

et la pollinisation joue en défaveur de l'adventice (d'où ces stratégies génomiques de défense qui ont été décrites).

2) Les variétés cultivées autogames sont écologiquement vite marginalisées car elles interviennent plus difficilement le polymorphisme génétique des populations sauvages. Or ces dernières, occupants anciennes de l'écosystème ont accumulé une diversité génétique adaptative considérable au cours de toutes les vagues d'agression successives qu'elles ont subies. Lorsqu'un groupe ethnique colonise un nouveau milieu où la céréale existe déjà sous sa forme sauvage, « la mise à jour adaptative » des allèles sera vraisemblablement beaucoup plus rapide que celle des autogames. Ce dernier point mérite d'être précisément évalué (Laredo et Pérès, en préparation).

Le déploiement universel gigantesque actuel du Maïs n'est-il que le reflet de l'empire industriel et technologique américain ? Ne serait-ce pas aussi le triomphe de l'allogamie que tant bien que mal le Riz et le Blé rejoignent par le jeu de la stérilité mâle cytoplasmique ?

BIBLIOGRAPHIE

- BEADLE G.W., 1980.— L'origine du Maïs. Pour la Science, 29, 59-71.
- BEADLE G.W., 1978.— Teosinte and the Origin of Maize in Maize Breeding and Genetics D.B. Walden (ed.), 113-128.
- BELLIARD J. et J. PERNES, 1977.— Étude de l'organisation génétique et physiologique d'une barrière reproductive particulière chez le Maïs : contrôle photopériodique de la floraison. *Physiol. vég.*, 15 (3), 551-565.
- BELLIARD J. et J. PERNES, 1985.— Flowering of Pearl Millet *Pennisetum americanum*. In : C.R.C. Handbook of Flowering. Vol. IV. A.H. Halevy (ed.), 22-37.
- BRUNKEN J.M., 1977.— A systematic study of *Pennisetum* sect. *Pennisetum* (Graminae). *Amer. J. Bot.* 64 (2), 161-176.
- BUI DANG HA D et J. PERNES, 1982.— Antrogenesis in Pearl Millet. I. Analysis of Plants obtained from microspore culture. *Z. Pflanzenphysiol.* 108, 317-327.
- DOEBLEY J.F. et H.H. ILLIS, 1980.— Taxonomy of *Zea* (Graminae). I. A subgeneric classification with key to taxa. *Amer. J. Bot.* 67 (6), 982-993.
- GALINAT W.C., 1971.— The origin of Maize. *Annual Rev. Genetics*, 44, 7-47.
- GALINAT W.C., 1978.— The inheritance of some traits essential to Maize and teosinte. In : Maize breeding and genetics. D.B. Walden (ed.), 93-112.
- ILLIS H.H., 1983.— From teosinte to Maize : the catastrophic sexual transmutation. *Science* 222, 886-894.
- ILLIS H.H. et J.F. DOEBLEY, 1984.— *Zea* — A biosystematical odyssey. *Plant Biosystematics*, 587-616.
- JOLY-CHENNAUSER H., 1984.— Héritéité du syndrome de domestication chez le Maïs *Pennisetum typhoides* : étude comparée de descendances (F₂ et rétrocroisements) issues du croisement entre plusieurs géniteurs cultivés et spontanés. Thèse 3ème cycle — Université Paris XI Orsay.
- JOHANNESSEN C.L., 1982.— Domestication Process of Maize continues in Guatemala. *Econ. Bot.* 36 (1), 84-99.
- MARCHAIS I. et J. PERNES, 1985.— Création de plantes maïs stériles cytoplasmiques à partir d'hybrides sauvages x cultivés de Maïs. *Z. Pflanzenphysiol.* 95, 103-112.
- NIANGADO O., 1981.— Utilisation des rétrocroisements chez le Maïs *Pennisetum americanum* L. (Leeké) : I. Pour changer le régime de floraison. II. Pour exploiter la variabilité génétique des formes spontanées. Thèse 3ème cycle — Université Paris XI Orsay.
- PERNÉS J., 1983.— Points de vue génétiques sur la domestication des céréales. La recherche 146, 910-919.
- PERNÉS J., 1985.— Evolution des plantes cultivées : l'exemple des céréales. *La Vie des Sciences*, 2, 5, 429-447.
- REY-HERME C., 1982.— Les relations génétiques entre formes spontanées et cultivées chez le Maïs (*Pennisetum* sp.). Thèse 3ème cycle — Université Paris XI Orsay.
- SMITH J.S.C., M.M. GOODMAN et T.P. KATOY, 1982.— Variation within teosinte. II. Numerical Analysis of chromosomal knob data. *Econ. Bot.* 36 (1), 100-112.
- SMITH J.S.C., M.M. GOODMAN et C.W. STUBER, 1985.— Relationship between Maize and teosinte of Mexico and Guatemala : Numerical analysis of allozyme data. *Econ. Bot.* 39 (1), 12-24.
- TOMPA TIMBOTA, 1982.— Rapport de stage. (non publié).
- WILKES H.G., 1977.— Hybridization of Maize and teosinte, in Mexico and Guatemala and the improvement of Maize. *Econ. Bot.* 31, 254-293.



