

# DIVERSITE GENETIQUE D'*O. GLABERRIMA* ET *O. BREVILIGULATA* EN OBSERVATION DIRECTE ET PAR ELECTROPHORESES D'ISOZYMES

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

Le repérage de l'espèce *O. glaberrima* traditionnellement cultivée en Afrique de l'Ouest, l'étude du complexe "*glaberrima*" et des relations entre les espèces qui le composent, ainsi que les possibilités d'une amélioration des variétés de riz d'origine africaine ont été les raisons des prospections entreprises dans différents pays d'Afrique de l'Ouest depuis deux ans. Les résultats rapportés ici sur la variabilité existant au sein des deux espèces *O. glaberrima* et *O. breviligulata* proviennent de deux démarches différentes :

- l'une basée sur l'étude phénotypique des individus, par l'analyse factorielle des correspondances (BENZECRI, 1975),
- l'autre analysant la variabilité existant au niveau de certains enzymes.

Les échantillons analysés selon ces deux méthodes ont été collectés lors de la première étape des prospections, d'une part au Mali et plus particulièrement dans le delta intérieur du Niger, centre d'origine d'*O. glaberrima* selon PORTERES et d'autre part, dans la zone sénégalienne, centre secondaire de diversification de cette espèce d'après ce même auteur.

Dans le sud du Mali, ainsi que dans la région couverte par l'Office du Niger, on rencontre les mêmes types de cultures (pluviales et irriguées) qu'en Casamance et en Gambie où les techniques culturales sont cependant plus évoluées.

Dans le delta intérieur du Niger, où le contrôle de l'eau dépend essentiellement de la crue du fleuve, le type flottant est prédominant.

## ECHANTILLONNAGE ET METHODES D'ANALYSE

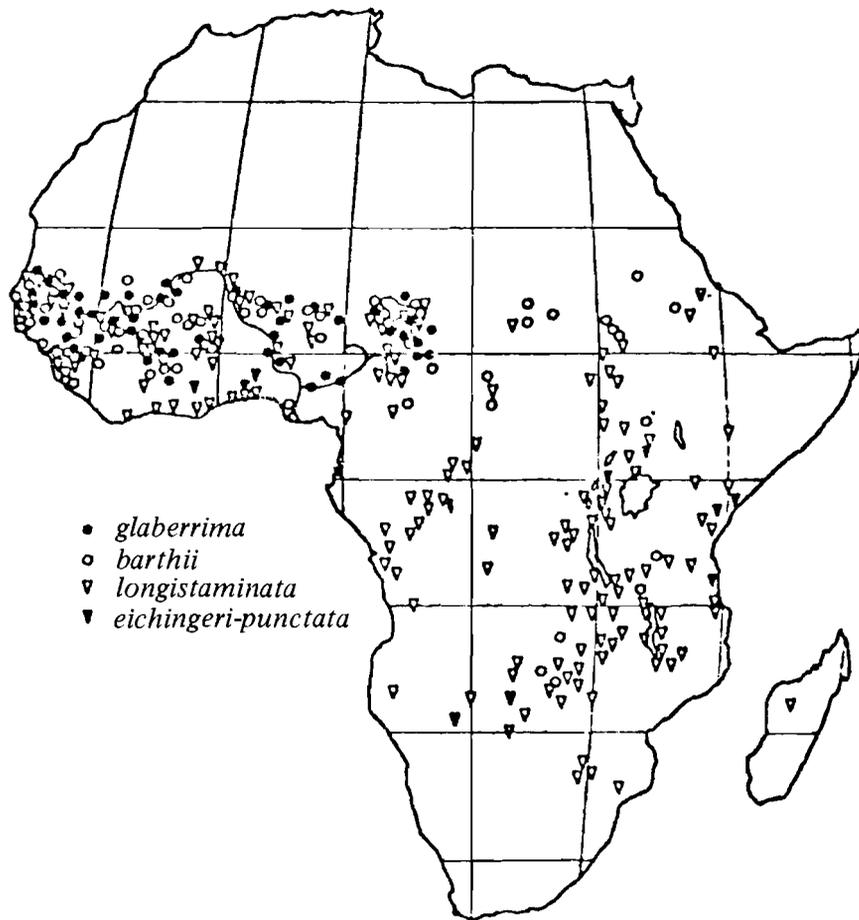
En Casamance et au Sénégal oriental, où les rizières sont bien individualisées, un échantillon est constitué en général d'une dizaine de panicules isolées prélevées chacune sur une plante différente, et d'un vrac de graines issues d'environ 40 plantes. Ceci pour les différents types de rizières : pluviales et inondées, cycles courts et tardifs, tout en cherchant à réunir le maximum de formes phénotypiques.

Au Mali, où le lieu d'échantillonnage consistait en un ou plusieurs champs (2 ou 3), nous avons subdivisé les échantillons en nous basant sur les caractères relatifs à la panicule et aux épillets : chaque échantillon pouvant être constitué en moyenne de 5 à 12 types botaniques différents (ceci étant le plus souvent le résultat de mélanges aléatoires traduisant une faible sélection culturelle).

Selon ces critères d'échantillonnage, il a été collecté 354 numéros (283 *glaberrima* et 71 *breviligulata*) en Sénégal et 780 au Mali (643 *glaberrima* et 137 *breviligulata*) + 12 longistaminata.

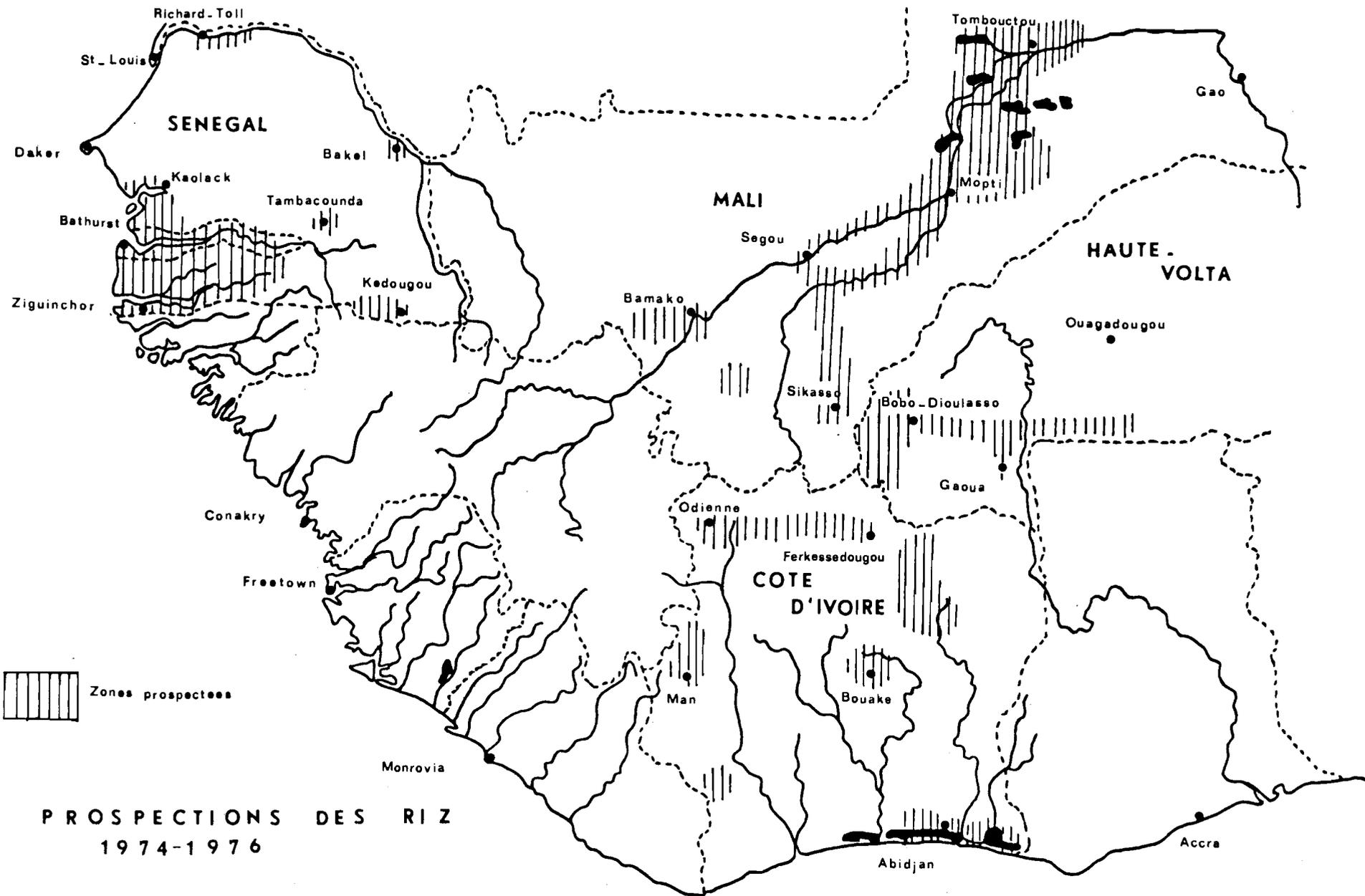
\* Centre ORSTOM D'Adiopodoumé, B.P. V51, Abidjan (Côte d'Ivoire)

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



**Carte 1** - Distribution géographique de *Oryza glaberrima*, *O. barthii* et *O. longistaminata* et de deux autres espèces sauvages de riz d'Afrique.

Les localisations sont basées sur les travaux de OKA et CHANG (1964), TATEOKA (1965) et sur une étude inédite de J.R. HARLAN (communication personnelle).



Carte 2 - Prospections des Riz (1974 - 1976).

L'analyse des correspondances a été conduite de la façon suivante : 430 échantillons ont été étudiés ; pour chaque échantillon, 7 individus ont été repiqués sur une ligne en juillet (culture irriguée contrôlée) à raison de 7 plantes par ligne de 3 mètres, à la suite d'un semis en pépinière en juin. Pour deux individus parmi ces 7, les observations ont porté sur 55 caractères (qualitatifs et quantitatifs) relatifs à toute la longueur du cycle.

En ce qui concerne l'analyse de la variabilité au niveau enzymatique, les plantes étudiées ont été repiquées en serre dans des pots contenant environ 1 kg de terre (après semis en terrines). Ces pots percés de trous et installés dans des bacs remplis d'eau permettent une bonne irrigation. L'addition d'engrais complet (3 épandages de 12-15-18 à 20 g/m<sup>2</sup> au cours du cycle) suffit à une croissance correcte. Pour chaque échantillon, deux plantes en moyenne (issues soit de la même panicule, soit du même vrac de graines) ont été analysées à deux stades différents :

- · extrait aqueux de jeunes feuilles pour les enzymes suivants : esterase, peroxydase, malate déshydrogénase et leucine et leucine aminopeptidase
- extrait aqueux de feuille adulte pour les phosphatases acides.

## I – VARIABILITE ENZYMATIQUE

Une étude par électrophorèse en gel d'amidon des échantillons récoltés sur le terrain a débuté en janvier 1975 sur la base des données bibliographiques disponibles (CHU, 1967, CHU et OKA, 1967, SAHKI, MORISHIMA et OKA, 1969...).

Les informations complètes sur la technique utilisée et des précisions sur les résultats obtenus sont en voie de publication (SECOND, BEZANCON et TROUSLOT). Nous reprendrons ici les résultats principaux concernant l'analyse de plus 500 lignées d'*O. glaberrima* et 300 lignées d'*O. breviligulata* appartenant à, respectivement, 280 et 105 populations différentes des centres malien et sénégalais ainsi qu'à quelques populations de Haute-Volta et de Côte d'Ivoire.

Pour situer la variabilité observée par rapport à *O. sativa*, on a présenté parallèlement les résultats concernant l'analyse de 95 origines d'*O. sativa* provenant principalement de collections (65 lignées de la collection de riz pluvial de l'IRAT de Bouaké, 20 lignées de la collection des types japonica de l'INRA de Montpellier et 15 cultivars prélevés dans les rizières du Sénégal et du Mali, représentés chacun par 1 à 5 plantes).

### I.A. APERCU DE LA VARIABILITE GLOBALE OBSERVEE

Cinq familles enzymatiques ont été étudiées sur des extraits de feuilles jeunes ou adultes : estérases, peroxydases, leucine-amino-peptidases, phosphatases acides et malate deshydrogénases. Les différents zymogrammes observés sont représentés dans les figures 1 à 6.

#### 1/ Estérases :

Les zymogrammes sont très riches en formes enzymatiques qui se distinguent non seulement par leur vitesse de migration, mais aussi par leur affinité différentielle pour les formes  $\alpha$  et  $\beta$  du substrat. Les bandes observées sont ainsi plus ou moins intenses avec une couleur allant du rouge au noir. Elles ont été nommées de A à K sur les figures 1 et 2.

On remarque que la variabilité d'*O. breviligulata* inclut celle d'*O. glaberrima*. Il y a d'autre part de nombreuses coïncidences entre les trois espèces autogames étudiées sans cependant recouvrement parfait d'aucun zymogramme des lignées africaines et asiatiques.

Le tableau 1 analyse les zymogrammes d'estérases.

