits groupes, présumées hybrides entre *O. sativa* et *O. glaberrima* ou *O. breviligulata*. Mais seuls les hybrides avec *O. longistaminata* retiendront ici notre attention.

Trois population plurispécifiques complexes où des introgressions d'*O. longistaminata* dans les formes cultivées étaient présumées ont été échantillonnées au Sénégal. Plusieurs plantes isolées supposées hybrides entre *O. longistaminata* et *O. sativa* ont également été trouvées. L'une d'elles est fertile. Trois plantes, apparemment hybrides entre *O. longistaminata* et *O. glaberrima* ont à ce jour été repérées dans la descendance d'*O. longistaminata* échantillonnée en bordure de rizières. Ces plantes sont faibles, sans rhizomes avec de très petites panicules et des grains de pollen stériles de taille très irrégulière. Le parent mâle supposé a été déterminé sur la base des zymogrammes estérases, peroxidases et phosphatases acides.

D'autres cas peuvent certainement être trouvés dans le matériel récolté et leur étude sera entreprise sur la base de l'analyse par électrophorèse, des caractères phénotypiques discriminants et de la fertilité gamétophytique ainsi qu'en croisement avec les différentes espèces étudiées.

Ces populations échantillonnées confirment que les introgressions décrites par CHU et OKA existent sur le terrain. Conformément aux données bibliographiques, il semble également que les introgressions occasionnelles soient plus fréquentes avec *O. sativa*, d'introduction relativement récente, qu'avec les formes annuelles africaines.

Il existe une autre barrière reproductrice spécifique à *O. longistaminata*, c'est son autoincompatibilité (CHU, MORISHIMA et OKA, 1969).

Nous avons vérifié expérimentalement son existence sur le terrain par ensachage de panicules avant floraison. Elle semble stricte dans certaines populations du delta du Niger, par ailleurs fertiles et présentant une grande variabilité intrapopulation. Par contre, certaines populations originaires du Sénégal présentent une fertilité moyenne en autofécondation.

L'autoincompatibilité semble donc contresélectionnée dans les petites populations alors qu'elle serait la règle dans les grandes populations.

La cause de la stérilité de certaines populations serait plutôt à rechercher dans l'absence de lignées intercompatibles parmi ces populations multipliées végétativement plutôt que dans la stérilité gamétophytique.

3 – ANALYSE DE LA VARIABILITÉ ENZYMATIQUE

L'analyse en électrophorèse de quelques populations d'*O. longistaminata* des centres maliens et sénégalais a été conduite en comparaison avec les espèces autogames (SECOND, BESANÇON, TROUSLOT, en préparation). Nous reprenons ici les résultats concernant principalement l'aspect qualitatif de la variabilité enzymatique.

150 individus d'*O. longistaminata* ont été étudiés. Pour comparer avec le rameau asiatique d'*O. perennis*, on a analysé quelques représentants des formes pérennes, intermédiaires et annuelles de cette espèce (W 036 - W 107 - W 120 - W 133 - W 149 - W 157 - W 163 - W 630 - W 1183 - W 1185 - W 1236 - W 1294) ainsi que quelques représentants de formes intermédiaires *perennis* - *sativa* de la région de JEYPORE en Inde (échantillons aimablement fournis par le Dr OKA).

A) ESTÉRASES :

Les zymogrammes d'estérases d'*O. longistaminata* sont d'une grande complexité. De nombreuses bandes apparaissent à des distances de migration différentes d'un individu à l'autre. L'hétérozygotie probablement élevée multiplie encore le nombre de bandes tout en réduisant l'activité de certaines. Des chevauchements sont fréquents. Une interprétation statistique des zymogrammes en fréquence de bandes est, pour toutes ces raisons, rendue délicate au niveau des estérases.

La figure 2* présente quelques exemples de la variabilité observée avec des témoins *O. breviligulata* (type estérases A⁺) et *O. sativa* (type estérases 2). Les lettres correspondent aux différentes bandes typées d'*O. breviligulata* et constituent des repères. Les zymogrammes présentés sont choisis pour montrer le type de variabilité existant au niveau des bandes principales, mais le nombre de combinaisons observables est beaucoup plus grand.