010015386

La domestication en régime autogame : exemple des Riz (*Oryza* spp.)

par Gérard SECOND

Unité de Biologie des Populations et des Peuplements, Centre Louis Embérgé,
C.N.R.S., Route de Mende, BP : 5051, 34033 Montpellier Cedex, France

ORSTOM, Institut Français de Recherche Scientifique pour le Développement en Coopération,
24, rue Bayard, Paris 75008, France

Résumé.— L'analyse des marqueurs moléculaires, notamment l'électrophorèse d'isozymes, sur les collections vivantes mondiales des espèces de Riz sauvages et cultivés donne un éclairage nouveau à l'histoire de la domestication des Riz. Non seulement elle confirme la domestication indépendante d'*Oryza sativa* en Asie et d'*O. glaberrima* en Afrique mais elle montre que la différenciation d'*O. sativa* en deux sous-espèces japonica et indica correspond 1) au clivage par l'Himalaya de l'aire de distribution (et paléodistribution) des Riz sauvages en Asie entre la Chine et l'Asie du Sud/Sud-Est et 2) à leur domestication probablement indépendante au départ. La diversité des Riz asiatiques cultivés proviendrait de la confrontation des deux génomes indica et japonica entre eux et avec le Riz sauvage local dans les différentes régions où ils ont été introduits. L'étude de ces méismes évolutifs suggère des voies d'amélioration, en particulier par introgression mais aussi par allotétraploïdisation.

Summary.— The analysis of molecular markers, in particular isozyme electrophoresis, among living world collections of wild and cultivated rice species give a new insight into the history of the domestication of rice. It confirms the independent domestication of *Oryza sativa* in Asia and *O. glaberrima* in Africa and moreover shows that the differentiation of *O. sativa* into two subspecies japonica and indica corresponds to 1) the cleavage by the Himalaya of the area of distribution (and palaeodistribution) of wild rice species in Asia between China and South/South-East Asia and 2) their probably independent incipient domestication. The diversity of cultivated Asian rice would represent the outcome of the confrontation of the two genomes indica and japonica between them and with local wild rice in the various areas where they have been introduced. The study of these evolutionary mechanisms suggest the ways for breeding new varieties, in particular introgression but also allotetraploidization.

INTRODUCTION

Du point de vue de la génétique, un éclairage nouveau sur l'histoire de la domestication des Riz a été porté depuis, d'une part que des larges collections mondiales de cultivars et d'espèces sauvages et adventices sont disponibles à l'état vivant et d'autre part que des techniques existent pour leur étude au niveau de nombreux marqueurs moléculaires. Dans le cas des Blés, les techniques classiques de cytogénétique avaient permis

de faire de grands progrès dans la connaissance de l'histoire de la domestication. Au contraire, les Riz partageant entre eux et avec leurs proches parents sauvages le même génome au vu des appareillages de chromosomes à la méiose n'avaient pas livré leur secret par cette approche.

Avant de rentrer dans le vif du sujet, il convient donc de rappeler brièvement l'intérêt des marqueurs moléculaires représentés en particulier par les isozymes puis, plus récemment, par le polymorphisme de longueur de restriction de l'ADN. Leur déterminisme génétique est simple et les locus correspondants sont répartis sur les différents chromosomes. Ils ségrègent de manière mendélienne lorsqu'ils ne sont pas codés par le cytoplasme. Leur variation est généralement neutre ou quasiment neutre du point de vue de la sélection naturelle. Il s'agit donc de marqueurs de nature très différente des marqueurs macroscopiques et dont l'intérêt pour les études de systématique et de phylogénèse n'est plus à démontrer, tout du moins chez les animaux. Pour l'étude de la domestication, ces marqueurs offrent de plus l'intérêt d'être invisibles à l'observation directe et donc de n'avoir pas été soumis à la sélection humaine directe. Les formes sauvages, adventices et cultivées peuvent être comparées sur un même plan.

Chez les plantes, seule l'approche isozymique a été largement utilisée. Il semble que, d'une part le choix des systèmes enzymatiques, trop souvent limité aux familles non spécifiques (estérases, peroxydases, phosphatases acides... dont les zymogrammes sont trop complexes pour être interprétés génétiquement dans un ensemble phylogénétiquement très divergent) et, d'autre part, le fait que les premières études aient souvent suggéré de forts taux de sélection associés aux isozymes (avec des possibilités de convergence), ont freiné l'utilisation de ceux-ci pour les études à caractère phylogénétique. En fait, il apparaît de plus en plus clairement que ce ne sont pas les isozymes eux-mêmes qui sont soumis à une sélection forte mais les segments chromosomiques qu'ils marquent. Il pourrait cependant exister des exceptions à cette règle et à de nombreux points de vue les deux possibilités sont indistinguables. Il y a cependant un cas où leur considération aboutit à des conclusions théoriques radicalement différentes. Ce cas nous concerne, les *Oryzées* semblant convenir particulièrement à son investigation, c'est celui de l'utilisation des distances génétiques pour déterminer des temps de divergence (Second, 1985a).