Tableau 1 : Analyse des zymogrammes d'estérases

|   |       | ESPECE               |                   |               |
|---|-------|----------------------|-------------------|---------------|
|   |       | <i>breviligulata</i> | <i>glaberrima</i> | <i>sativa</i> |
| Nombre de bandes visibles sur un zymogramme   | Maxi. | 12                   | 10                | 9             |
|   | Mini. | 9                    | 9                 | 7             |
| Nombre de bandes présentant une variabilité de type absence/présence                        |       | 5                    | 2                 | 7             |
| Nombre moyen de types différents d'une même bande (présence/absence et déplacement relatif) |       | 1,64                 | 1,18              | 2,18          |

\* Les arguments concernant les variations d'une même bande sont rapportés dans SECOND et al. en préparation.

On remarque que la richesse individuelle en formes d'estérases décroît d'*O. brevilugulata* à *O. sativa* ; *O. glaberrima* se situe dans une position intermédiaire.

La variabilité d'*O. sativa* est la plus importante des trois espèces, mais elle est attribuable pour une bonne part à la perte de certaines bandes.

L'homogénéité d'*O. glaberrima* est par contre associée à une richesse individuelle en formes d'estérases supérieure à celle d'*O. sativa*.

#### 2/ Peroxydases :

Les zymogrammes de peroxydases obtenus à partir de jeunes feuilles sont seuls présentés sur la figure 3.

Les conclusions sont les mêmes que pour les estérases :

- la variabilité d'*O. brevilugulata* est supérieure à celle d'*O. glaberrima* et l'inclut totalement ;
- il n'y a pas de superposition complète possible pour aucun zymogramme des formes africaines et asiatiques.

#### 3/ Phosphatases acides (fig. 5) :

Aucune variabilité n'a été trouvée à ce niveau dans les espèces africaines (*O. longistaminata* excepté), qui partagent avec *O. sativa* le zymogramme le plus fréquent parmi les types japonica (type + 9, PAI, ENDO et OKA, 1975).

#### 4/ Leucines amino-peptidases :

Les zymogrammes obtenus à partir de jeunes feuilles sont présentés sur la figure 6.

On remarque que la variabilité d'*O. sativa* inclut celle des espèces *O. glaberrima* et *O. brevilugulata*.

#### 5/ Malate désydrégénases :

Les trois espèces étudiées possèdent un zymogramme unique à 5 bandes (fig. 4). Par contre, une seule population d'*O. longistaminata* peut présenter 10 zymogrammes différents avec 4 à 9 bandes chacun.

### I.B. REPARTITION GEOGRAPHIQUE DE LA VARIABILITE CHEZ *O. GLABERRIMA* et *O. BREVILIGULATA*

Les échantillons analysés ont été classés par grande région selon le code suivant :

Tableau 2 – Répartition géographique de la variabilité chez *O. breviligulata* et *O. graberrima*

| Échantillons groupés par région et espèce | Différents zymogrammes | Estérases |     |     |                |                |                |                                  |                                   |                                  |                |                | Peroxidases |     |    |     | L.A.P. |     |    | Nombre total de zymogrammes sur le nbre total d'analyses |         |
|---|------------------------|-----------|-----|-----|----------------|----------------|----------------|----------------------------------|-----------------------------------|----------------------------------|----------------|----------------|-------------|-----|----|-----|--------|-----|----|--|---------|
|   |                        | A         | B   | C   | A <sup>1</sup> | A <sup>4</sup> | A <sup>3</sup> | B <sup>-</sup><br>B <sup>4</sup> | B <sup>-1</sup><br>B <sup>5</sup> | B <sup>1</sup><br>B <sup>6</sup> | C <sup>2</sup> | A <sup>2</sup> | total       | I   | II | III | total  | I   | II |  | total   |
| <i>O. breviligulata</i>                   | CB                     | 67        | 26  | –   | –              | 9              | –              | 9                                | 1                                 | 2                                | –              | –              | 114         | 34  | 30 | –   | 114    | 37  | –  | 37   | 9/265   |
|   | OB                     | 5         | –   | –   | –              | –              | –              | –                                | –                                 | –                                | –              | –              | 5           | 5   | –  | –   | 5      | –   | –  | –  | –/10    |
|   | SB                     | 1         | –   | 13  | –              | –              | –              | –                                | –                                 | –                                | –              | –              | 14          | 14  | –  | –   | 14     | 5   | –  | 5  | 4/33    |
|   | MB                     | 3         | 10  | 0   | –              | –              | –              | 2                                | –                                 | –                                | –              | –              | 15          | 13  | –  | 2   | 15     | 13  | 4  | 17   | 8/47    |
|   | LB                     | 28        | 11  | 72  | 2              | 4              | 6              | –                                | –                                 | –                                | 25             | 3              | 151         | 145 | 6  | 1   | 152    | 42  | 14 | 56   | 12/359  |
|   | Total B                | 104       | 46  | 86  | 2              | 13             | 6              | 11                               | 1                                 | 2                                | 25             | 3              | 299         | 261 | 36 | 3   | 300    | 97  | 18 | 115  | 16/714  |
| <i>O. graberrima</i>                      | CG                     | 147       | 37  | –   | –              | –              | –              | –                                | –                                 | –                                | –              | –              | 184         | 181 | 3  | –   | 184    | 26  | –  | 26   | 5/394   |
|   | OG                     | 13        | 14  | 2   | –              | –              | –              | –                                | –                                 | –                                | –              | –              | 29          | 28  | 1  | –   | 29     | 4   | –  | 4  | 6/62    |
|   | MG                     | 25        | 56  | 9   | –              | –              | –              | –                                | –                                 | –                                | –              | –              | 90          | 89  | –  | –   | 89     | 10  | –  | 10   | 5/189   |
|   | LG                     | 50        | 8   | 121 | –              | –              | –              | –                                | –                                 | –                                | –              | –              | 179         | 187 | 5  | –   | 192    | 27  | 11 | 38   | 7/409   |
|   | IG                     | –         | 6   | –   | –              | –              | –              | –                                | –                                 | –                                | –              | –              | 6           | 6   | –  | –   | 6      | 6   | –  | 6  | 3/18    |
|   | Total G                | 235       | 121 | 132 | –              | –              | –              | –                                | –                                 | –                                | –              | –              | 488         | 491 | 9  | –   | 500    | 73  | 11 | 84   | 7/1072  |
| Total général                             |                        | 339       | 167 | 218 | 2              | 13             | 6              | 11                               | 1                                 | 2                                | 25             | 3              | 787         | 752 | 45 | 3   | 800    | 170 | 29 | 199  | 16/1786 |

1re lettre : région  
 2e lettre : espèce : B : *O. breviligulata*  
 G : *O. glaberrima*

On a ainsi :

CB et CG : Région sénégalaise (Casamance et Gambie)  
 OB et OG : Région du Sénégal Oriental (Sud-Est du Sénégal)  
 SB : Rives du fleuve Sénégal dans la région de Richard-Toll  
 MB et MG : Mali en dehors du delta du Niger  
 LB et LG : Région du delta intérieur du Niger au Mali  
 IG : Côte d'Ivoire

Les résultats d'analyse sont présentés par région dans le tableau 2 pour les enzymes variables.

On remarque que :

– Les trois types d'estérases A, B et C, communs aux deux espèces sont de très loin les plus fréquents chez *O. breviligulata*. Il faut noter que la plupart des échantillons d'*O. breviligulata* analysés ont été récoltés dans les rizières et représentent la forme adventice de l'espèce. Les zymogrammes différents de A, B et C ont été rencontrés dans les populations spontanées d'*O. breviligulata* parmi lesquelles ils sont fréquents. La poursuite de l'analyse des populations spontanées d'*O. breviligulata* devrait permettre de vérifier s'il est justifié de distinguer dans cette espèce des populations spontanées et adventices sur la base de la variabilité enzymatique.

– Il y a une différenciation régionale nette, et parallèle dans les deux espèces, des types estérases B et C.

Le tableau 3 présente le pourcentage des trois types A, B et C pour les régions où un nombre suffisant d'échantillons a été analysé.

Tableau 3 : Pourcentage, par région et espèce, des types d'estérases A, B et C.

| Type<br>estérase | Région | C  |    | S* | O* | M  |    | L  |    |
|------------------|--------|----|----|----|----|----|----|----|----|
|                  | Espèce | B  | G  | B  | G  | B  | G  | B  | G  |
| A                |        | 67 | 80 | 7  | 45 | 27 | 28 | 28 | 28 |
| B                |        | 33 | 20 | -  | 48 | 73 | 62 | 7  | 4  |
| C                |        | -  | -  | 93 | 7  | -  | 10 | 65 | 68 |

\* Les classes SG et OB sont absentes

Dans chaque région, les pourcentages des différents types sont similaires pour les deux espèces.

Une analyse plus poussée montre que les populations «flottantes» (tardives, nombre d'entre-nœuds élevé) présentent uniquement les types A ou C alors que les populations «dressées» (précoces, nombre d'entre-nœuds plus réduit) présentent les types A ou B.

La séparation géographique des types B et C s'interprète donc par le fait que les riz flottants se rencontrent principalement dans le delta du Niger au Mali où les riz dressés sont également cultivés sur les parties exondées.

Les populations renfermant un mélange de types A + B + C sont rares et correspondent dans tous les cas analysés à un mélange probablement accidentel, de variétés flottantes et dressées.

Le type B est minoritaire en Casamance où le type C est absent et devient majoritaire au Mali où les deux populations A + B et A + C sont cultivées à proximité, rarement en mélange.

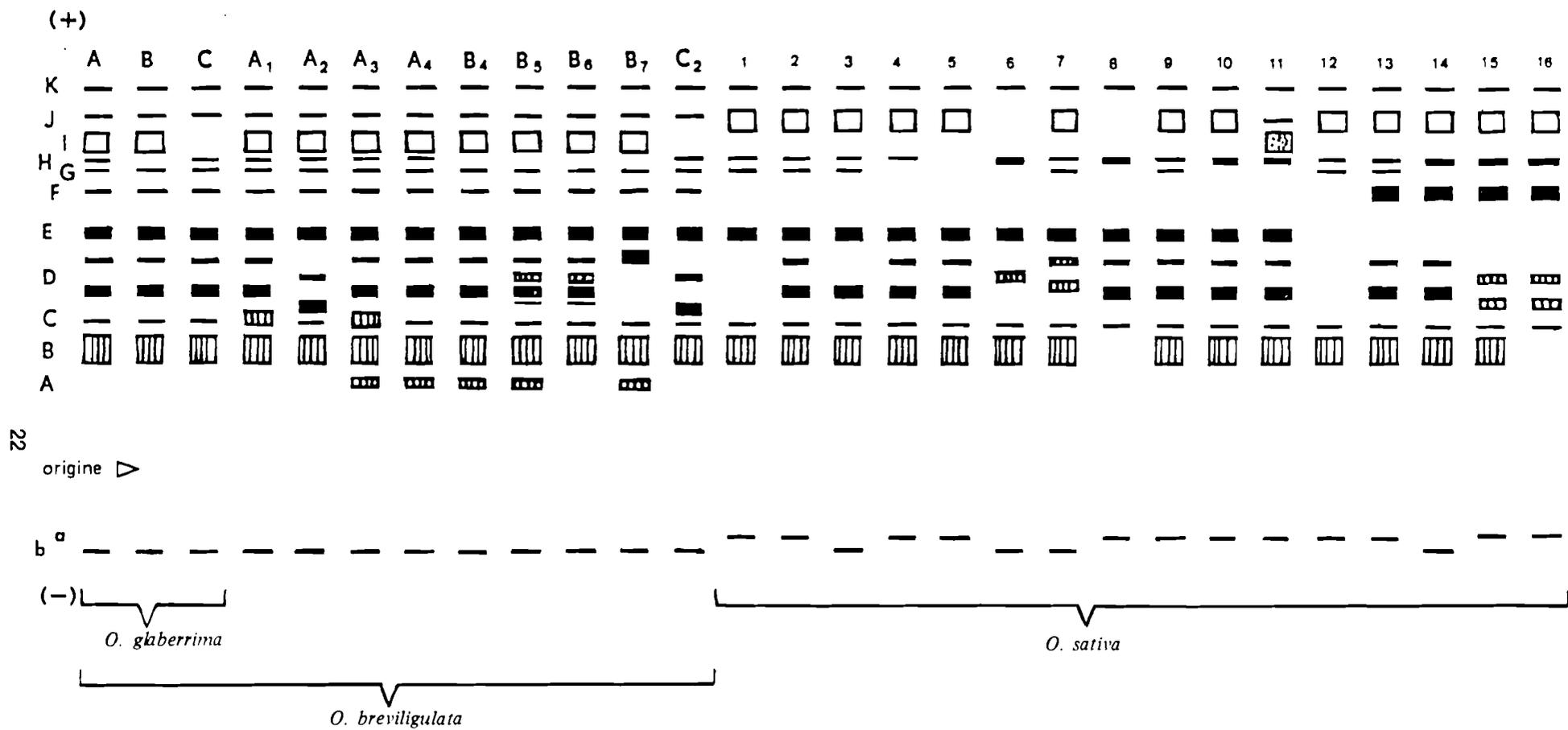


Figure 1 - ESTERASES : Différents zymogrammes observés parmi les espèces autogames *O. glaberrima*, *O. breviligulata* et *O. sativa*.