En comparaison avec les espèces autogames, on peut distinguer les trois cas suivants :

- cas de la bande B : elle est présente en général à la même distance que chez les espèces autogames, mais elle peut apparaître à des distances différentes et même disparaître complètement. Cette bande est unique parmi toutes les lignées autogames mais peut disparaître chez *O. sativa*.
- cas de la bande E : elle a été trouvée à la même distance que dans les espèces autogames chez un seul individu ; elle est habituellement présente à des distances différentes. Chez les espèces autogames, cette bande peut exister à deux niveaux différents et peut disparaître.
- cas de la bande D : elle n' a jamais été rencontrée chez *O. longistaminata*. Par contre, une bande similaire (couleur rouge et dédoublement) est observée chez certains individus, mais à une distance de migration beaucoup plus grande (au niveau de la bande K). Cette bande existe à 3 niveaux différents, mais voisins chez *O. breviligulata* et disparaît chez *O. sativa*.

Les échantillons asiatiques d'*O. perennis* semblent beaucoup plus proches des espèces autogames qu'*O. longistaminata*, à l'exception du N° W 1294 (type pérenne des Philippines). On retrouve en effet parmi eux fréquemment les bandes E et D.

Si, au niveau spécifique, la variabilité d'*O. longistaminata* est énorme par rapport à celle d'*O. breviligulata*, il y a de grosses différences de richesse individuelle exprimée en nombre de bandes. La richesse d'*O. breviligulata* apparaît comme moyenne.

* Les figures 2, 3, 4, 5 et 6 citées dans cet article sont reproduites dans l'article précédent aux pages 23 à 27.

B) PEROXYDASES :

La figure 3 représente les zymogrammes observés à partir de jeunes feuilles.

On remarque qu'au niveau de la bande anodique rapide, tous les *O. longistaminata* observés sont identiques à *O. sativa*. *O. breviligulata* et *O. glaberrima* sont seuls à présenter une bande un peu plus lente.

Le tableau I donne la répartition des différents types observés au niveau de 3 populations originaires du delta du Niger au Mali.

Tableau I — Fréquence des zymogrammes des peroxydases parmi trois populations originaires du Mali

Zymogrammes Populations	16	17	18	19	20	21	22
L L 9	15	6	3	5	—	1	—
L L 10	11	11	3	14	6	3	1
L L 11	11	2	—	3	3	—	—

C) MALATES DESHYDROGÉNASES :

La figure 4 présente les différents zymogrammes qui peuvent être observée dans une seule population d'*O. longistaminata* du delta du Niger alors que les 3 espèces autogames réunies ne partagent qu'un seul zymogramme de complexité moyenne.

Le tableau II donne la fréquence des différents zymogrammes observés dans 3 populations. On remarque que le zymogramme des espèces autogames est de loin le plus fréquent chez *O. longistaminata*, qui semble varier autour de cette valeur moyenne.

Tous les échantillons d'*O. perennis* asiatique analysés ont le zymogramme 1.

Tableau II — Fréquence des zymogrammes des malates déshydrogénases parmi trois populations originaires du Mali

Zymogrammes Populations	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	Total
L L 9	13	6	7			—	1	1	1		3	32
L L 10	46	7	19	6	1	—	2			1	2	84
L L 11	24	4	2		1	—					1	32

D) PHOSPHATASES ACIDES

Cet enzyme a été étudié selon la méthode décrite par PAI, ENDO et OKA (1975). Nous reprendrons les symboles utilisés par les auteurs cités pour décrire la variabilité observée et portée sur la figure 5.

Groupe AMC

Les différentes mobilités suivantes ont été observées : + 4, + 9, + 12, hybride + 4 et + 12, hybride + 9 et + 12, avec les fréquences respectives de 0,80 ; 0,03 ; 0,09 ; 0,06 ; 0,01 (64 individus).

Les individus + 4 ont été ultérieurement distingués en mobilité + 4 et + 6 ce qui représente une nouvelle classe.

A noter que la mobilité + 9 qui caractérise *O. breviligulata* et le type japonica d'*O. sativa* est rare parmi *O. longistaminata*.

Bandes Fa

Cette bande est absente d'*O. breviligulata*. 50 % seulement des individus *O. longistaminata* observés la présentaient avec de petites différences de mobilité : type fréquent, + 45 mm caractéristique des types indica d'*O. sativa*, et type rare + 48 mm.