Les isozymes offrent par ailleurs la particularité de représenter une expression de l'ADN codant pour des gènes de structure qui sont relativement bien conservés entre des organismes très différents ; de l'homme aux insectes, mollusques et plantes. Au contraire, l'ADN consiste pour sa plus grande part de structures ne codant pas pour des protéines, de quantité très variable d'un organisme à un autre, même très voisins et dont la signification et la stabilité sont encore largement méconnues.

Parmi la tribu des *Oryzées*, les deux genres voisins *Oryza* et *Leersia* sont les seuls à avoir une distribution pan-tropicale, éventuellement étendue aux zones tempérées. Les autres genres ont une distribution réduite à un seul continent ou à cheval sur l'Amérique du Nord et l'Asie. Plusieurs genres sont utilisés en cueillette mais *Oryza* est le seul genre dont la domestication ait pleinement réussi (Tableau 1). Deux seuls groupes d'espèces (*Sativa* et *Latifolia*) du genre ont une distribution pan-tropicale. Ils forment ensemble la section *Eu-Oryza* Baillon. Le groupe *Sativa* comprend tous les Riz cultivés et leurs plus proches parents sauvages avec le même génome «A» diploïde mais des types biologiques annuels-autogames, pérennes-allogames et intermédiaires. Le groupe *Latifolia* ne comprend que des formes sauvages à tendance moins héliophile. On y distingue 4 génomes avec des formes diploïdes et allotétraploïdes et des types biolo-

Tableau 1.—*n: nombre d'espèces ; **D : genre dont certaines espèces sont domestiquées. C : genre dont certaines espèces sont collectées à l'état sauvage. ; ***T : zone tropicale. t : zone tempérée.

Genre	n*	Distribution	D, C, **	T/t, ***
<i>Oryza</i>	18	Pan-tropicale	D, C	T
<i>Leersia</i>	17	Mondiale		t + T
<i>Chikusichloa</i>	3	Chine, Japon		t
<i>Hygroryza</i>	1	Asie	C	t + T
<i>Porteresia</i>	1	Sous-continent indien	C	T
<i>Zizania</i>	3	Europe-Asie, Amér. N.	(D), C	t + T
<i>Luziola</i>	11	Amérique N. et S.		t + T
<i>Zizantopsis</i>	5	Amérique N. et S.		t + T
<i>Rynchoryza</i>	1	Amérique S.	C?	t
<i>Mattebrunia</i>	5	Afrique tropicale		T
<i>Prosphytochloa</i>	1	Afrique du Sud		t
<i>Potamophila</i>	1	Australie		t + T

giques annuels et pérennés, tous autogames.

Ce sont les résultats d'une étude de la variabilité isozymique de la section *Eu-Oryza* du genre *Oryza* (Second, 1982, 1985 b, c, et d) que nous présenterons brièvement ici. Ils conduisant à une réinterprétation des données antérieures basées sur les études de taxonomie numérique, de barrières reproductives et de cytogénétique. Sur cet ensemble cohérent de connaissance de la structure génétique actuelle, on peut retirer d'une part des informations de nature historique, paléobotanique, vraisemblables et d'autre part indiquer les mécanismes évolutifs naturels dont il convient de tirer parti pour une poursuite de la domestication ou amélioration variétale.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Pour les collections originaires d'Afrique, ce sont les échantillons issus des prospections organisées par l'O.R.S.T.O.M. et l'I.R.A.T. qui ont été étudiés. Les autres continents ont été généralement représentés par un accès direct aux collections mondiales (Japon, IRRI aux Philippines etc.). On peut dire que c'est une collection réduite représentant aux mieux les collections disponibles dans le monde qui a été étudiée.

La technique d'électrophorèse sur gel d' amidon a été utilisée, parfois complétée d'un test de « variabilité cachée » par étude de la thermosensibilité (Second et Troustot, 1980). Plus de 16 systèmes enzymatiques sont actuellement révélés correspondant à plus de 50 locus enzymatiques. En fait, pour des raisons historiques liées au développement de la méthode, un maximum de 40 locus sera envisagé ici, ou moins (24 ou 17) en fonction de la diversité génétique du groupe étudié et de certaines contraintes techniques.

RESULTATS ET DISCUSSION

1) La structure génétique des Riz cultivés

C'est Portères (1950) qui le premier estima que les variétés *glaberrima* d'Afrique représentaient une espèce de Riz (d'importance économique mineure) domestiquée en Afrique indépendamment d'*O. sativa*. Cette hypothèse était cependant valablement confirmée par une école indienne (Nayar, 1973) qui proposait que l'origine d'*O. glaberrima* soit aussi en Inde.