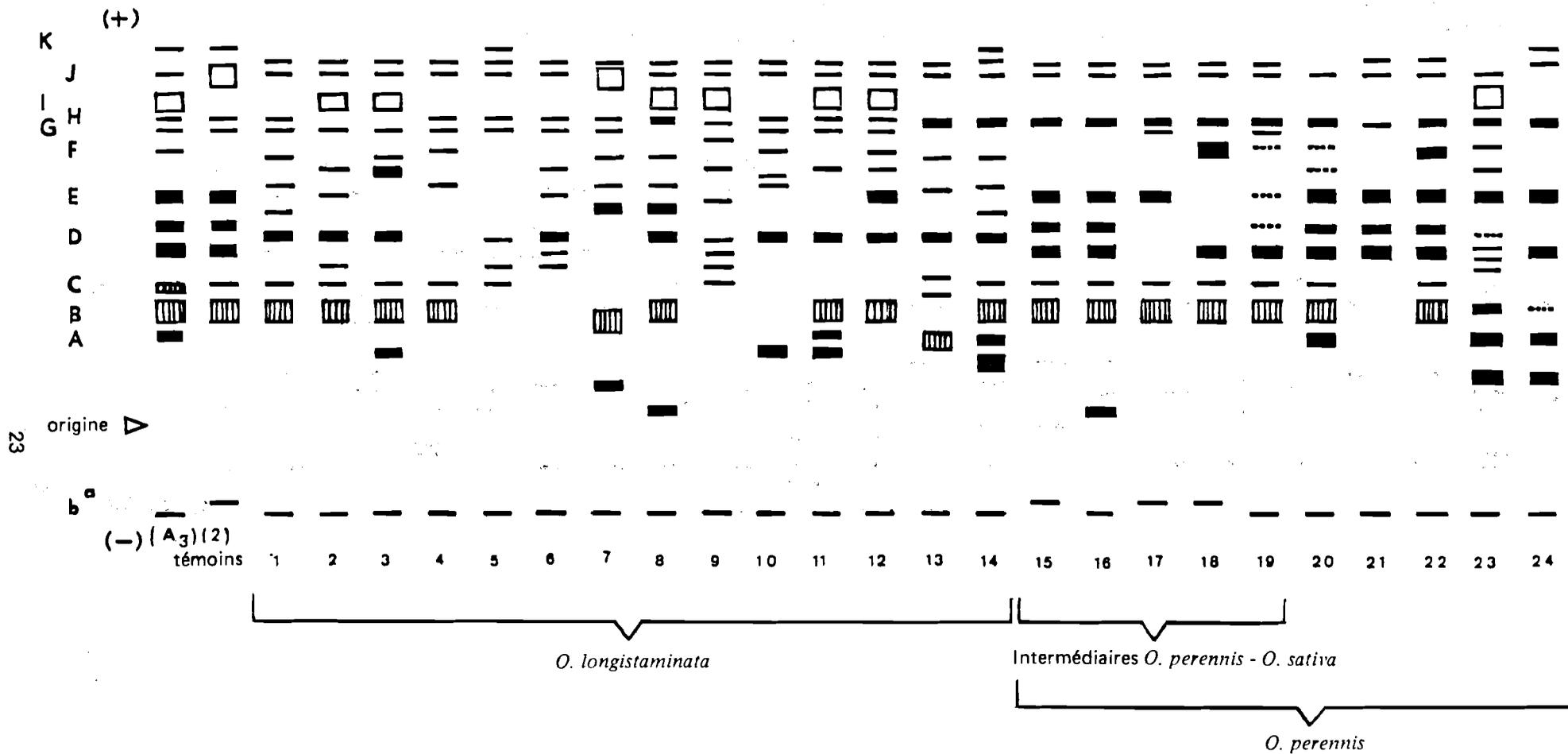


Figure 2 - ESTERASES : Quelques zymogrammes d'*O. longistaminata* choisis pour représenter la variabilité observée au niveau des bandes principales. Le nombre de zymogrammes différents est beaucoup plus important. A gauche du diagramme, on a placé 2 témoins : *O. breviligulata* (A<sub>3</sub>) et *O. sativa* (2) et à droite, les zymogrammes observés parmi un échantillonnage d'*O. perennis* asiatique et de formes intermédiaires entre *O. perennis* et *O. sativa*.

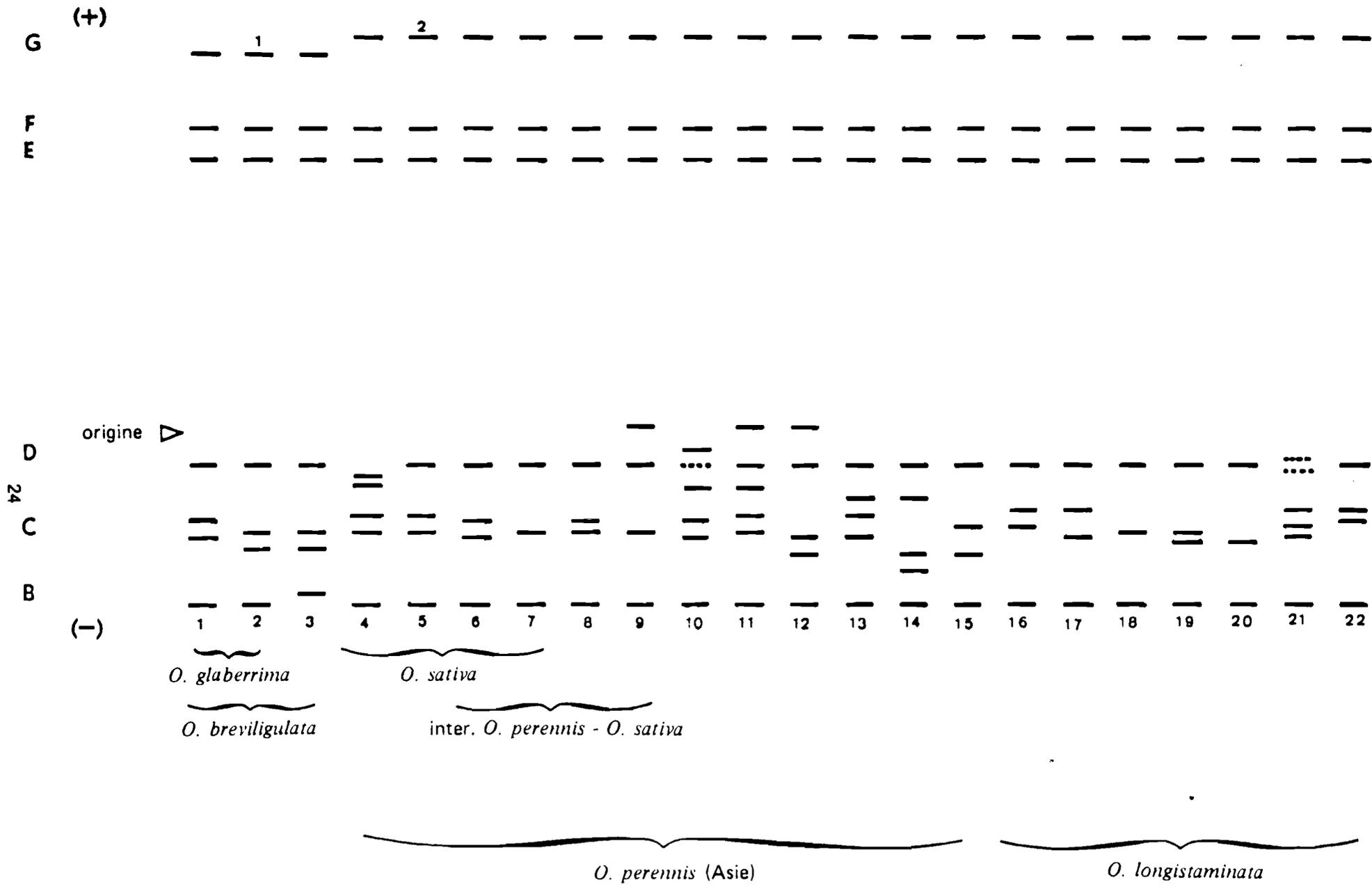


Figure 3 - PEROXYDASES : Différents zymogrammes observés par espèces.

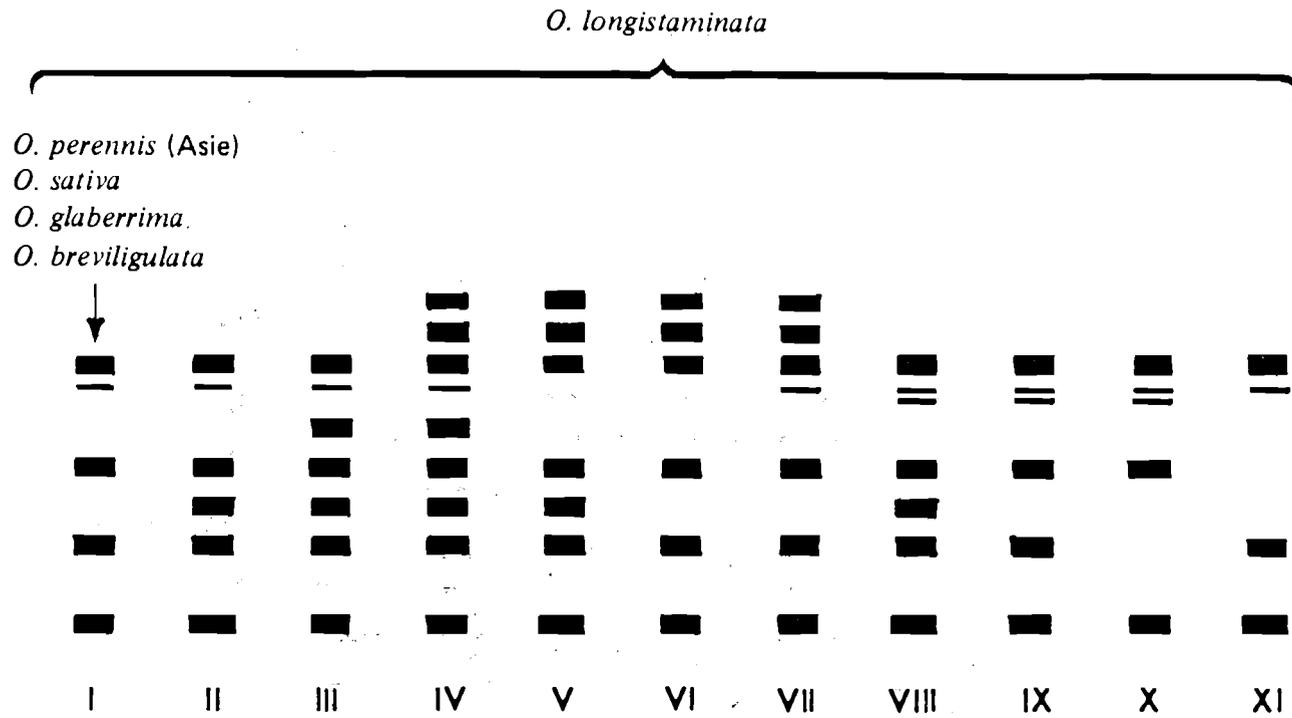


Figure 4 - MALATE DESHYDROGENASES : Différents zymogrammes observés par espèces.

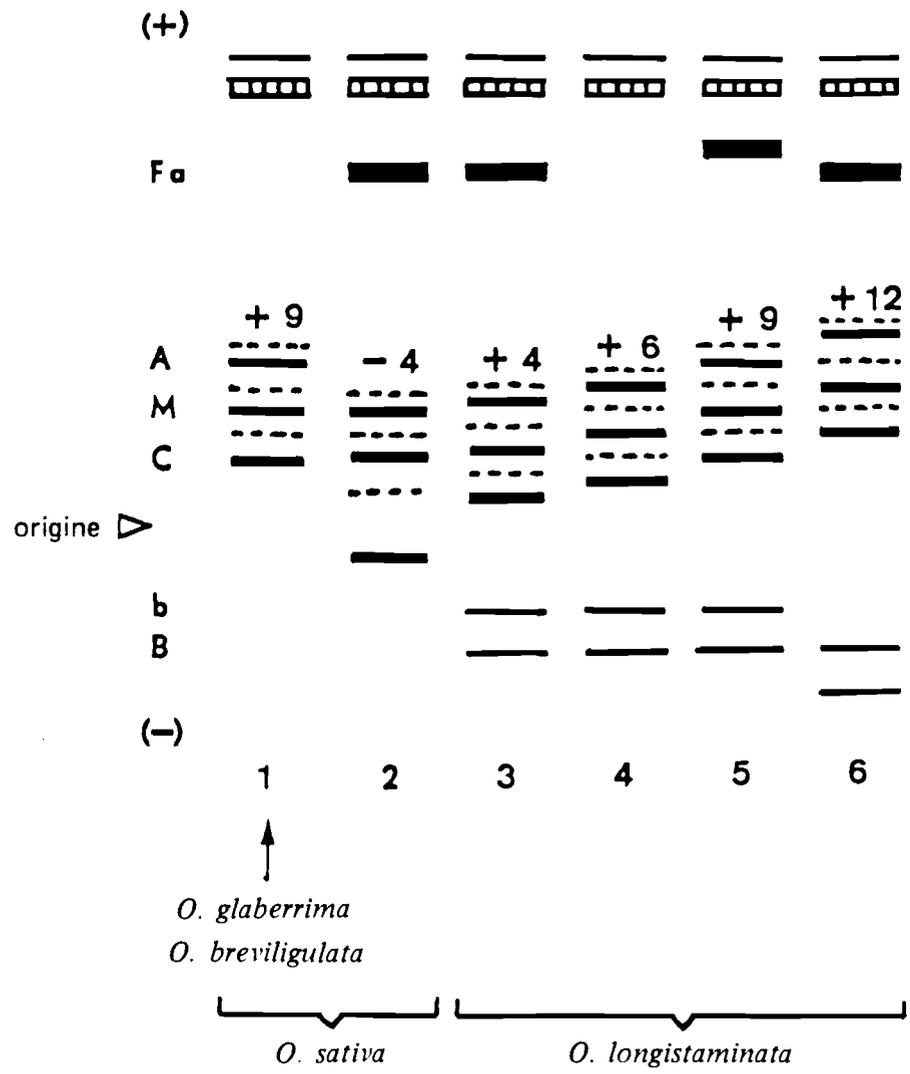


Figure 5 - PHOSPHATASES ACIDES : Variabilité observée au niveau des différentes bandes, par espèces (tous les zymogrammes d'*O. longistaminata* observés n'ont pas été représentés).