Bandes B et b

Caractéristiques d'*O. longistaminata*. Cette bande a été observée constamment avec deux mobilités : - 21 et - 26 environ avec les fréquences respectives 0,91 et 0,02, le reste étant des hybrides entre les deux formes.

E) LEUCINES AMINO-PEPTIDASES (fig. 6)

La variabilité enzymatique d'*O. longistaminata* apparaît en général centrée sur celle des espèces autogames en ce qui concerne les fréquences des bandes. Il existe cependant des différences au niveau des enzymes les plus variables : estérases en particulier, pour lesquelles la variabilité d'*O. longistaminata* n'inclut pas celles des espèces autogames.

F) ANALYSE D'ENSEMBLE ET STRUCTURE DES POPULATIONS

La variabilité enzymatique d'*O. longistaminata* apparaît en général centrée sur celle des espèces autogames en ce qui concerne les fréquences des bandes. Il existe cependant des différences au niveau des enzymes les plus variables : estérases en particulier, pour lesquelles la variabilité d'*O. longistaminata* n'inclut pas celles des espèces autogames.

En ce qui concerne la structure des populations on peut remarquer qu'une population d'*O. longistaminata* contient à elle seule une variabilité enzymatique beaucoup plus importante que celle des trois espèces autogames étudiées réunies. Ceci est vrai principalement pour les grandes populations hétérogènes du delta du Niger car les petites populations marginales tendent bien sûr vers une plus grande homogénéité.

L'hétérozygotie des individus est perceptible au niveau d'un zymogramme qui présente deux bandes alléliques, mais aussi par comparaison de descendances d'une même plante. Ces données demanderont à être quantifiées lorsque le déterminisme génétique des zymogrammes sera mieux connu.

4 – DISCUSSION ET HYPOTHESE

La grande variabilité enzymatique du compartiment allogame *O. longistaminata* comparée à celle, plus réduite et convergente, des compartiments autogames africains et asiatiques est associée à une tolérance beaucoup plus grande à des conditions écologiques diverses. Une adaptation à la variation des facteurs environnementaux peut être mise en évidence expérimentalement au niveau de la thermosensibilité des graines en germination : *O. longistaminata* présente une variabilité intrapopulation qui permet à certains individus de se développer à des températures extrêmes moins bien supportées par les espèces autogames (données préliminaires non publiées).

L'adaptabilité d'*O. longistaminata* ne semble donc pas limitée aux variations spatiales d'environnement dans l'aire de répartition de l'espèce. Elle peut être étendue aux variations temporelles que l'espèce rencontre au cours de son évolution.

La théorie de l'adaptation à un environnement structuré (LEVINS, 1965) explique l'augmentation d'hétérozygotie dans un environnement hétérogène. Un allèle peut prédominer dans une population tout en permettant de nombreuses variations autour de cet optimum.

BRYANT (1974) montre d'autre part que le facteur température peut expliquer la plus grande part de variabilité enzymatique en particulier chez les organismes poïkilothermes. Une expérimentation est en cours pour vérifier si l'hétérogénéité des populations d'*O. longistaminata* en ce qui concerne leur réponse à un gradient de température est attribuable à leur variabilité enzymatique.

O. longistaminata qui présente, souvent avec une fréquence élevée, les bandes de zymogrammes observées dans les compartiments autogames associées à de nombreuses variantes peut être considéré comme le réservoir des variabilités du génôme A en Afrique.

L'absence de certaines bandes de zymogrammes d'espèces autogames chez *O. longistaminata* peut être expliquée par l'existence des barrières reproductives qui isolent le compartiment allogame en Afrique. Ces barrières reproductives ont permis à *O. breviligulata* de coloniser spécifiquement les habitats perturbés et enrichis par les animaux tout en conservant des échanges occasionnels avec *O. longistaminata*.

En Asie où les introgressions entre compartiments autogames et allogames sont plus fréquentes, il semble que l'on rencontre parfois dans les formes pérennes allogames ces bandes de zymogrammes caractéristiques des compartiments autogames et absentes chez *O. longistaminata*. Nos données sont cependant limitées sur ce point à un échantillonnage très réduit mais avec cependant des formes pérennes intermédiaires et des formes annuelles.