La figure 1 montre la répartition dans le premier plan d'une analyse factorielle des correspondances de 60 lignées choisies pour représenter la diversité totale d'*O. sativa*, *O. glaberrima* et de la forme adventice et sauvage directement apparentée à ce dernier : *O. breviligulata*. Ces lignées étaient analysées à 40 locus pour leur variabilité électrophorétique et de thermosensibilité. Cette figure indique clairement :

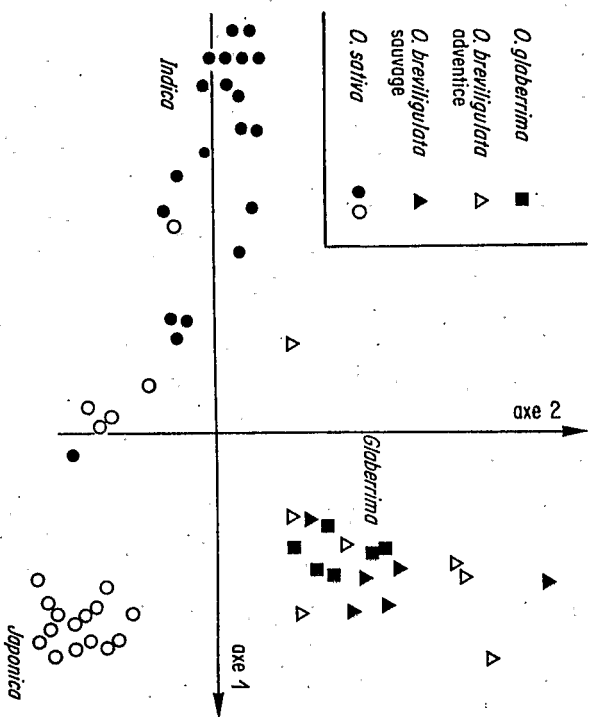


Fig. 1.— Distribution, dans le premier plan d'une analyse factorielle des correspondances, de 60 lignées décrites par 32 locus polymorphes considérés comme autant de caractères avec différents états selon l'électrothermomorphe (Second, 1982).

La classification taxinomique ou écologique est indiquée par un signe conventionnel. Parmi *O. sativa*, un cercle vide indique la réaction négative au phénol et permet une distinction des types *indica* et *japonica* bien qu'il y ait des intermédiaires.

- 1) Les formes cultivées, adventices et sauvages des espèces africaines forment un groupe distinct d'*O. sativa*. La diversité d'*O. breviligulata* est plus importante que celle d'*O. glaberrima*.
- 2) Deux groupes sont distingués parmi *O. sativa*. Ils correspondent aux sous-espèces *indica* et *japonica* de Kato (1930). Des variétés intermédiaires existent cependant. Il est remarquable que ces lignées présentent souvent des particularités. Dans notre cas, il s'agit de :
 - la variété Chinsurah Boro II induisant la stérilité mâle cytoplasmique.
 - deux variétés « flottantes » du Mali ayant probablement introgressé des gènes de l'espèce allogame parente africaine (*O. longistaminata*).
 - trois variétés particulièrement performantes en conditions pluviales.
- 3) Certaines lignées adventices d'*O. breviligulata* apparaissent également intermédiaires entre *O. sativa* et *O. glaberrima*. Plus exactement, elles présentent de rares marqueurs d'*O. sativa* mais sont très proches d'*O. glaberrima*.

Cette structure génétique illustre clairement de nombreux aspects de la domestication des Riz tels que nous l'envisageons :

- 1) *O. glaberrima* a bien été domestiqué à partir de la forme annuelle autogame sauvage africaine *O. breviligulata*. La domestication a réduit la diversité allélique mais il n'y a pas eu sélection de nouveaux allèles.
- 2) Selon le même modèle, la domestication des types *japonica* et *indica* d'*O. sativa* a été indépendante à partir d'ancêtres préalablement différenciés, en Chine et en Asie du Sud et Sud-Est.
- 3) Certaines variétés d'*O. sativa* et les formes adventices ont probablement une origine dans des doubles introgressions de gènes :
 - a) à partir des Riz sauvages qui ne sont pas leur ancêtre direct.
 - b) à partir d'autres cultivars domestiqués indépendamment, *O. sativa* et *O. glaberrima* ou *indica* et *japonica* notamment.

L'examen des relations de stérilité pollinique au niveau des hybrides F_1 entre variétés d'*O. sativa* et des « testeurs » *japonica* et *indica* permet de pousser plus avant l'hypothèse de l'origine de la diversité d'*O. sativa* dans deux domestications indépendantes suivies d'introgressions réciproques et à partir de Riz sauvage. Les stérilités, principalement polliniques, sont en effet très fréquemment rencontrées dans les croisements entre variétés éloignées ou espèces de Riz sauvages et cultivés. Elles se manifestent souvent dans les croisements entre variétés *indica* et *japonica*. Elles ne sont pas réputées être directement liées à la différenciation *indica-japonica* (Oka, 1974) mais nous avons montré néanmoins qu'elles permettent de distinguer, parmi un ensemble de 115 variétés, deux petits groupes de 8 variétés ayant des relations de stérilités extrêmes. Ces deux groupes ont une variabilité isozymique réduite mais sont complémentaires dans le sens où ils présentent à eux seuls tous les isozymes fréquemment rencontrés chez *O. sativa* et dont les génotypes variés en constituent des combinaisons. Ces deux groupes pourraient représenter à quelque chose près les formules isozymiques « ancestrales » *indica* et *japonica*.