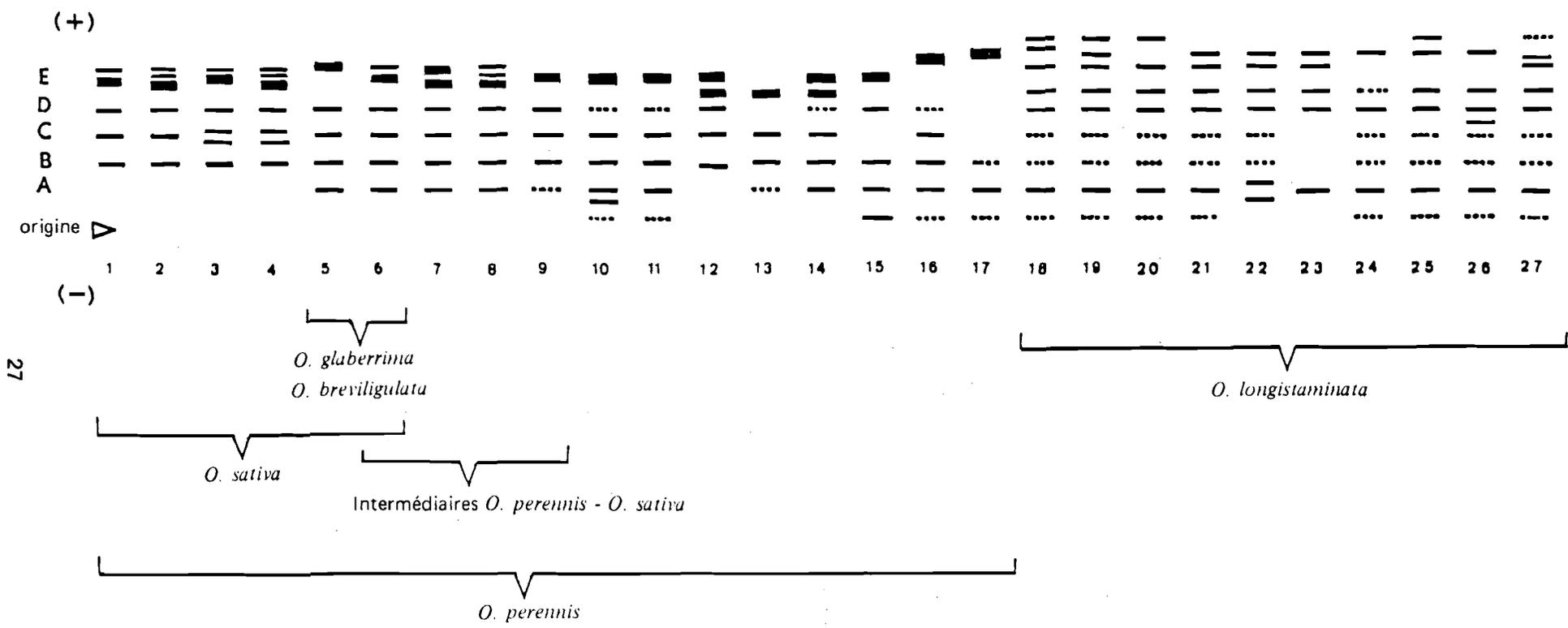


Figure 6 - LEUCINE AMINO-PEPTIDASES : Différents zymogrammes observés, par espèces.

Le type C semble absent des populations spontanées d'*O. breviligulata* qui présente les types A et B en mélange.

Si l'on considère la variabilité enzymatique globale révélée, *O. glaberrima* présente une variabilité maximale dans la région du delta du Niger où les types dressés et flottants sont cultivés.

Par contre, la variabilité d'*O. breviligulata* semble se situer plutôt en dehors du delta du Niger, principalement parmi les formes spontanées que l'on rencontre dans les marigots perturbés par les troupeaux en zone de savane.

## I.C STRUCTURE DES POPULATIONS

Les points suivants ont été abordés sur la base de la faible variabilité mise en évidence :

### 1/ Hétérogénéité des populations :

Parmi 20 échantillons (correspondant chacun à la population d'une rizière) d'*O. glaberrima* du Sénégal analysés et dont 3 à 5 plantes ont été analysées, 5 se sont révélés hétérogènes pour les estérases (types A et B) et 1 pour les peroxydases (types I et II).

Une population peut donc contenir toute la variabilité mise en évidence dans les échantillons d'*O. glaberrima* du Sénégal. Remarquons cependant que l'hétérogénéité est moindre que celle d'une répartition au hasard puisque 75 % des plantes étant, sur l'ensemble des échantillons, du type estérase A, la probabilité pour que 5 plantes choisies au hasard présentent toutes ce type A est  $(0,75)^5$ , soit environ 0,24, ce qui est nettement inférieur à la fréquence observée (55 % des échantillons analysés à raison de 5 plantes, sont homogènes pour le type A).

Comme on peut l'attendre des cultivars d'une plante autogame, on a une tendance vers l'homogénéité des populations par rapport à la variabilité interpopulation.

Il en est de même pour *O. breviligulata* bien que l'hétérogénéité semble supérieure dans cette espèce en particulier parmi les populations spontanées.

### 2/ Hétérozygotie des individus :

Parmi les populations d'*O. breviligulata* les plus hétérogènes et renfermant les différents types d'estérases observés, 36 individus échantillonnés sur le terrain par une panicule ont été analysés à raison de 2 ou 3 descendants. Les descendances d'une même plante ont été trouvées homogènes dans tous les cas. Une homozygotie élevée au niveau des gènes structuraux est donc la règle dans cette espèce.

## I. D. DISCUSSION

L'apparente identité des gènes de base d'*O. glaberrima* et *O. sativa* avait été mise en évidence dès les premières données d'électrophorèse comparée de ces deux espèces (CHU et OKA, 1967). Les résultats obtenus dans notre laboratoire au niveau des leucines amino-peptidases et des malate deshydrogénases confirment cette hypothèse. Ils montrent la convergence enzymatique au niveau des espèces autogames lorsque l'on compare leur variabilité à celle des espèces allogames africaine et asiatique. Cette convergence s'observe également au niveau des formes intermédiaires *O. perennis* – *O. sativa* (ENDO, SHAHI et PAI, 1971, OKA, 1975 et nos propres résultats).

Nous discuterons brièvement quelques hypothèses concernant :

- la convergence des espèces autogames,
- la variabilité d'*O. sativa*,
- la richesse enzymatique individuelle d'*O. glaberrima* et de son ancêtre supposé *O. breviligulata*,
- l'existence supposée d'un couple de gènes létaux complémentaires à l'origine du clivage des populations flottantes et dressées.

ALLARD (1975) a montré que la sélection et la restriction générale à la recombinaison associée à l'autogamie sont suffisantes pour expliquer le développement de complexes alléliques coadaptés.

On peut alors admettre que seule a été conservée, dans la variabilité globale de l'ancêtre allogame, la part adaptée aux conditions environnantes immédiates, et relativement similaires pour les espèces autogames africaines et asiatiques. Divers écotypes ont pu cependant conserver des différences au niveau d'un certain nombre de loci et on peut mettre ainsi en parallèle la variabilité écotypique d'*O. sativa* et sa variabilité enzymatique.

Alliée à la convergence, la domestication semble se traduire par une simplification des zymogrammes. La perte de certaines bandes actives est sensible au cours de l'évolution des formes spontanées d'*O. breviligulata* vers les cultivars d'*O. glaberrima*. Elle est extrême parmi certaines lignées d'*O. sativa* domestiquées antérieurement à l'espèce africaine (CHANG, 1975).

La richesse enzymatique légèrement supérieure d'*O. glaberrima* et surtout d'*O. breviligulata* par rapport à *O. sativa* semble un indice supplémentaire de l'évolution indépendante des espèces autogames asiatiques et africaines. La richesse enzymatique d'*O. glaberrima* est associée à sa domestication moins avancée mais elle peut être considérée comme un garant de son adaptabilité aux conditions écologiques africaines et de ses potentialités.

*O. breviligulata* se rencontrant à l'état spontané en zone de savane, dans les marigots de profondeur moyenne, c'est probablement dans ce type d'habitat qu'il a été domestiqué. L'établissement du centre primaire de variabilité de l'espèce *O. glaberrima* dans le delta du Niger qui remonte selon PORTERES (1956) à 1500 ans avant notre ère peut s'interpréter comme un centre de refuge de formes domestiquées, favorisé par la grande variabilité du milieu.

L'existence d'une barrière reproductive au niveau de la faiblesse des hybrides  $F_1$  entre *O. glaberrima* et *O. breviligulata* (OKA et CHU, 1972) a dû jouer un rôle important dans l'évolution du complexe *glaberrima*. Cette barrière reproductive est déterminée par un couple de gènes dominants complémentaires dont l'un est présent dans les populations spontanées d'*O. breviligulata* et l'autre se rencontre principalement parmi *O. glaberrima* et les formes intermédiaires (CHU et OKA, 1972).

*O. breviligulata* se rencontre fréquemment dans les rizières mais il disparaît généralement après abandon de la culture. Si nous admettons que ces populations adventices ont subi une différenciation par rapport aux populations spontanées, celle-ci serait marquée par une homologie de variation avec *O. glaberrima* : moindre variabilité enzymatique convergente, différenciation en deux écotypes flottant et dressé, gradient géographique similaire au niveau des fréquences de bandes caractéristiques des types A, B et C d'estérases. La distinction de cette forme adventice d'avec *O. glaberrima* se fait principalement par son égrenage spontané, son aristation et la pilosité des glumelles.

## II – ÉTUDE DE LA VARIABILITÉ PAR L'ANALYSE FACTORIELLE DES CORRESPONDANCES

Pour étudier la variabilité au sein des deux espèces *O. glaberrima* et *O. breviligulata*, nous avons retenu la méthode d'analyse des correspondances qui n'introduit aucune hypothèse a priori concernant les caractères et les échantillons et permet leurs projections simultanées sur les mêmes plans de représentation.

La dispersion de ces projections sur les plans les plus discriminants permet d'apprécier et de comparer la variabilité de chaque groupe d'individus. Seuls les caractères significatifs pour chaque plan sont répertoriés dans le tableau 4.

Deux plans factoriels (I-II et I-III) ont été retenus pour l'interprétation.

### II.a. DISPERSION DES CARACTÈRES

Une première analyse des différentes projections conduit aux réflexions suivantes :

1. Toute la variabilité d'*O. breviligulata* est incluse dans celle d'*O. glaberrima* (espèce cultivée), qui lui est très supérieure (graphique 3). *O. breviligulata* ne se sépare pas nettement de l'espèce cultivée, ceci vient certainement du fait qu'un grand nombre d'échantillons classés sous ce nom sont des adventices souvent assez proches phénotypiquement des formes cultivées. Mais certains caractères tels que l'aristation et la pilosité des feuilles sont très discriminants (graphique 1) d'où le regroupement des *O. breviligulata* sur l'axe III.

2. Les caractères suivants : racines aux nœuds, nombre de nœuds, verse, égrenage, gaine des tiges colorées, tiges ramifiées décrivent le comportement flottant, les modalités inverses décrivant le comportement dressé. Cette différenciation se fait sur l'axe I (graphique 1).

Parallèlement à la distinction entre types flottant et dressé, il se dessine un gradient géographique auquel est associé le caractère précocité (graphiques 2, 4A, 4B, 4C et 4D). Les associations flottant-tardif et dressé-précoce ont pu être notées dans toutes les régions prospectées.

3. Les projections sur le plan I-II (graphiques 5, 7A, 7B, 7C et 7D) font apparaître un effet domestication. Certains caractères défavorables à la culture tels que la verse, la base des tiges courbées, les tiges ramifiées, l'égrenage, sont spécifiques d'un grand nombre d'échantillons de types flottant prélevés dans le delta intérieur du Niger. Les modalités inverses caractérisent, elles, les échantillons de Casamance, région où la tradition rizicole très ancienne a sélectionné des variétés associées à des techniques de cultures plus poussées.

Cet effet de domestication décrit sur l'axe II peut être moindre pour les échantillons de type flottant, où les caractères tels que verse et tiges ramifiées sont la conséquence d'une adaptation à la culture en milieu inondé.

## II.b. ÉTUDE DE LA VARIABILITE DES ÉCHANTILLONS

Les projections obtenues sur le plan I-III (graphique 3) sont les plus démonstratives. L'étendue de la variabilité d'*O. glaberrima* est très supérieure à celle présentée par l'espèce sauvage *O. breviligulata* et l'inclut.

Ceci peut être dû en partie au trop faible nombre, parmi *O. breviligulata*, d'échantillons issus de populations spontanées véritablement sauvages et à l'absence des caractères tels que la taille et la forme du grain, le nombre de ramifications paniculaires, le nombre de grains par panicule, la dormance,... qui n'ont pas été notés. Ils auraient pu distinguer plus nettement les formes sauvages des formes cultivées.