Ces barrières reproductives décrites peuvent donc être interprétées comme des filtres des flux géniques sélectionnés à un niveau ajusté par les espèces (PERNES, SAVIDAN et RENE-CHAUME, 1975). L'homozygote des compartiments autogames les conduit à ne conserver dans la variabilité totale du pool que celle strictement adaptée à leurs conditions d'habitat : d'où la convergence de la variabilité des compartiments autogames africains et asiatiques. Cette convergence apparaît au niveau des populations spontanées d'*O. breviligulata* et des formes intermédiaires *O. perennis-O. sativa*, de la région de JEYPORE en Inde. Elle se renforce au cours de la domestication avec l'acquisition d'une autogamie plus stricte allée à un milieu contrôlé par l'homme.

L'acquisition de l'autogamie et la domestication se traduisent également par une réduction très importante de la variabilité enzymatique.

La simplification des zymogrammes semble d'autant plus importante que l'évolution vers des types cultivés est plus avancée. Ainsi, la différenciation évolutive de l'espèce *O. sativa* est due principalement à la perte de bandes dans l'une ou l'autre lignée plutôt qu'à des distances de migration différentes des bandes selon les individus. De même, au cours de l'évolution d'*O. glaberrima*, il semble que les zymogrammes d'estérases les plus simples d'*O. breviligulata* aient été conservés. Cependant, *O. glaberrima* reste une espèce riche en isozyme comparée à certaines lignées d'*O. sativa*.

On propose à titre d'hypothèse que la différenciation du riz en écotypes s'accompagne de la perte de certains isozymes. Il peut s'agir de la perte d'isozymes inutiles dans un environnement donné mais également de la constitution de gènes semi-létaux récessifs complémentaires qui favorisent le clivage génétique de deux écotypes.

Cette interprétation est cohérente avec le déterminisme génétique admis pour les phénomènes de stérilité pollinique F1 et rupture des structure F2 : gènes létiaux complémentaires récessifs (OKA, 1962 et 1974). Elle explique également la complémentarité mise en évidence au niveau de l'hybridation entre lignées éloignées avec retour aux caractères ancestraux : aristation, égrenage, ouverture des panicules...

Une autre hypothèse de travail est qu'il existe une connexion forte entre l'adaptabilité d'une lignée et sa richesse enzymatique au niveau individuel.

L'existence d'une telle relation prendrait toute son importance dans la recherche de lignées présentant une bonne adaptabilité.

MORISHIMA et OKA (1975) ont montré que la plasticité des types pérennes était très grande en ce qui concerne la taille de divers organes comparée à celle des cultivars. Ces derniers répondraient cependant mieux à l'alimentation minérale pour le nombre de panicules par plante.

Le pool génique du génôme A des *Oryza* en Afrique apparaît donc structuré en deux types de compartiments selon le schéma et la terminologie définies par PERNES, SAVIDAN et RENÉ-CHAUME (1975).

a) un compartiment réservoir : *O. longistaminata*. La pérennité et l'autoincompatibilité associées à la reproduction végétative lui permettent de supporter une forte charge génétique (allèles muets ou de faible valeur adaptative) dans l'environnement actuel. L'hétérozygotie élevée préserve, à côté de l'allèle dominant le mieux adapté et souvent retenu dans les compartiments autogames, de nombreuses variantes. C'est le compartiment réservoir de la variabilité léguée par la forme ancestrale à l'époque de la continuité continentale et acquise depuis. Cette variabilité le rend apte à survivre à des variations lentes d'environnement, mais il se développe le mieux dans un environnement sans variations brutales : zones régulièrement inondées du delta du Niger par exemple.

b) des compartiments de colonisation : l'acquisition de l'autogamie les font converger vers une variabilité réduite adaptée à un milieu particulier. La diminution de charge génétique qui s'ensuit leur confère un potentiel de reproduction élevé qui les rend aptes à une dissémination rapide dans un habitat dispersé et migrant. La différenciation en écotypes s'accompagne de la fixation de nombreux allèles muets, d'où l'appauvrissement enzymatique et l'apparition de barrières reproductives par constitution de couples de gènes létaux complémentaires.

La question de la signification profonde de ce délestage en allèles actifs est donc posée : sélection ou dérive ?

La source de variabilité de ces compartiments isolés les uns des autres par une barrière reproductrice résultant de leur différenciation relative réside surtout dans les introgressions avec le réservoir allogame. L'autogamie polarise cet échange en direction du compartiment allogame et menace ce dernier.