La structure génétique au niveau isozymique d'*O. sativa* en deux groupes *indica* et *japonica*, avec des intermédiaires, a été récemment confirmée par l'étude de 1688 variétés d'origine asiatique. De nombreuses variétés présentent des allèles particuliers à quelques locus. Elles sont plus ou moins intermédiaires pour les autres locus entre les variétés *japonica* et *indica* extrêmes (Glaszmann, 1985 et com. pers.).

Les travaux de l'équipe O.R.S.T.O.M. de génétique du Riz en Côte d'Ivoire (Ghesquière et Second, 1983 ; A. Ghesquière, A. de Kochko, J.-L. Pham, com. pers.) montrent par ailleurs une variabilité d'*O. sativa* en Afrique également structurée selon la différenciation *indica-japonica* mais avec :

— peu de types. « ancestraux », sauf peut-être dans certaines îles, comme Zanzibar, ayant joué un rôle historique important dans l'introduction du Riz en Afrique.

— des allèles rares dont certains s'expliquent parfaitement par des introgressions de gènes à partir d'*O. longistaminata* mais d'autres n'ont jamais été rencontrés ni dans d'autres origines géographiques d'*O. sativa*, ni parmi les Riz sauvages.

Ces derniers pourraient représenter des introgressions de gènes à partir de géotypes de Riz sauvages qui n'ont pas encore été étudiés. Il y a une autre hypothèse complémentaire et également en accord avec notre interprétation de l'origine d'*O. sativa* : l'effet mutagène possible de la confrontation de deux génomes tels que *indica* et *japonica*, *O. sativa* et *O. glaberrima* ou Riz cultivé et Riz sauvage non directement apparentés. Un tel effet est admis ou supposé chez d'autres organismes tels que les souris, une grenouille, un escargot, la drosophile... (Sage et Selander, 1979). Cela pourrait représenter un modèle intéressant pour l'accumulation d'une diversité élevée parmi une espèce originnaire de sources génétiques variées, dans un contexte de domestication, telle que *O. sativa*.

2) La structure génétique des groupes d'espèces *sativa* et *latifolia*.

L'interprétation du polymorphisme enzymatique des Riz cultivés que nous venons d'exposer est donc compatible avec l'ensemble des faits à notre connaissance bien qu'elle soit en contradiction avec d'autres hypothèses préalablement avancées sur l'origine des Riz (Oka, 1974 ; Chang, 1976). Pour en tester plus avant le fondement il semble cependant essentiel d'analyser ce polymorphisme pour les espèces sauvages de Riz. Nous en résumons très brièvement les résultats.

L'analyse du groupe *Sativa* effectuée sur 24 locus montre une diversité énorme par rapport à celle qui existe parmi les seuls Riz cultivés. Deux groupes géographiques se distinguent très nettement entre eux et d'avec tous les autres. Il s'agit des formes océaniques (Australie, Nouvelle Guinée) d'*O. rufipogon* et d'*O. longistaminata* africain. Au contraire, les formes américaines d'*O. rufipogon* ne sont pas notablement divergentes des formes asiatiques comme leur position géographique et les hypothèses formulées dans d'autres études pouvaient le laisser supposer. En Asie, certaines formes chinoises d'*O. rufipogon* se distinguent de toutes les autres et sont directement apparentées au type *japonica* de Riz cultivé. Au contraire, certaines formes Sud-asiatique d'*O. rufipogon* se rapprochent du type *indica*. Il existe cependant un continuum de formes entre l'Asie du Sud et la Chine.

Une structure relativement parallèle a été révélée dans le groupe d'espèce *Latifolia* par l'analyse isozymique à 17 locus bien que ce complexe possède des formes diploïdes et allotétraploïdes.

En appliquant le postulat selon lequel les distances génétiques entre formes génétiquement isolées sont fonction de leurs temps d'isolement, une interprétation d'ensemble de la structure génétique des groupes *Sativa* et *Latifolia* apparaît qui semble compatible avec les données du paléoenvironnement comme suit.

Le genre *Oryza* aurait une origine eurasienne (mais une origine gondwanienne commune avec le genre voisin *Leersia* sur la plaque africaine). Les deux groupes *Sativa* et *Latifolia* seraient différenciés depuis le milieu du Tertiaire. Ils auraient migré indé-

pendamment tous deux en Australie et en Afrique il y a une quinzaine de millions d'années lorsque les mouvements tectoniques ont réunis ces deux plaques — temporairement et par îles interposées pour l'Australie — avec l'Eurasie. En fonction de la ligne de Wallace, les Riz seraient restés isolés en Australie jusqu'à l'intervention humaine. Par contre, des migrations auraient été possibles entre l'Afrique et l'Asie pendant plus ou moins longtemps selon les exigences respectives de chaque espèce : zones humides sous forêts, plaines inondées, mares temporaires en savanes sèche. Les migrations, avec les animaux, auraient été interrompues pour *O. brevitigulata* il y a 2 à 3 millions d'années. En Eurasie, l'émergence de l'Himalaya dont l'effet en tant que barrière à la migration des animaux date également de 2 à 3 millions d'années, partagea le domaine des Riz sauvages entre l'Asie Centrale et la Chine d'une part et l'Asie du Sud et du Sud-Est, d'autre part. Rappelons qu'au cours des dernières glaciations, lorsque le niveau des mers était plus bas, l'Asie du Sud-Est insulaire était rattachée à l'Asie du Sud continentale. La figure 2 présente l'arbre phylogénétique proposé pour le genre *Oryza* et la section *Eu-Oryza* en particulier.