L'étude par région montre que c'est le Sénégal oriental (graphique 4A) qui présente la plus faible variabilité pour l'espèce *glaberrima*, alors que la région du delta intérieur du Niger (graphique 4D), où l'on rencontre tous les intermédiaires entre les formes sauvages et cultivées, présente l'étendue maximum de la variabilité pour cette espèce, principalement sur l'axe III.

Le maximum de la variabilité sur l'axe I est représenté par la région centre (graphique 4C) où l'on rencontre des types de cultures très diversifiés, du type exondé au type flottant.

Pour chaque région (graphiques 4A, 4B, 4C et 4D), *O. breviligulata* ne couvre qu'une faible part de la variabilité d'*O. glaberrima*.

Dans le plan I-II les caractères spécifiques d'*O. breviligulata* sont beaucoup moins discriminants que dans le plan I-III, il en résulte que l'espèce sauvage présente une variabilité comparable à celle de l'espèce cultivée (graphique 6). Dans l'analyse région par région, cette observation est moins nette. La Casamance et la zone du delta présente le plus de variabilité sur l'axe II, alors que la dispersion des régions du Sud et du Centre est maximum sur l'axe I (graphique 7A, 7B, 7C et 7D).

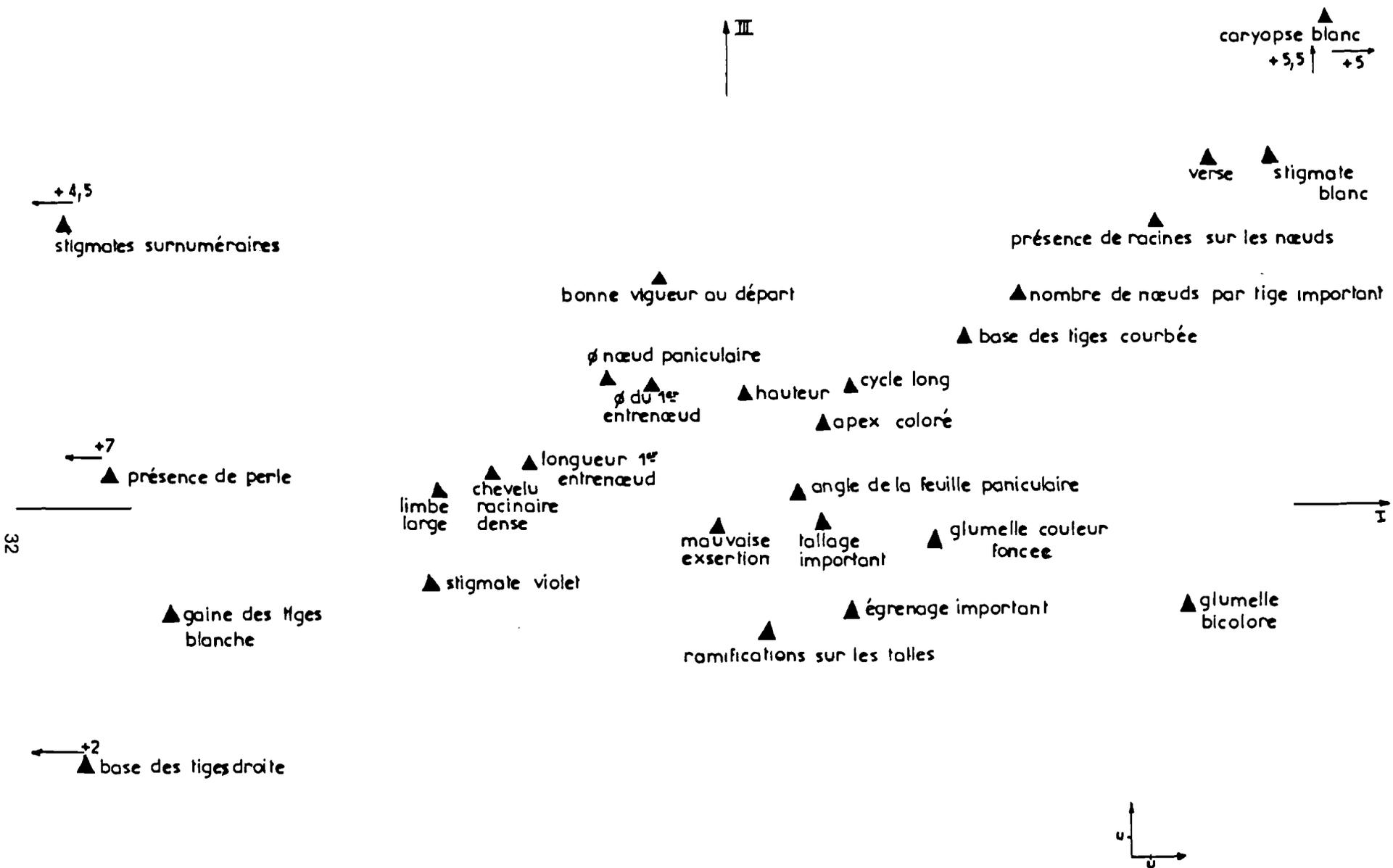
La Casamance (graphique 7A) apparaît nettement comme la zone la plus marquée par la domestication. Les paysans de Casamance sont de très bons riziculteurs. Les conditions de culture sont bien contrôlées, par opposition à la zone du delta intérieur du Niger où par exemple le contrôle de l'eau est très difficile. Les projections correspondant à ces deux régions sont opposées par rapport à l'axe II.

Tableau 4

Récapitulation des caractères significatifs et représentatifs sur les plans

| Stade de développement de la plante | Caractères observés  | Code    | Signification                            | Sur les plans |     |
|-------------------------------------|--|---------|--|---------------|-----|
|                                     |  |         |  | 1-3           | 1-2 |
| Observations                        |  |         |  |               |     |
| - semis                             | vigueur au départ  | 1-2-3   | faible, moyenne, bonne                   | +             | +   |
| - tallage                           | largeur du limbe   | 1-2-3   | étroite, moyenne, large                  | +             | +   |
|                                     | couleur de la gaine  | 0-1     | non blanc - blanc                        | +             | +   |
|                                     | tallage à 85 jours   | Nb de   | talles par pied                          | +             | +   |
| - floraison                         | angle de la feuille panicul.                               | 1-2-3-4 | 30°, 30 à 60°, 60 à 90°, 90°             | +             | +   |
|                                     | pilosité des feuilles                                      | 0-1     | absence - présence                       | +             | +   |
|                                     | couleur des stigmates                                      | 0-1     | non blanc - blanc                        | +             | +   |
|                                     |  | 0-1     | non violet - violet                      | +             | +   |
|                                     | stigmates surnuméraires                                    | 0-1     | absence, présence                        | +             | +   |
| - stade pâteux                      | port de la panicule  | 1-3-5   | de dressé à courbé                       |               | +   |
|                                     | exsertion  | 1-2-3   | bonne, nulle, mauvaise                   | +             |     |
|                                     | pilosité au nœud panicul.                                  | 0-1     | absence, présence                        | +             | +   |
| - à la récolte                      | hauteur  | .....   | .....                                    | +             |     |
|                                     | ramification. Nb moy. de ramifications par tige            | .....   | .....                                    | +             | +   |
|                                     | circonférence du chevelu racinaire (10 cm sous le plateau) | .....   | .....                                    | +             | +   |
|                                     | Nb moyen de nœuds par tige                                 | .....   | .....                                    | +             | +   |
|                                     | Nb de nœuds présentant des racines                         | .....   | .....                                    | +             | +   |
|                                     | longueur du 1er entrenœud vrai (12 cm)                     | .....   | .....                                    | +             | +   |
|                                     | φ du 1er entrenœud   | .....   | .....                                    | +             |     |
|                                     | φ du nœud paniculaire                                      | .....   | .....                                    | +             |     |
|                                     | égrenage   | 1-4     | non égrenant à égrenant                  | +             | +   |
|                                     | couleur des glumelles                                      | 0-1     | unicolore, bicolore                      | +             | +   |
|                                     | couleur de l'apex de la glumelle                           | 0-1     | même couleur que la glumelle plus foncée | +             |     |
|                                     | teinte dominante des glumelles                             | 1-2-3-4 | blanc, jaune, fauve, noir                | +             | +   |
|                                     | pilosité des glumelles                                     | 0-1     | absence, présence                        | +             | +   |
|                                     | aristation   | 0-3     | non aristé, aristé                       | +             | +   |
|                                     | verse  | 0-1     | non versé, versé                         | +             | +   |
|                                     | présence de perles sur le caryopse                         | 0-1     | absence, présence                        | +             | +   |
|                                     | couleur du caryopse  | 0-1     | non blanc blanc                          | +             | +   |
|                                     | aspect base des tiges                                      | 0-1     | non dressé, dressé                       | +             | +   |
|                                     |  | 0-1     | non courbé, courbé                       | +             | +   |
|                                     | cycle en semaines semis — maturité                         |         |  |               |     |

La modalité : «base des tiges courbée» du caractère «aspect de la base des tiges» permettrait d'identifier l'aptitude à la verse physiologique : courbure des nœuds de la base dès la montaison et non cassure à l'un des nœuds à maturité.