Il semble qu'en Afrique, un « filtre du flux génique » se soit mis en place qui a eu les deux effets suivants :

- préservation d'une grande hétérozygotie du pool allogame qui permet un stockage important de variabilité allélique,
- tendance à un rejet d'*O. longistaminata* de la niche écologique restreinte d'*O. breviligulata*.

Les deux compartiments constituent donc deux entités autonomes mais néanmoins couplées. C'est la somme des deux qui en Afrique représente le réservoir global de variabilité pour les cultivars.

En étudiant les populations où les deux espèces sont côte à côte, il sera permis non seulement d'en échantillonner la variabilité respective, mais aussi de mieux connaître leur couplage et d'observer des introgressions éventuelles.

Cependant, pour collecter le maximum de variabilité allélique, il est préférable de rechercher les grandes populations d'*O. longistaminata* qui préservent le maximum d'hétérozygotie.

Dans le cadre de ce schéma mécaniste, l'intérêt du retour vers les réservoirs sauvages apparaît évident. On peut citer en particulier :

- renouveler le processus de la domestication pour obtenir des transgressions et coloniser de nouvelles zones écologiques cultivables,
- acquérir les sources de plasticité ou de résistance dans la recherche de l'adaptabilité des variétés cultivées,
- introduire des caractères nouveaux dans les variétés cultivées : autoincompatibilité par exemple.

BIBLIOGRAPHIE

1. BRYANT E.H. 1974.- On the adaptive significance of enzyme polymorphism in relation to environmental variability. The Am. Natur. 108, 959 : 1-20.
2. CHANG T.T. 1975.- Exploration and survey in rice. In Crop Genetic resources for today and tomorrow. Ed. by O. H. Frankel and J.G. Hawkes. Cambridge University Press, p. 160.
3. CHANG T.T. 1976.- The origin, evolution, cultivation, dissemination and diversification of asian and african rices. Euphytica 25 : 425-441.
4. CHU Y.E. ; MORISHIMA H. and OKA H.I. 1969.- Reproductive barriers distributed in cultivated rices species and their wild relatives. Jap. J. Genetics 44, 4 : 207-223.
5. CHU Y.E. ; MORISHIMA H. and OKA H.I. 1969.- Partial self incompatibility found in *Oryza perennis* subsp. *barthii*. Jap. J. Genetics 44, 4 : 225-227.
6. CHU Y.E. and OKA H.I. 1967.- Comparisons of variations in peroxydase isozymes between *perennis sativa* and *Breviligulata glaberrima* series of *Oryza*. Botanical Bulletin of Academia Sinica - VIII - Special member.
7. CHU Y.E. and OKA H.I. 1970b.- Introgression across isolating barriers in wild and cultivated *Oryza* species. Evolution, 24, 2 : 344-355.
8. CHU Y.E. and OKA H.I. 1970a.- The genetic basis of crossing barriers between *Oryza perennis* subsp. *barthii* and its related taxa. Evolution 24, 1 : 135-144.
9. GUILLAUMET J.-L. et E. ADJANOHOUN 1971.- La végétation de la Côte d'Ivoire. in. Le milieu naturel de la Côte d'Ivoire. Mémoires ORSTOM n° 50.
10. LEVINS R. 1965.- Theory of fitness in a heterogeneous environment. V. optimal genetic systems. Genetics 52 : 891-904.
11. MORISHIMA H. and OKA H.I., 1975.- Comparison of growth pattern and phenotypic plasticity between wild and cultivated rice strains. Jap. J. Genetics, 50, 1 : 53-67.
12. OKA H.I. 1962.- Phylogenetic differentiation of cultivated rice. XX. Analysis of the genetic basis of hybrid breakdown in rice. Jap. J. Genet. vol. 37, 1 : 24-35.
13. OKA H.I. 1974.- Analysis of genes controlling F_1 sterility in rice by the use of isogenic lines. Genetics 77 : 521-534.
14. PERNES J. ; SAVIDAN Y. et RENE-CHAUME R. 1975.- Panicum : structures génétiques du complexe des «Maximae» et organisation de ses populations naturelles en relation avec la spéciation. Boissiera, 24 : 383-402.