3) Histoire de la domestication

La domestication des Riz aurait donc débuté à partir de Riz sauvage dont la répartition était limitée à l'Ancien Monde mais biogéographiquement plus structurée qu'actuellement. Il est probable que la domestication a été effectuée en de nombreux points car il ne s'agit pas d'un processus au départ très compliqué. Des observations que nous avons faites récemment (Ghesquière et Second, 1983) en Inde de l'Ouest donnent même à penser que la domestication est parfois renouvelée de nos jours, peut-être lorsque des paysans démunis cultivent, en semant du Riz sauvage local, des mares temporaires nouvellement formées au cours de la construction de routes par exemple.

Un processus plus complexe suit lorsque les semences, étant échangées entre des régions différentes, s'hybrident spontanément et donnent naissance à de nouveaux types qui sont alors sélectionnés. Ce processus effectué indépendamment en Asie du Sud/Sud-est et en Chine, par des groupes ethniques différents sur la base de Riz sauvages eux-mêmes différenciés, aurait donné les sous-espèces *indica* et *japonica*. Ces sous-espèces seraient rentrées en contact ultérieurement entre elles et avec le Riz sauvage dans les différentes régions où elles ont été disséminées, non seulement en Asie mais aussi en Afrique. Les Riz sauvages seraient parvenus en Amérique au cours de la colonisation occidentale mais s'y seraient rapidement naturalisés. De nombreuses formes adventices seraient apparues et la structure biogéographique originale aurait été perturbée pour s'adapter à l'état actuel où un continuum est souvent observé, particulièrement en Asie. La figure 3 présente une vue d'ensemble des relations phylogénétiques des Riz cultivés et adventices.

Après une phase de domestication « primaire », probablement généralement à partir des formes annuelles autogames, on peut donc distinguer une phase de domestication « secondaire » qui correspond à une intégration génétique d'origines géographiques et écologiques variées. Cette intégration pourrait elle-même être source de mutations plus fréquentes et facilement sélectionnées dans un contexte de domestication qui correspond à un bouleversement de la niche écologique de l'espèce.

Nous proposons de considérer que nous nous trouvons dans une troisième phase de domestication, celle que nous pouvons diriger partiellement en connaissance de cause. La recherche de variétés hybrides est bien connue. Notre schéma suggère cependant de poursuivre également un brassage plus classique selon le mode des introgressions de

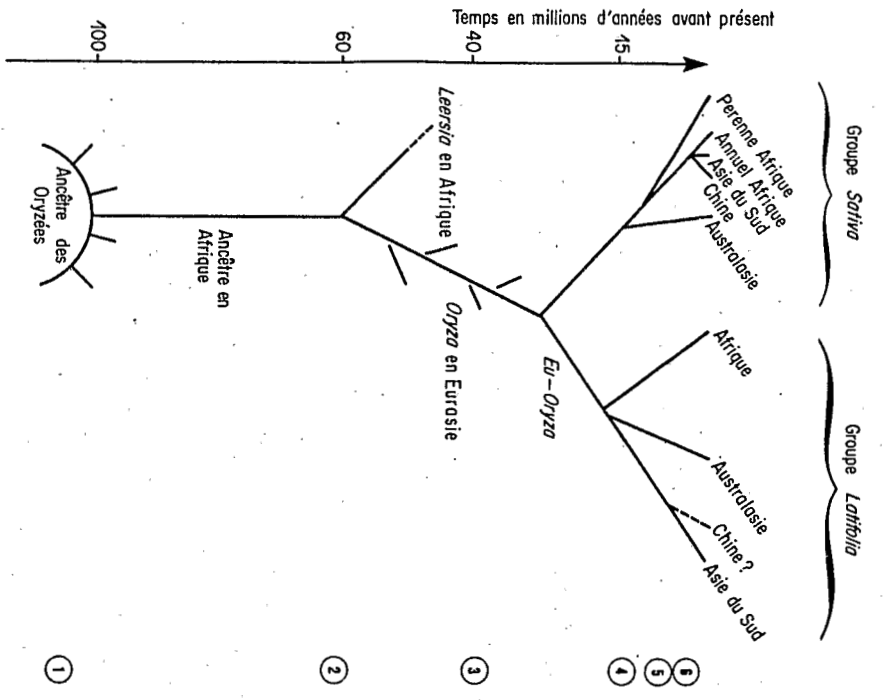


Fig. 2.— Arbre phylogénétique proposé pour les *Oryza*. 1) Séparation progressive des fragments du Gondwana portant les ancêtres des *Oryzées*; 2) Connexion temporaire entre l'Afrique et l'Eurasie durant le Paléocène; migration de l'ancêtre des *Leersia-Oryza* en Eurasie; 3) La connexion terrestre entre l'Inde et l'Eurasie est établie; 4) Collision entre l'Australie et l'Asie du Sud-Est; formation de l'archipel malaisien; rétablissement des possibilités de migration entre l'Afrique et l'Eurasie; 5) Apparition progressive d'une barrière climatique et maritime entre l'Afrique et l'Eurasie; 6) Emergence progressive de la chaîne himalayenne en barrière à la migration des animaux terrestres et des plantes qu'ils transportent.