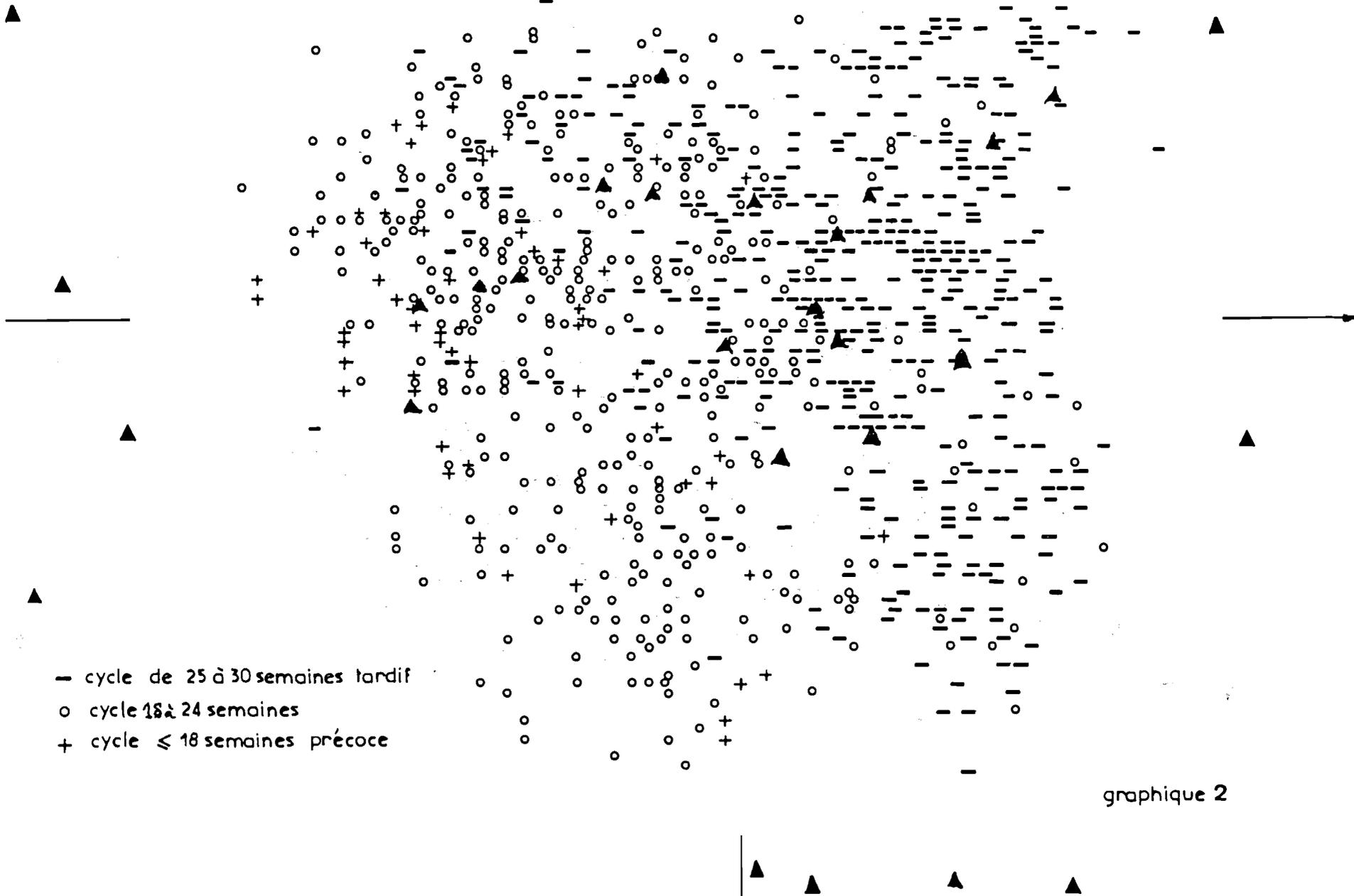


graphique 1

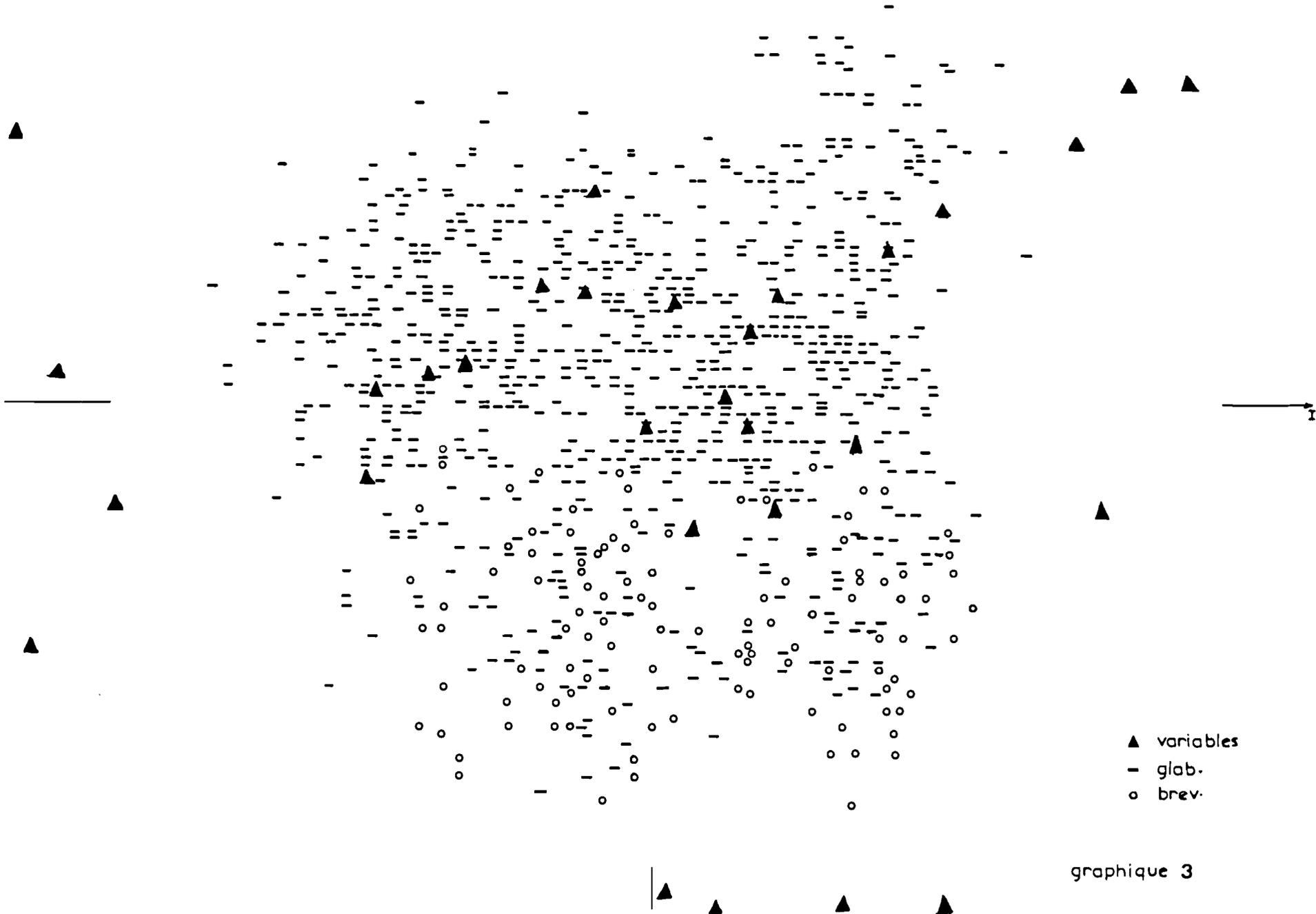
▲ pilosité des feuilles  
 ▲ pilosité au nœud paniculaire  
 ▲ aristation +2 forte +8  
 ▲ pilosité des glumelles +3,6

- cycle de 25 à 30 semaines tardif  
○ cycle 18 à 24 semaines  
+ cycle ≤ 18 semaines précoce

graphique 2



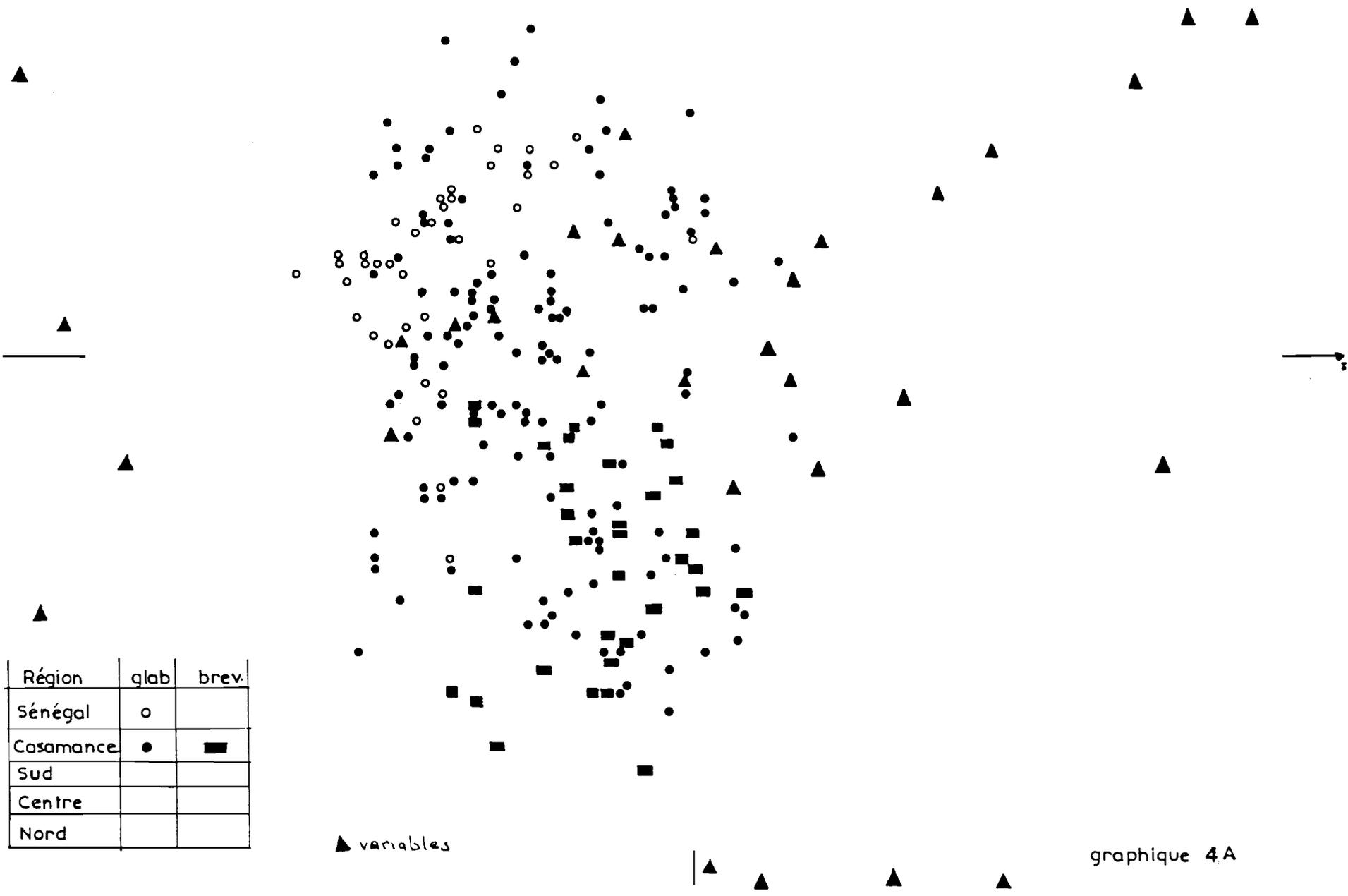
III  
↑



▲ variables  
- glob.  
○ brev.

graphique 3

35



graphique 4A

| Région    | glab. | brev. |
|-----------|-------|-------|
| Sénégal   |       |       |
| Casamance |       |       |
| Sud       | ●     | ■     |
| Centre    |       |       |
| Nord      |       |       |

▲ variables

graphique 4B

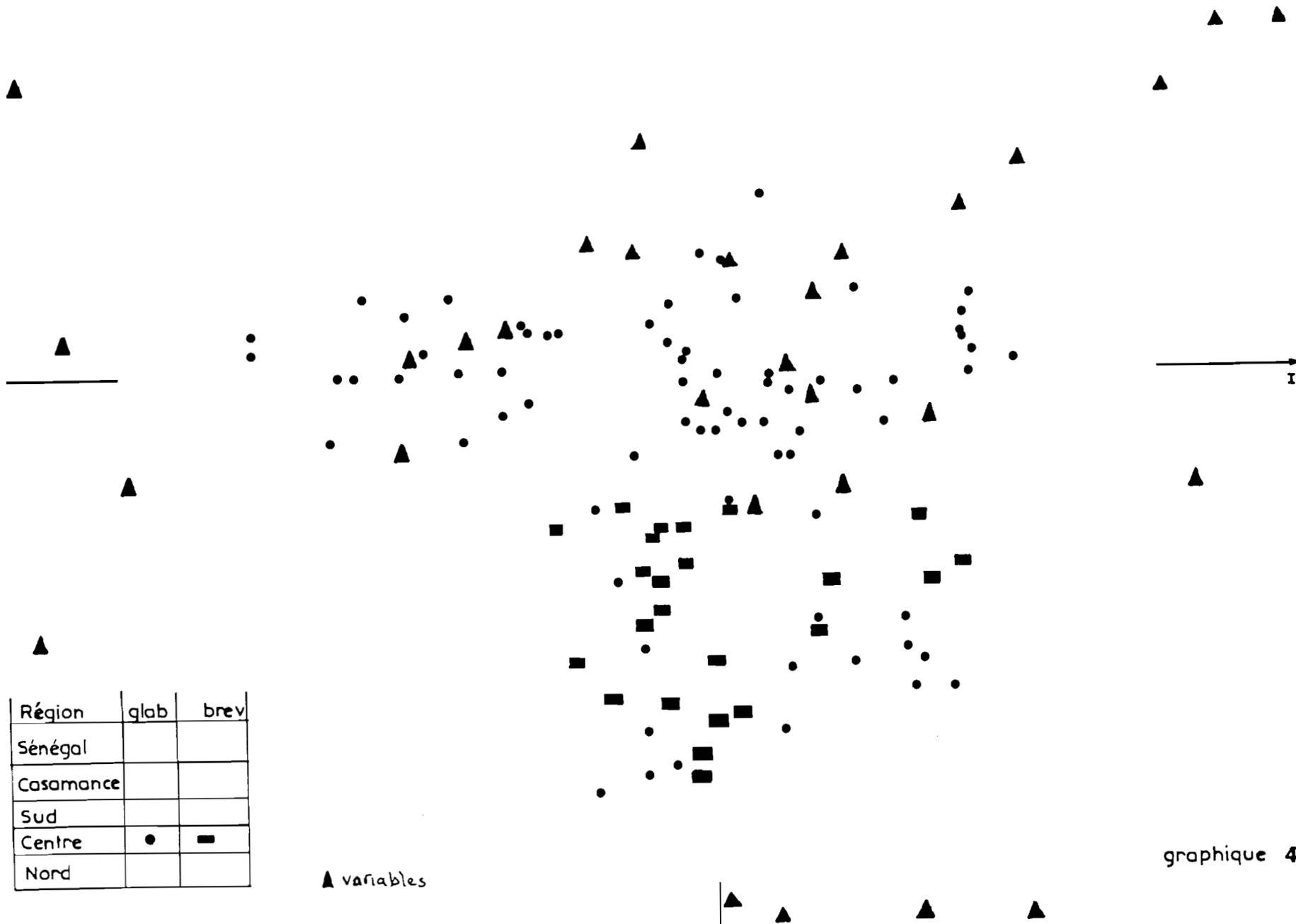
H  
↑I  
→

|

| Région    | qlab | brev |
|-----------|------|------|
| Sénégal   |      |      |
| Casamance |      |      |
| Sud       |      |      |
| Centre    | ●    | ■    |
| Nord      |      |      |