gènes entre différents groupes variétaux ainsi qu'entre Riz sauvages et cultivés. Enfin, une autre voie, actuellement négligée, n'est peut-être pas hors de portée. Il s'agit de l'allo-tétraploïdisation des Riz cultivés sur la base 1) des larges distances génétiques mises en évidence parmi les génomes «A»; 2) des différences quantitatives et qualitatives importantes de teneur en A.D.N. qui existent même entre variétés cultivées.

La domestication des Riz est un processus loin d'avoir été complet. Une meilleure compréhension des voies naturelles de l'évolution des *Oryzées* dont il nous faut poursuivre l'étude nous en facilitera la prolongation.

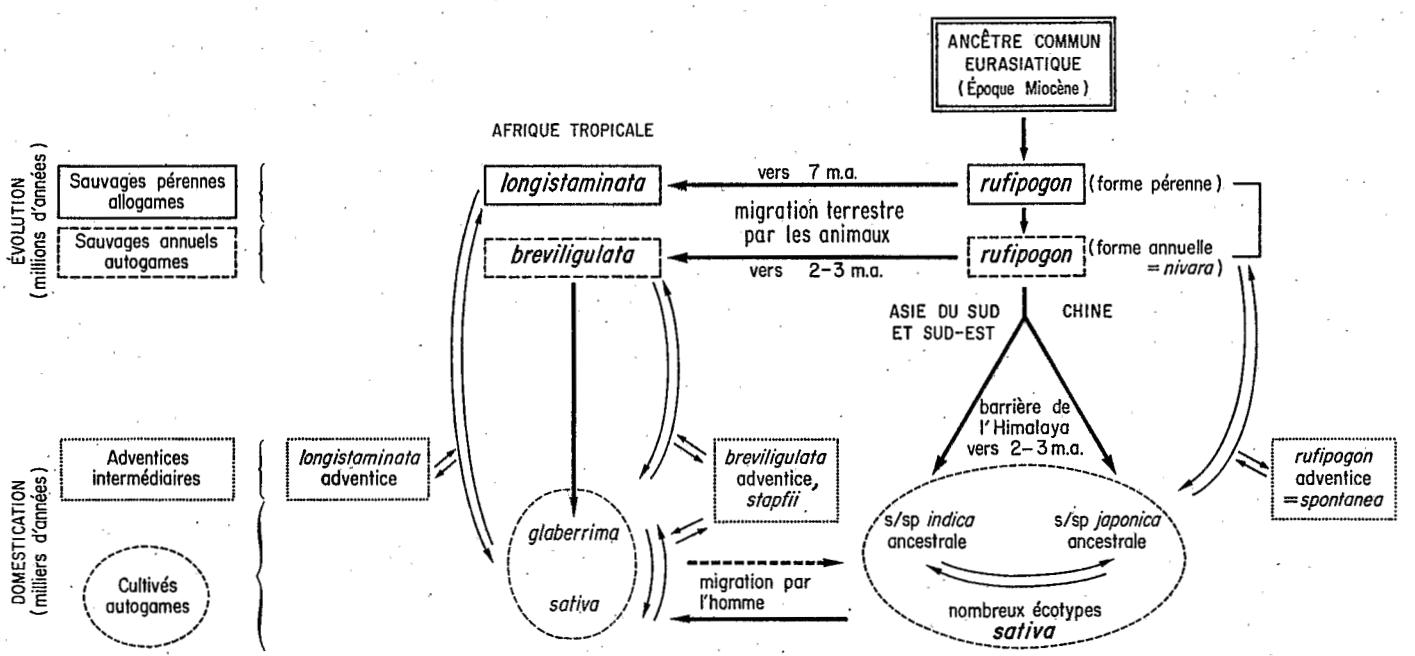


Fig. 3.— Relations phylogénétiques des deux espèces de Riz cultivé. Les flèches simples indiquent une descendance directe. Les doubles flèches indiquent l'introgession par hybridation et rétrocroisements qui semble exister entre toutes les formes ou espèces sympatriques, sauf peut-être entre *O. longistaminata* et *O. breviligulata* séparées par des barrières reproductives particulièrement développées. Les sous-espèces ancestrales *indica* et *japonica* d'*O. sativa* sont conceptuelles dans le sens où elles sont censées représenter les stades primitifs de la domestication en Asie du Sud et Sud-Est et en Chine, respectivement. Elles correspondent néanmoins à une dichotomie fondamentale dans l'espèce *O. sativa*.