▲ variables

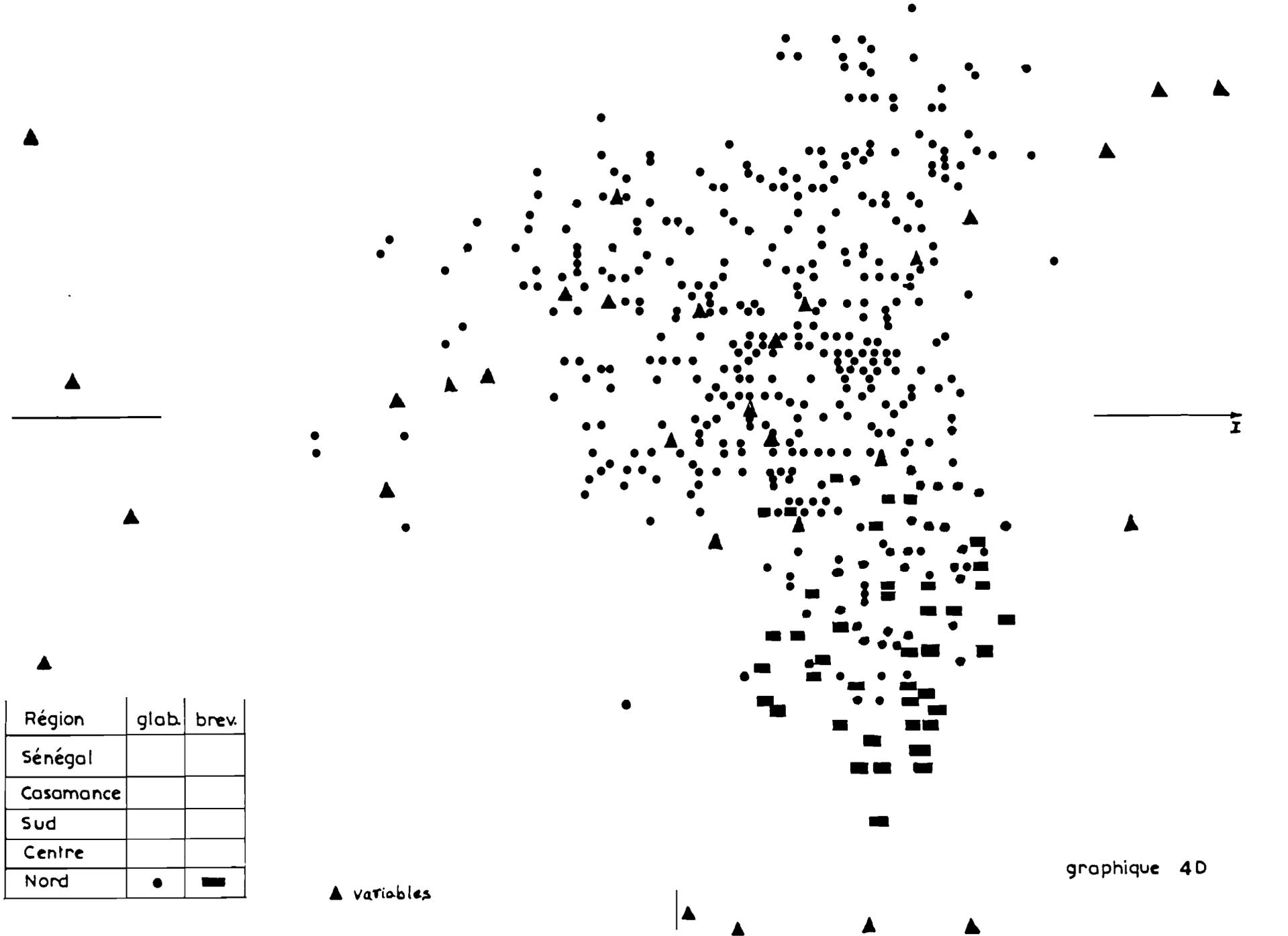
graphique 4C



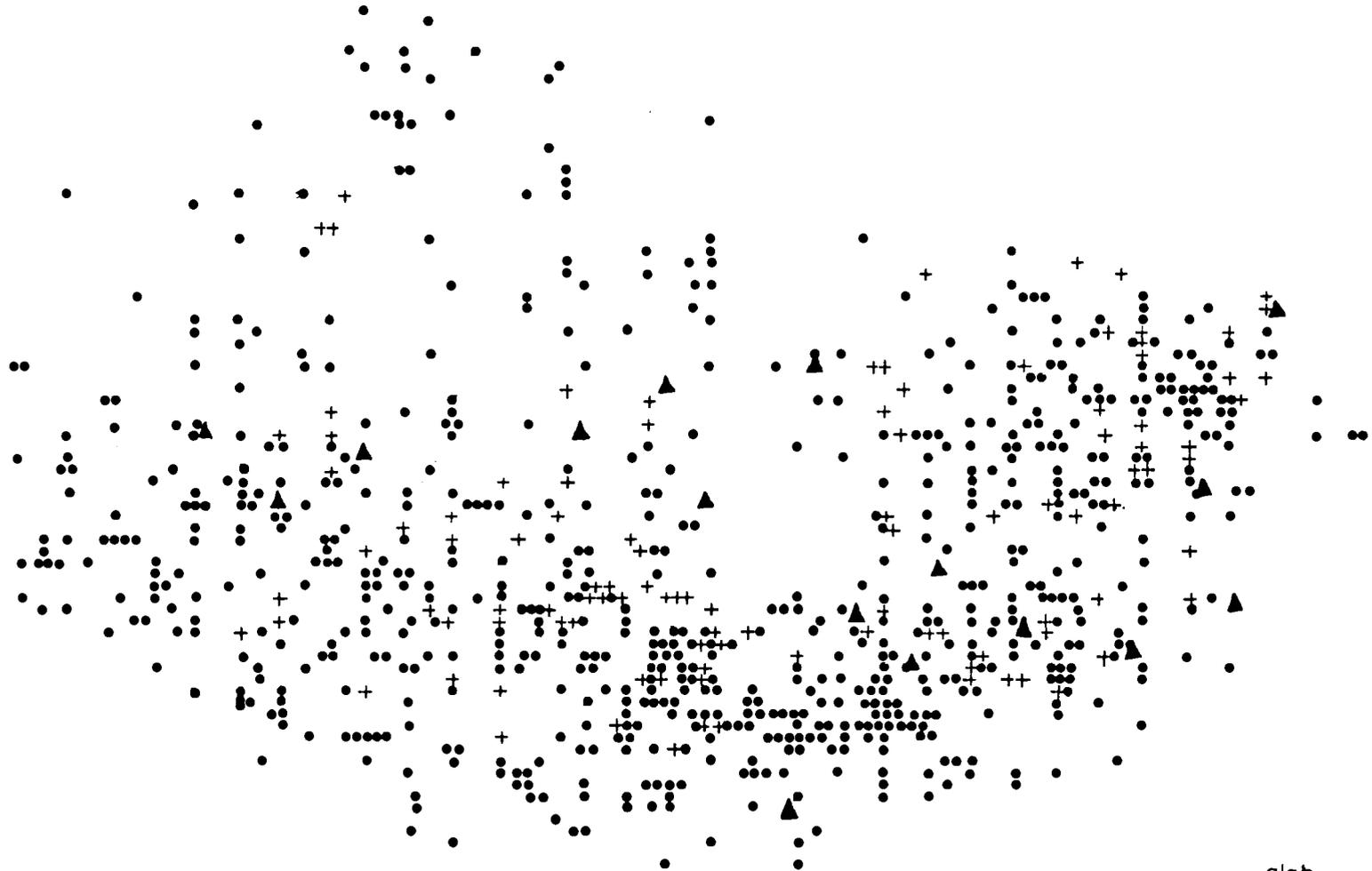
| Région    | glab. | brev. |
|-----------|-------|-------|
| Sénégal   |       |       |
| Casamance |       |       |
| Sud       |       |       |
| Centre    |       |       |
| Nord      | ●     | ■     |

▲ variables

graphique 4D



↑ II



glab. ●  
brev. +  
▲ VARIABLE

graphique 5

+16,5  $\triangleleft$   $\uparrow$  +5  
présence de perle

II  
 $\uparrow$

stigmate blanc +18  $\uparrow$   $\triangleleft$  +4,5  
caryopse blanc +9,7  $\uparrow$   $\triangleleft$  +13,1

+7,7  
 $\triangleleft$  base des tiges droites  
+3,25  
 $\triangleleft$  gaine des tiges blanches

$\triangleleft$  pilosité au nœud  
paniculaire

$\triangleleft$  aristation forte  
 $\triangleleft$  port retombant de la panicule

limbe large  $\triangleleft$

$\triangleleft$  bonne vigueur au départ

$\triangleleft$  longueur du 1<sup>er</sup>  
entrenœud

$\triangleleft$  pilosité des feuilles

$\triangleleft$  pilosité des glumelles

40

chevelu racinaire  
dense  $\triangleleft$

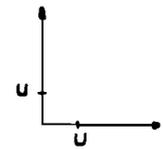
$\triangleleft$  cycle long  
tallage important  $\triangleleft$   
égrenage important  $\triangleleft$   
glumelle couleur  
foncée  $\triangleleft$

n.b. de nœuds par  
tige  $\triangleleft$  important  
présence de racines  
sur les nœuds  $\triangleleft$   
glumelle  $\triangleleft$   
bicolore

$\triangleleft$  base des tiges  
courbée

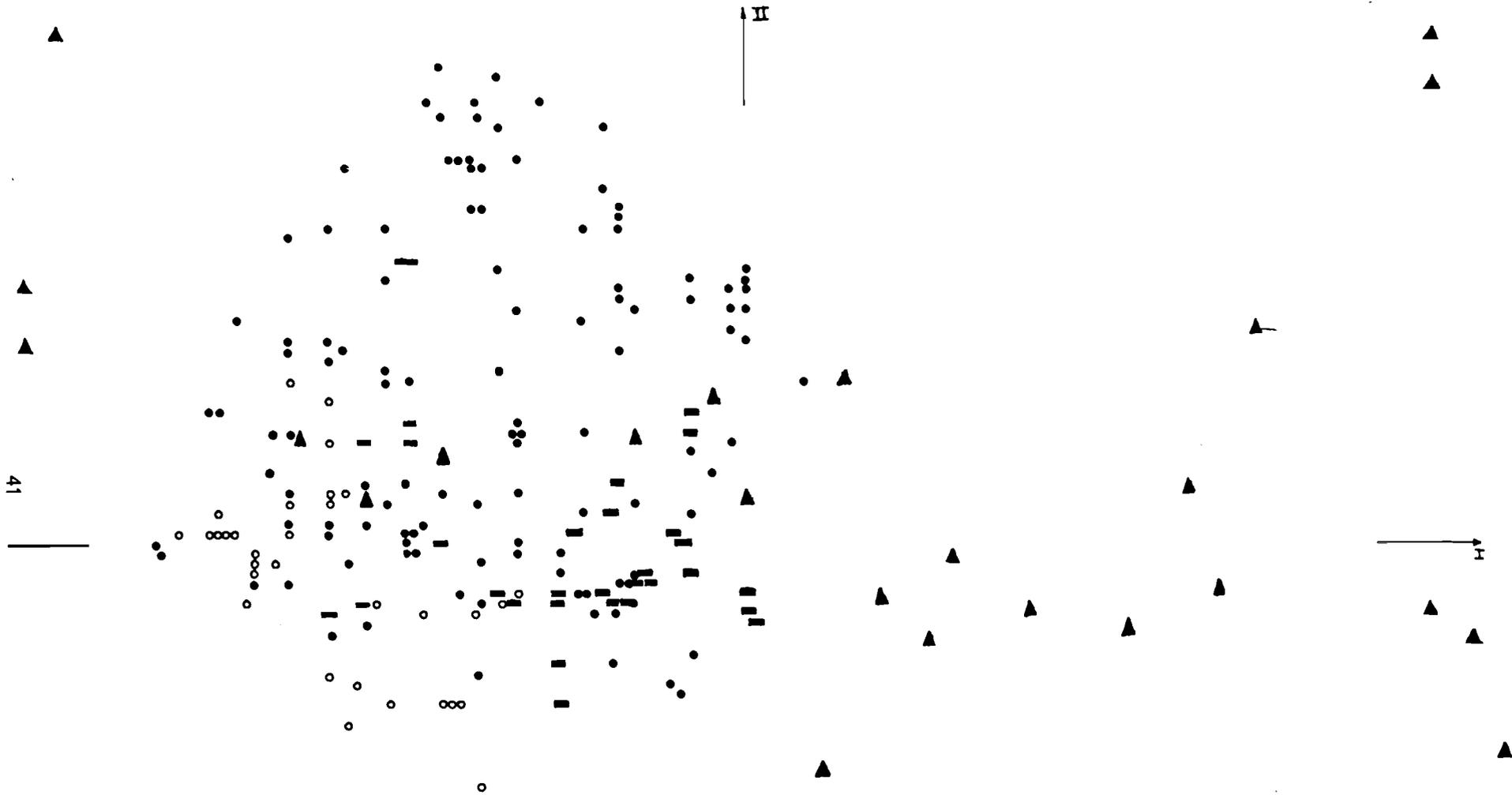
$\triangleleft$  ramification sur  
les tiges

verse  $\triangleleft$



stigmate surnuméraire  
 $\pm 14$   $\triangleleft$   $\downarrow$  +5  
 $\triangleleft$  stigmate violet