BIBLIOGRAPHIE

- CHANG T.T., 1976.—Rice. P. 98 - 104 in N.W. Simmonds ed. *Evolution of Plants*. Univ. of California, Berkeley Press.
- CHESQUIERE A. et G. SECOND, 1983.— Polymorphisme enzymatique et évolution d'*Oryza sativa* en Afrique. Réunion de la Société de Zoologie (Paris, Mai 1983) : Electrophorèse et Systématique (Sous presse).
- LASZMANN J.-C., 1985.— International Rice Genetics Symposium. IRRRI, Philippines, 27 - 31, 1985 (Publication sous presse).
- MATO S., 1930.— On the affinity of the cultivated varieties of rice plants *Oryza sativa* L.J. Dpt. Agr., Kyushu Imp. Univ. 2, 9, 241 - 276.
- NAYAR N.M., 1973.— Origin and cytogenetics of rice. *Adv. Genet.* 17, 153 - 292.
- OKA H.I., 1974.— Experimental studies on the origin of cultivated rice. *Genetics*, 78, 475 - 486.
- 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.
- SAGE R.D. and R.K. SELANDER, 1979.— Hybridization between Species of the *Rana pipiens*. Complex in Central Texas. *Evolution*, 33, 1069 - 1088.
- SECOND G., 1982.— Origin of the genic diversity of cultivated rice (*Oryza* spp.) study of the polymorphism scored at 40 isozyme loci. *Jap. J. Genet.* 57, 25 - 57.
- SECOND G., 1985 a.— Geographic Origins, Genetic Diversity and the Molecular Clock Hypothesis in the *Oryzaceae*. In : Jacques P., Heim G. Antonowits J. (eds). *Genetic differentiation and dispersal in plants*. NATO Workshop Proceedings Series. Springer Verlag (Sous presse).
- SECOND G., 1985 b.— Relations évolutives chez le genre *Oryza* et processus de domestication des Riz. *Études et Thèses*. ORSTOM, Paris 180 p.
- SECOND G., 1985 c.— Evolutionary relationships in the *Sativa* group of *Oryza* based on isozyme data. *Genet. Sel. Evol.*, 17 - 1, 89 - 114.
- SECOND G., 1985 d.— A new insight into the genome differentiation in *Oryza* L. through isozymic studies. Pages 45 - 78 in A.K. Sharma, Archana Sharma, eds. *Advances in chromosomes and cell genetics*. Oxford and I B H Publishing Co. New Delhi.
- SECOND G. et P. TROUSLOT, 1980.— Electrophorèse d'enzymes de Riz (*Oryza* spp.). *Travaux et Documents*, 120. ORSTOM, Paris.

La domestication chez les espèces à multiplication végétative

par Y. DATTEE

I.N.R.A. Laboratoire d'Amélioration des Plantes
Bât. 360 Université Paris XI 91405 Orsay Cedex, France

Résumé.— Les systèmes de reproduction constituent une part importante de la stratégie adaptative des espèces végétales. Ils sont soumis à des variations intraspécifiques qui sont sous contrôle génétique. La domestication des espèces végétales constitue une évolution conduite sous la contrainte de l'homme qui applique des techniques culturales destinées à accroître la productivité. Au cours de cette domestication, la multiplication végétative a pris une place importante chez différentes espèces, soit en utilisant une multiplication végétative existant chez la forme spontanée, soit en incluant des techniques de propagation végétative.

Sur le plan biologique l'un des traits les plus frappants de la domestication des espèces à multiplication végétative est la perte ou la diminution fréquente de la sexualité.

Summary.— Reproductive patterns in Angiosperms are generally classified between three classes : autogamy, allogamy and vegetative propagation. Each species can be characterized by a main type of reproduction which is not specific to one or another botanical family. Reproductive pattern is one of the principal compound of the adaptive strategy of plant species. Frequently intraspecific variations occur between population, so that the rate of self and cross fertilization or vegetative propagation is more or less important. These variations are under genetical control so they can be submitted to artificial or natural selection pressures. Domestication has widely modified the reproductive patterns of crop plants. For seed propagated crops there are many evidences for human selection pressures towards autogamy. Many crops have been domesticated by using vegetative propagation. Such a domestication occurred either by the development of natural vegetative propagation like tubers or corns or by the introduction of cultural practices like grafting, cutting and now vitro-plants production.

The main traits of domesticated vegetatively propagated crops are :

- there frequent belonging to polyploid groups of species
- the frequent occurrence of aneuploidy and meiosis abnormality

Domestication of vegetative propagated crops is often correlated with several physiological adaptations.

*
**

INTRODUCTION

Chez les végétaux supérieurs le mode de reproduction constitue un élément d'une stratégie adaptative de première importance. Classiquement classé en 3 catégories, autogamie, allogamie, multiplication végétative, ce mode de reproduction est soumis à

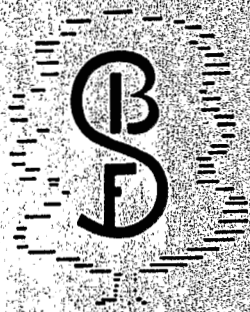
BULLETIN

DE LA

SOCIÉTÉ BOTANIQUE

DE FRANCE

Tome 133



FBO Pôle 5
Helt
CT 18.2

SSN 0181-1789

**ACTUALITÉS
BOTANIKUES**

1986-1

**LA DOMESTICATION
CHEZ
LES VÉGÉTAUX**

PB 304/A