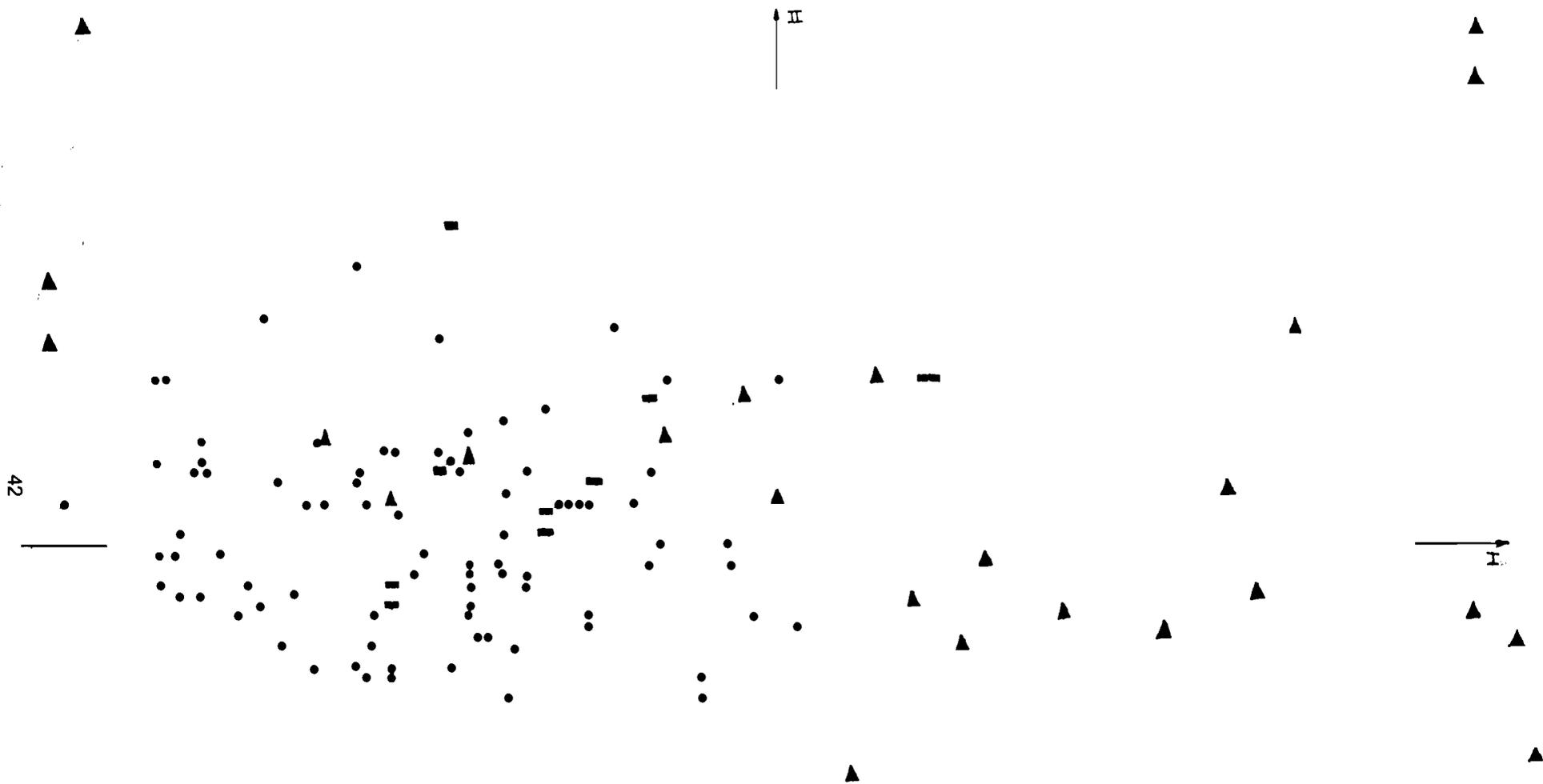
graphique 6



| Région    | glab. | brev. |
|-----------|-------|-------|
| Sénégal   | o     |       |
| Casamance | •     | ■     |
| Sud       |       |       |
| Centre    |       |       |
| Nord      |       |       |

▲ : VARIABLE

graphique 7A



42

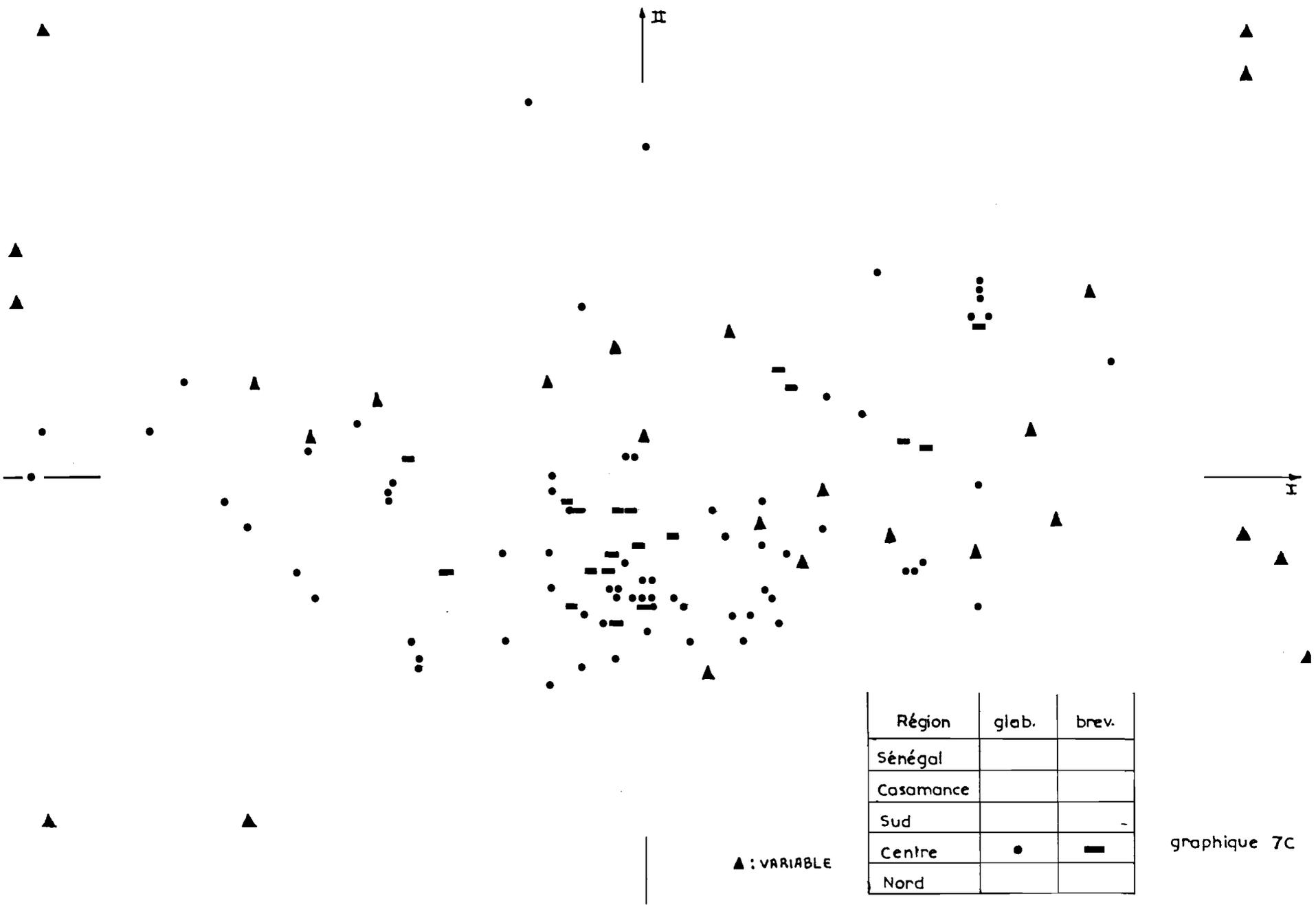
II

I

▲ : VARIABLE

| Region    | glab. | brev. |
|-----------|-------|-------|
| Senegal   |       |       |
| Casamance |       |       |
| Sud       | ●     | ■     |
| Centre    |       |       |
| Nord      |       |       |

graphique 7B



| Région    | glab. | brev. |
|-----------|-------|-------|
| Sénégal   |       |       |
| Casamance |       |       |
| Sud       |       | -     |
| Centre    | •     | —     |
| Nord      |       |       |

▲ : VARIABLE

graphique 7C

II



▲

▲

44



I

| Région    | glab. | brev. |
|-----------|-------|-------|
| Sénégal   |       |       |
| Casamance |       |       |
| Sud       |       |       |
| Centre    |       |       |
| Nord      | ●     | —     |

▲ : VARIABLE

graphique 7D

### III – COMPARAISON DE L'ÉTUDE PAR ANALYSE FACTORIELLE DES CORRESPONDANCES ET PAR ÉLECTROPHORÈSE D'ISOENZYMES

De la confrontation des deux techniques appliquées au même matériel, il ressort des points communs et aussi des divergences que nous allons essayer de mettre en évidence. Nous ferons ensuite une brève critique des résultats obtenus.

Les points communs concernent principalement la communauté de base d'*O. glaberrima* et *O. breviligulata*. On retrouve l'homologie de variation dans les différenciations géographiques des deux espèces et leur clivage en deux écotypes principaux, dressés et flottants. Le delta du Niger est bien le centre principal de variabilité, mais la Casamance présente une grosse variabilité relative si l'on tient compte du fait que seuls les types dressés y sont cultivés. Des types nouveaux y apparaissent par rapport aux populations maliennes (centre secondaire de variabilité PORTERES, 1956).

La divergence principale des résultats réside dans le fait que la variabilité enzymatique d'*O. breviligulata* est supérieure et englobe totalement celle d'*O. glaberrima* alors que l'on remarque la situation exactement inverse au niveau du phénotype en observation directe.

Si l'on tient compte du fait que les populations d'*O. breviligulata* étudiées sont en très grosse majorité issues des rizières, on peut admettre que les pressions de sélection naturelle qui s'exercent sur les populations adventices et cultivées sont globalement les mêmes. Par contre, seules les formes cultivées sont soumises à la sélection humaine qui choisit les hors-types pour en faire de nouvelles variétés. Il apparaît, ainsi, de nombreuses variations d'un phénotype de base correspondant à un milieu donné. Les caractères mutiques et glabres sont des exemples particulièrement évidents de variabilité observable uniquement chez *O. glaberrima* et due à la sélection humaine.

Seul, un échantillonnage incluant *O. breviligulata* spontané ainsi que les populations d'*O. longistaminata* permettrait de situer la variabilité phénotypique des formes cultivées et adventices parmi l'ensemble.

Des observations de terrains effectuées durant nos tournées en Afrique de l'Ouest font penser que la convergence phénotypique mise en évidence entre *O. glaberrima* et *O. breviligulata*, dans un milieu donné, existe également dans une certaine mesure avec *O. sativa*. Une étude incluant des cultivars africains d'*O. sativa* permettrait de préciser ce phénomène ainsi que le type de plante qui convient à chaque milieu.

Les résultats concernant la structure des populations et l'hétérozygotie des individus sont largement insuffisants en particulier au niveau des caractères quantitatifs.

La structure génétique d'une population ne peut être déduite seulement du degré d'allogamie qui existe dans la population (ALLARD, 1968).

Au niveau de la variabilité enzymatique, il est clair que l'autogamie accompagne une diminution de la variabilité des gènes structuraux et une homozygotie très élevée. Un certain polymorphisme est cependant conservé avec une variabilité intrapopulation importante par rapport à la variabilité totale. Les comparaisons de zymogrammes font cependant rarement intervenir des considérations quantitatives (intensité des bandes) et il serait prématuré d'extrapoler les résultats concernant la variabilité enzymatique qualitative à l'ensemble du génotype.

Une population autogame de l'espèce *Avena barbata* fixée pour 5 loci enzymatiques peut néanmoins renfermer des individus hétérozygotes pour de nombreux gènes intervenant dans des caractères quantitatifs (ALLARD, 1975).

L'analyse de variabilité au niveau des protéines de réserves par électrophorèse et de caractères quantitatifs et qualitatifs en observation directe devrait nous permettre de préciser les structures de population comparées des espèces étudiées :

- . *O. longistaminata* : allogame plus ou moins stricte selon les populations,
- . *O. breviligulata* : autogame spontané et adventice,
- . *O. glaberrima* : autogame cultivé.

Certaines lignées d'*O. breviligulata* possèdent des graines d'une grosseur étonnante pour une forme spontanée et supérieure à ce que l'on rencontre parmi *O. glaberrima*. Ce caractère pourrait donc être choisi dans l'étude projetée.

## BIBLIOGRAPHIE

- ALLARD R.W., JAIN S.K. and WORKMAN P.L., 1968.- The genetics of inbreeding populations. *Advan. Genet.* 14 : 55-131.
- ALLARD R.W., 1975.- The mating system and microevolution. *Genetics* 79 : 115-126
- BENZECRI, 1975.- L'analyse des données, DUNOD Paris.
- CHANG T.T., 1976.- The origin, evolution, cultivation, dissemination and diversification of asian and african rices. *Euphytica* 25 : 425-441.
- CHU Y.E., 1967.- Variations in peroxidases isozymes of *O. perennis* and *O. sativa*. *Japan. J. Genetics.* Vol. 42,4 : 233-244.
- CHU Y.E. and OKA H.I., 1967.- Comparaison of variations in peroxidase isozymes between *Perennis sativa* and *breviligulata - glaberrima* series of *Oryza*. *Bott. Bull. Acad. Sinica.* Vol. VII - Special number 1.
- CHU Y.E. and OKA H.I., 1972.- The distribution and effects of genes causing F<sub>1</sub> weakness in *Oryza breviligulata* and *O. glaberrima*. *Genetics* 70 : 163-173.
- ENDO T., SHAHT B.B. and PAI C., 1971.- Genetic convergence of the specific acid phosphatase zymograms in *Oryza sativa*. *Jap. J. Genet.* 46 : 147-152.
- OKA H.I. and CHANG W.T., 1962.- Rice varieties intermediate between wild and cultivated forms and the origin of the *japonica* type. *Bott. Bull. Acad. Sinica, T. 3* : 109-131.
- PAI C., ENDO T. and OKA H.I., 1975.- Genic analysis for acid phosphatase isozymes in *Oryza perennis* and *O. sativa*. *Can. J. Genet. Cytol.* 17 : 637-650.
- PORTERES R., 1956.- Taxonomie agrobotanique des riz cultivés *O. sativa* et *O. glaberrima* Steud. *J.A.T.B.A.* vol. 3, 7 à 12.
- SHAHI B.B., MORISHIMA H. and OKA H.I., 1969.- A survey of variations in peroxidase, acid phosphatase and esterases isozymes of wild and cultivated *Oryza* species. *Japan J. Genetics.* Vol. 44, 5 : 303-319.